

Sexuelle Selektion und die Evolution von Kopulationen außerhalb des Paarbundes: Spielregeln der Weibchen

Valentin Amrhein

Universität Basel, Institut für Medizinische Biologie, Schönbeinstraße 40,
CH-4003 Basel, Schweiz. E-mail: amrhein@ubaclu.unibas.ch

Summary

Sexual selection and the evolution of extra-pair copulation: rules of the game from the females' point of view

In view of Darwin's fundamental thesis on sexual selection, which appeared in 1871, it is no longer a secret that a peacock can spread his tail because the females want it that way. It is generally acknowledged that the peacock is polygamous; whichever male has the most attractive plumage wins the most females and therefore achieves the greatest reproductive success. It is due to selective breeding by the females, i. e. "female choice" that the males have become what they are today. In monogamous mating systems, however, the source of striking colouring in males could not be explained the same way until evidence for the common occurrence of "extra-pair copulation" became more accepted. This mating behaviour offers an explanation of how certain males, even in monogamous species, can produce more offspring than others. Only in recent years was it recognised that it is often the females which play the active role in the initiation of extra-pair copulation. What fitness gains can the females expect to achieve through this behaviour?

This review commences with an introduction to fundamental theories of sexual selection. Progressing from this, the current discussion of extra-pair copulation (EPC) is reviewed. Conceivable fitness gains for the females, which may have resulted in the evolution of EPC, are summarised. A connection is noted between the various possible fitness gains in their effect on the "total reproductive value" of the females. The necessity of considering all of these theories from a more general perspective, without having to dismiss any explanations from the outset, is made clear. Gowaty's "constrained female hypothesis" (1996) is one example in which this has been achieved. This hypothesis proposes that females can be obliged to engage in EPC in order to obtain any kind of extra fitness gain, since they are often constrained in their choice of a partner (e. g. by the males themselves). In conclusion, possible directions are suggested for the testing of these hypotheses in field studies; in future more emphasis should be put on intrinsic quality differences between the females while investigating their mating behaviour.

Key words: sexual selection, extra-pair copulation, female choice, reproductive value, constrained female hypothesis

Zusammenfassung

Seit Darwins grundlegendem Werk von 1871 über sexuelle Selektion ist es kein Geheimnis mehr, daß der Pfau sein Rad schlagen kann, weil die Weibchen es so wollen. Aner-

kanntermaßen ist der Pfau polygam; dasjenige Männchen mit dem prächtigsten Gefieder hat die meisten Weibchen und den größten Reproduktionserfolg. Durch die Zuchtwahl der Weibchen („female choice“) wurden die Männchen so schön, wie sie es heute sind. In monogamen Paarungssystemen konnte man auffällig gefärbte Männchen auf die gleiche Weise allerdings nicht erklären. Dies wurde erst möglich, seit sich die Erkenntnis durchgesetzt hat, daß auch bei monogamen Arten gewisse Männchen durch Fremdkopulationen mehr Nachkommen haben als andere. Erst seit wenigen Jahren ist bekannt, daß es häufig die Weibchen sind, die die aktive Rolle beim Vollzug von Seitensprüngen spielen. Welche selektiven Vorteile können Weibchen durch dieses Verhalten erlangen?

Die basale Theorie der sexuellen Selektion wird auf der Grundlage klassischer Arbeiten besprochen. Darauf fußend wird ein Überblick über die aktuelle Diskussion von Fremdkopulationen („extra-pair copulations“ [EPCs]) gegeben. Die für Weibchen möglichen Fitness-Gewinne, die zur Evolution von EPCs geführt haben können, werden zusammengefaßt. Ein Zusammenhang wird hergestellt unter dem Gesichtspunkt, wie sich EPCs jeweils auf den Gesamtfortpflanzungserfolg („total reproductive value“) der Weibchen auswirken. Die Notwendigkeit wird erläutert, die theoretischen Ansätze aus einem übergeordneten Blickwinkel zu betrachten, ohne von vornherein die eine oder andere Erklärung auszuschließen.

Als gelungenes Beispiel wird u. a. die „Hypothese der eingeschränkten Weibchen“ („constrained female hypothesis“) von Gowaty (1996) besprochen. Diese besagt, daß Weibchen zur Erlangung eines beliebigen zusätzlichen Fitness-Gewinns auf EPCs angewiesen sein können, da sie in ihrer Wahl eines passenden Partners oft behindert sind (z. B. durch die Männchen selber). Schließlich werden mögliche Ansatzpunkte zur Überprüfung der Hypothesen in Feldstudien aufgezeigt; zukünftig sollte vermehrt auch die Qualität der Weibchen als Grundlage für deren Verhaltensentscheidungen betrachtet werden.

Einleitung

„Soziale Monogamie“ ist der Begriff, mit dem sich das Zusammenleben zur Reproduktionszeit von 90 % aller Vogelarten nach wie vor umschreiben läßt (Black 1996). Lange Zeit war das Bild, das man sich von diesem Zusammenleben machte, von unseren Moralvorstellungen geprägt. Gerne wurde das Balzverhalten beispielsweise unserer Singvögel vor allem als Mittel zur Festigung einer monogamen Paarbindung angesehen. Es zeigt sich jedoch, daß in vielen Nestern Junge sitzen, die nicht vom männlichen Teil des Paares abstammen. Ende der achtziger Jahre wurde das DNA-Fingerprinting für Vögel anwendbar, und seitdem werden in den Journalen Untersuchungen zusammengetragen, die das Vorkommen von Fremdpatenschaften für immer mehr Vogelarten belegen. Das Wort „Monogamie“ gleicht

also mittlerweile einem milden Euphemismus und ist allenfalls noch in Verbindung mit „sozial“ zu vertreten (Gowaty 1996). Wer „geht da fremd“ und warum?

Nach konventioneller Sicht ist der weibliche Fortpflanzungserfolg beschränkt durch Nahrung, Raum, und, speziell bei Vögeln, Aufwand für die Jungenaufzucht. All dies kann und muß oft ein einziges Männchen in seinem Revier bereitstellen, was eine der Erklärungen für die bei Vögeln vorherrschende Monogamie ist (Emlen & Oring 1977; Gowaty 1996; Birkhead & Møller 1996). Männchen dagegen sind in ihrer potentiell viel größeren Reproduktionsfähigkeit vor allem beschränkt durch die nur in limitierter Anzahl zur Verfügung stehenden Weibchen (Trivers 1972). Vor nicht allzu langer Zeit hielt man die Regulierung der Patenschaft einschließlich der „Seitensprünge“

für eine rein männliche Angelegenheit. Dem weiblichen Geschlecht wurde eine eher passive Rolle zugeordnet. Es gibt jedoch in den Untersuchungen eine „Verlagerung der Schwerpunkte von männchen-gesteuerten zu weibchen-gesteuerten Prozessen“ (Birkhead & Møller 1993).

Allem Anschein nach sind es die Weibchen, die das Ruder in der Hand haben. Weibchenwahl („female choice“) wird offenbar weitaus aktiver ausgeübt, als es Darwin (1871, zitiert in Stamps 1997) und bis in die achtziger Jahre (dieses Jahrhunderts!) die meisten seiner Nachfolger für möglich hielten. Mehrere Strategien stehen zur Diskussion, mit denen Weibchen einigermmaßen sicher kontrollieren könnten, wer denn ihre Eier befruchtet. Diese Strategien setzen sowohl vor als auch nach bereits erfolgter Kopulation an (Übersicht in Birkhead & Møller 1992).

Der Reigen der untersuchten Arten wird gegenwärtig von Humanbiologen und Anthropologen um die Species *Homo sapiens* erweitert. Bellis & Baker (1990) haben Hinweise darauf gefunden, daß die erwähnte Befruchtungskontrolle auch beim Menschen (größtenteils unbewußt) ausgeübt wird. Die Frage, ob das weibliche Sexualverhalten als Untersuchungsthema bis anhin gebührend berücksichtigt wurde (Rosenqvist & Berglund 1992), kann sowohl in der Biologie als auch in der Humanbiologie gestellt werden.

Sexuelle Selektion und Monogamie oder: Warum müssen männliche monogame Vögel schön singen?

Sexuelle Selektion wirkt auf Merkmale, die den Fortpflanzungserfolg direkt beeinflussen und kann Ausprägungen begünstigen, die im Sinne der natürlichen Selektion als schlecht angepaßt gelten müssen. Hierzu zählen beispielsweise die auch für Predatoren auffällige Balzfärbung oder der lautstarke Gesang der Männchen vieler Vogelarten. Der Angriffspunkt für die sexuelle Selektion ist die Varianz im Fortpflanzungserfolg zwischen Individuen,

in Abhängigkeit von den genannten Merkmalsausprägungen. Der größere Selektionsdruck lastet dabei auf dem Geschlecht, das weniger in die Nachkommen investiert und deshalb potentiell mehr Nachkommen produzieren kann. Ein Merkmal, das hier den Fortpflanzungserfolg eines Individuums steigert, wird sich schnell in der Population ausbreiten. Der geringere Aufwand für die Reproduktion hat ursprünglich mit der unterschiedlichen Größe der männlichen und weiblichen Gameten zu tun (Trivers 1972; Andersson 1994) und ist meist auf Seiten der Männchen zu finden (Ausnahmen bilden Arten mit umgekehrtem sexuellen Rollenverhalten).

Besteht die direkte Investition der Männchen einer Art in ihre Nachkommen ausschließlich aus Spermien, so führt die sexuelle Selektion zu teilweise abstrusen Merkmalsausprägungen. Beispiele sind unter den Hühnervögeln der Pfau (Durrer 1977), oder jene Arten, bei denen mehrere Männchen in Balzarenen („leks“) um die Gunst der Weibchen kämpfen (z. B. Birkhuhn). Hier ist die Varianz im Fortpflanzungserfolg der Männchen extrem; wenige Männchen erlangen die gesamte Vaterschaft. Die Arten mit Arenabalz sind aufgrund ihrer Positionierung am äußeren Ende der Skala möglicher Paarungssysteme ideale Anschauungsmodelle von sexueller Selektion in Reinform. Die Männchen sind zu gefiederpräsentierenden Kampfhähnen reduziert, die Weibchen schauen zu und wählen aus. Dies sind die beiden Hauptkomponenten der sexuellen Selektion: Konkurrenz unter den Männchen („male-male competition“) sowie der Selektionsdruck, den die Weibchen durch ihr Wahlverhalten ausüben. Allerdings ist ersichtlich, daß die beiden Komponenten schwer zu trennen sind: Die Resultate aus den Konkurrenzkämpfen der Männchen können teilweise als Entscheidungsgrundlage für die Weibchenwahl dienen.

Ist eine wesentliche Grundbedingung für das Wirken der sexuellen Selektion die Varianz im Fortpflanzungserfolg, so hat man mit der Erklärung von auffälligen sexuellen Merkmals-

ausprägungen bei monogamen Arten ein Problem. Hier sollte bei ausgeglichenem Geschlechterverhältnis jedes Individuum einen und nur einen Geschlechtspartner erlangen, was nahelegt, daß auch die individuellen Fortpflanzungserfolge recht ausgeglichen sind. Darwin (1871) und nachfolgend Fisher (1930) behandelten diese Problematik und schlugen folgende Lösung vor (zusammengefaßt in Kirkpatrick et al. 1990; Møller 1994): Kommen die Männchen vor den Weibchen im Brutgebiet an, so können die zuerst Eintreffenden Weibchen unter den Männchen wählen. Ist die frühe Ankunft mit Kosten verbunden, so werden zuerst die Weibchen mit der besten Kondition und der daher besten Reproduktionsfähigkeit im Brutgebiet erscheinen. Die zuerst ausgewählten Männchen werden durch die „gute Qualität“ ihrer Weibchen einen höheren Reproduktionserfolg haben. Dies kann je nach Auswahlkriterien der Weibchen zu auffälligen sexuell selektierten Merkmalen bei den Männchen führen.

Verschiedene andere Mechanismen wurden vorgeschlagen, die den Fortpflanzungserfolg von monogamen Individuen variieren können (Kirkpatrick et al. 1990; Andersson 1994, Møller 1994). Naheliegender ist zum Beispiel, daß bei einem Männchenüberschuß nur ausgewählte Männchen zur Reproduktion gelangen. Weniger offensichtlich und von Darwin und anderen lange Zeit nicht für möglich gehalten ist die Option, daß bei monogamen Vogelarten einige Individuen eine gemischte Fortpflanzungsstrategie („mixed reproductive strategy“; Trivers 1972; Fitch & Shugart 1984) anwenden können. Dies meint den Vollzug von Kopulationen außerhalb des Paarbundes („extra-pair copulations“, EPCs, auch „Fremdkopulationen“), was den Fortpflanzungserfolg einzelner Individuen durch Fremdvaterschaften („extra-pair paternity“, EPP) erhöhen kann. Der hierdurch wirksam werdende Selektionsdruck auf die Männchen kann zu Merkmalsausprägungen wie dem aufwendigen Balzgesang auch bei sozial monogamen Arten führen. Viele männliche Verhaltensweisen können als

Mittel zum Zweck der Verhinderung von EPCs des eigenen Weibchens mit anderen Männchen bzw. des Werbens um eigene EPCs mit fremden Weibchen gesehen werden. Dazu gehören die Verteidigung eines Reviers, die Partnerbewachung („mate guarding“), der Balzgesang außerhalb der fertilen Periode des eigenen Weibchens sowie selbst der morgendliche Chor der Singvögel (Mace 1987; Übersicht in Birkhead & Møller 1992).

Sollten EPCs wirklich ein solcher Motor der sexuellen Selektion in monogamen Paarungssystemen sein, so wäre eine positive Korrelation zwischen dem Vorkommen von EPP und der Ausprägung sexuell selektierter Merkmale zu erwarten. Das bunte Gefieder der männlichen Vögel war seit jeher ein Standardbeispiel eines solchen Merkmals. Møller & Birkhead (1994) stellten in einer breit angelegten vergleichenden Studie tatsächlich einen positiven Zusammenhang zwischen den Ausprägungen von EPP und dem sexuellen Dimorphismus der Gefiederfärbung fest.

Haben Weibchen mehrere Geschlechtspartner, so endet das Ringen der Männchen um die Vaterschaft jedoch nicht mit erfolgter Kopulation. Im Fortpflanzungstrakt des Weibchens führen die Spermien den Wettkampf fort. Diese Spermienkonkurrenz („sperm competition“) kann überall dort stattfinden, wo Weibchen mit mehreren Männchen kopulieren; der Terminus wird in der Literatur mehrdeutig gebraucht und bezeichnet sowohl den eigentlichen Wettstreit der Spermien als auch in einem weiteren Sinne alle Vorgänge, die mit dem Konkurrenzkampf um Befruchtung in den verschiedensten Paarungssystemen zu tun haben (Birkhead & Møller 1992). Gelegentlich wird der Ausdruck „Spermienkonkurrenz“ auch als Synonym für „EPC“ bei monogamen Arten verstanden. Damit EPCs evolvieren konnten, muß aber nicht unbedingt jeder Seitensprung zu Samenübertragung und Spermienkonkurrenz führen (s. u.). Daher soll hier weiterhin von dem eindeutigeren Begriff „EPC“ die Rede sein.

Aus der bisherigen Diskussion ist ersicht-

lich, daß die Männchen in monogamen Paarungssystemen die Möglichkeit haben, durch EPCs ihren Reproduktionserfolg zu steigern. Sie sollten daher unter einem großen Selektionsdruck stehen, dies auch zu tun. Das ist freilich keine neue Erkenntnis. Das Sexualverhalten der Männchen hatte aufgrund seiner Auffälligkeit besonders bei Vögeln schon immer im Mittelpunkt des Interesses gestanden. In den ersten Veröffentlichungen zum Thema (Trivers 1972) ist denn häufig von EPCs als einer „männlichen“ Reproduktionsstrategie die Rede. Noch 1990 stellen Westneat et al. fest, daß die meisten Studien für die Weibchen ein passives Erdulden von EPCs annehmen. Seit nun immer mehr Untersuchungen zeigen, daß Weibchenwahl als selektierende Kraft eine größere Rolle spielen mag als Männchenkonkurrenz (Smith 1988; Kempnaers et al. 1992; Birkhead & Møller 1993), steigt das Interesse am Sexualverhalten der Weibchen. Es gibt aber nach wie vor ein erstaunliches Defizit an Studien über das Mischungsverhältnis der beiden Komponenten der sexuellen Selektion (Kirkpatrick et al. 1990). Gleiches gilt für Untersuchungen über die Auswahlkriterien der Weibchen (Kirkpatrick & Ryan 1991). Welche Rolle spielen die Weibchen bei der Durchführung von EPCs? Die ersten Hinweise darauf, daß sie überhaupt eine Rolle spielen, resultierten aus der Überlegung, daß die meisten weiblichen Vögel auch bei EPCs aktiv an der Herstellung des Kloakenkontaktes beteiligt sein müssen, um die Übertragung von Samen zu ermöglichen (Fitch & Shugart 1984).

Die Wahl der Weibchen

Daß die von Darwin und Trivers propagierte Vorstellung vom eher passiven Weibchen nicht notwendig zutrifft, war Anfang der achtziger Jahre bereits für Säugetiere gezeigt worden (Übersicht in Stamps 1997). Anschließend erschienen die ersten Untersuchungen über das aktive Paarungsverhalten von weiblichen Vögeln. Smith (1988) zeigte, daß weibliche Weidenmeisen in Territorien von benachbarten

Männchen fliegen und dort um EPCs werben (siehe auch Smiseth & Amundsen 1995). Dies tun sie hauptsächlich in den frühen Morgenstunden, wenn die Befruchtung eines Eies am wahrscheinlichsten ist. Andere Studien bestätigten ein aktives „Ersuchen“ der Weibchen um EPCs sowohl innerhalb als auch außerhalb des eigenen Territoriums (z. B. Kempnaers et al. 1992; Sheldon 1994).

Gegenwärtig zeichnet sich ab, daß Weibchen eine recht sichere Kontrolle über die Vaterschaft ihrer Kinder haben (Lifjeld & Robertson 1992; Birkhead & Møller 1993). Diese Kontrolle wird ausgeübt mit Hilfe von gezieltem Paarungsverhalten wie der speziellen Auswahl von Männchen, der Häufigkeitszuteilung von Kopulationen an verschiedene Männchen oder der Kopulation mit dem gewünschten außerehelichen Kindsvater zur fruchtbarsten Zeit des Weibchens. Zudem haben die Weibchen wahrscheinlich eine gewisse Kontrolle durch die Möglichkeit, Samen im Fortpflanzungstrakt zu speichern (Birkhead & Møller 1992). Einerseits genügt eine einzelne Kopulation Tage vor der Eiablage, um die gesamte Brut zu befruchten. Andererseits hat das letztkopulierende Männchen die größte Aussicht auf Vaterschaft („last sperm precedence“). Beide Mechanismen können für die Bevorzugung gewisser Männchen eingesetzt werden.

Da nun klar ist, daß Weibchen eine ausgesprochen aktive Rolle in außerehelichen Aktivitäten spielen, muß die nächste Frage lauten: Warum suchen Weibchen EPCs? Die Antwort liegt nicht auf der Hand, denn auf den ersten Blick ist der Reproduktionserfolg von Weibchen wenig variabel; gemeinhin wird eine relativ konstante Anzahl an Eiern gelegt, zu deren Befruchtung eine einzige Kopulation ausreichen würde. Der Schlüssel zum weiblichen Sexualverhalten scheint darin zu liegen, daß auch der weibliche Gesamtfortpflanzungserfolg („total reproductive value“; Begon et al. 1990; Stearns 1992) keine fixe Größe ist. Weibchen müssen im Laufe des Lebens Entscheidungen treffen, die ihren jeweils gegenwärtigen Reproduktionserfolg und ihren Reproduktions-

erfolg künftiger Jahre beeinflussen. In diesem Licht wird verständlich, daß das Wahlverhalten der Weibchen unter einem natürlichen Selektionsdruck steht, der zu sexueller Selektion bei den Männchen führt (Reynolds & Gross 1990).

Es herrscht gegenwärtig kein Mangel an Hypothesen über den adaptiven Wert des weiblichen Engagements in EPCs. Dennoch finden sich in den meisten neueren Veröffentlichungen Sätze, die den generellen Mangel an Felddaten sowie das bisherige Ausbleiben einer allgemeingültigen Erklärung beklagen. Die Existenz einer Vielzahl sich widersprechender, in ihrem Anwendungsbereich recht beschränkter Theorien mag typisch für einen Forschungsbereich in der Etablierungsphase sein. Die Erkenntnis, daß das weibliche Sexualverhalten kein Anhängsel dessen der Männchen ist, sondern von Anfang an aufgrund eines variablen weiblichen Reproduktionserfolges zu einer, möglicherweise der aktiven Rolle bei der Verpaarung evolviert ist, beginnt sich seit gerade erst 15–20 Jahren durchzusetzen. Darwin hatte eine entsprechende Rolle für die Männchen bereits 1871 vorgesehen.

Eine Theorie über den Nutzen von EPCs für Weibchen einer Art muß nicht widerlegt sein, wenn man sie bei einer anderen Art oder auch nur bei Individuen der gleichen Art nicht bestätigt findet. Vielmehr sollten verschiedene mögliche „Motivationen“, EPCs einzugehen, gleichberechtigt im induktiven Kontext von sexueller Selektion gesehen werden. Im Folgenden werde ich versuchen, einige der Theorien zusammenfassend und zusammenhängend darzustellen.

Warum Weibchen „fremdgehen“ sollten

Viele der Gründe, warum Weibchen EPCs eingehen sollten, haben mit dem zu tun, was Weibchen von ihren Männchen idealerweise erwarten. Die Kriterien für die Wahl des Brutpartners sowie des EPC-Partners sind daher verwandt (Birkhead 1996).

Weibliche Verpaarungspräferenzen sind

evolviert, weil sie einen Fitness-Gewinn gebracht haben (Kirkpatrick & Ryan 1991). Nun ist ein offenkundiger gegenwärtiger Fitness-Vorteil nicht notwendig derjenige, der zur Evolution eines Merkmals geführt hat; allein der gegenwärtige Fitness-Gewinn ist jedoch einer unmittelbaren wissenschaftlichen Erforschung zugänglich. Dieser Fitness-Gewinn wirkt sich *direkt* durch den laufenden Reproduktionserfolg aus, wenn die Wahl eines bestimmten Männchens materiell zum Reproduktionserfolg des Weibchens beiträgt. Das kann der Fall sein bei Bereitstellung und Verteidigung eines Brutreviers durch das Männchen, bei Partnerfütterung oder Vaterschaftsfürsorge durch das Männchen, bei vom Weibchen eingesparten Kosten für weitere Partnersuche unter Zeitdruck, bei der Vermeidung von Krankheitsübertragung durch Kopulationen mit einem genau inspizierten Partner. Der Fitness-Gewinn ist *indirekt*, wenn die Nachkommen des Weibchens einen selektiven Vorteil erhalten durch die Qualität der mit den Gameten des Männchens gelieferten Gene. Da Weibchen den Genotyp eines Männchens nur über dessen Phänotyp abschätzen können, müssen sie nach der Ausprägung äußerer Merkmale wählen. Diese Merkmale zeigen eine erbliche gute körperliche Kondition oder ein gutes Immunsystem an, wenn sie kostspielig sind (der „good genes process“; Zahavi 1975; Hamilton & Zuk 1982); oder aber sie garantieren sexuell attraktive Nachkommen mit hohem Reproduktionserfolg (Fishers „runaway process“, „sexy son hypothesis“; Andersson 1994).

Die Frage, ob ein Weibchen nach indirektem oder direktem Fitness-Gewinn wählt, stellt sich schon bei der erstmaligen Suche des Brutpartners. Was das Weibchen von diesem permanenten Brutpartner erhält, scheint mir bestimmend dafür zu sein, ob und warum es EPCs eingeht.

Einige der Untersuchungen über aktive Weibchenwahl wurden an ziehenden Singvögeln durchgeführt. Hier kommen die Männchen meist vor den Weibchen im Brutgebiet an (was eine Evolution auffälliger Merkmale bei

den Männchen nach der Darwin-Fisher-Theorie möglich macht, s. o.). Für manche Arten konnte nachgewiesen werden, daß die später ankommenden Weibchen verschiedene Männchen-Reviere besuchen, bevor sie sich für eines entscheiden (z. B. Bensch & Hasselquist 1992). Da die Männchen gleich nach der Ankunft zu singen beginnen, liegt es nahe, daß der Gesang etwas mit der Revieraufteilung zwischen den Männchen bzw. mit der Anlockung von Weibchen zu tun hat. Was die Weibchen betrifft, so zeigen die einen Studien, daß diese nach der Qualität des Reviers wählen, ohne zwischen den Gesängen der Männchen zu diskriminieren (oder zwischen den gemessenen Gesangsparametern Länge und Repertoiregröße; Alatalo et al. 1986). Andere Untersuchungen legen nahe, daß Weibchen Männchen mit komplexeren Gesängen wählen und dadurch einen direkten Fitness-Gewinn (komplexer Gesang = ältere, erfahrenere Männchen mit besseren Revieren) oder einen indirekten Fitness-Gewinn erhalten (ältere Männchen, die mit „guten Genen“ länger überlebt haben; Bensch & Hasselquist 1992; Searcy 1992; Catchpole 1996; Hasselquist et al. 1996).

Die erste Wahl des Brutpartners ist für die Weibchen jedoch oft eine Wahl unter Zeitdruck (Alatalo et al. 1988; Sullivan 1994) und ist daher nicht immer die Idealbesetzung. Ein Faktor, der die Weibchen einschränkt, kann eine aufgrund bestimmter Umweltbedingungen ungenügende Auswahl an Männchen sein. Eine Einschränkung der Weibchenwahl kann jedoch auch durch die Männchen selber erfolgen. Suchen die Weibchen tatsächlich zunächst ein gutes Brutrevier, so wird ihnen das Männchen, das dieses bereits besetzt hält, sozusagen aufgenötigt. Gowaty (1996) hat diesen Gedanken in ihrer „Hypothese der eingeschränkten Weibchen“ („constrained female hypothesis“) entwickelt. Sie schlägt vor, daß die Männchen mit der Besetzung von Ressourcen die Weibchen zu einer Partnerschaft zwingen können. Das würde zu einer sehr schillernden Art von Monogamie führen und stellt, wie Gowaty

sagt, „die Frühjahrsankunft der Männchen vor den Weibchen in ein ganz neues Licht“.

Von der besagten Einschränkung ausgehend gibt es mehrere Optionen für das weitere Sexualverhalten der Weibchen. Gowaty (1996) legt für die Wahl der Strategie die dem Weibchen eigene Qualität und Reproduktionsfähigkeit zu Grunde, eine Idee, die „neuen Boden erschließt“, wie Birkhead & Møller (1996) anmerken.

Entspricht das Männchen dem Qualitätsstandard des Weibchens, oder liegt es sogar darüber, so kann und sollte sich das Weibchen in die durch das Männchen gesetzten Grenzen der Monogamie fügen. Trifft jedoch ein qualitativ hochwertiges Weibchen auf ein Männchen geringerer Qualität, so hat es die Möglichkeit, die erste Wahl des Brutpartners durch Inspektion weiterer Männchen und EPCs zu modifizieren. Ein wesentlicher Punkt ist, daß ein qualitativ hochwertiges Weibchen die möglichen Kosten von EPCs besser tragen kann als ein Weibchen geringerer Qualität. Solche Kosten bestehen vor allem in einer möglichen Reduktion von Vaterschaftsfürsorge durch das eigene Männchen, wenn dieses Hinweise auf eine Reduktion seiner Vaterschaft hat (Burke, Davies et al. 1989; Davies 1992; Lubjuhn et al. 1993; Dixon et al. 1994).

Welchen Nutzen bringt es einem Weibchen, seine ursprüngliche Wahl zu modifizieren? Unter Vernachlässigung der Optionen Verlassen des Männchens, Polyandrie und Brutparasitismus (Eierlegen in Nester anderer Weibchen): Warum sollte ein Weibchen die Gelegenheit zu EPCs wahrnehmen?

Weibchen sollten EPCs eingehen, wenn sie dadurch nach Abzug der Kosten (s. o.) ihren Gesamtfortpflanzungserfolg erhöhen können. Zu dieser Erhöhung können der gegenwärtige und/oder der zukünftige Reproduktionserfolg beitragen. Der gegenwärtige Reproduktionserfolg kann direkt erhöht werden, wenn das Weibchen passiv EPCs erduldet und dadurch mögliche Kosten nach Zurückweisung des Männchens einspart (z. B. Infanzid durch das fremde Männchen), eine Fütte-

rung durch das fremde Männchen vor der Kopulation erhält, nach EPCs zusätzliche Vaterchaftshilfe vom EPC-Partner bekommt, oder eine Zugangsberechtigung für das fremde Territorium erhält.

Die bisher genannten Faktoren setzen nicht unbedingt eine erfolgreiche Spermientübertragung voraus. Ist jedoch der Nutzen von EPCs (ausschließlich) mit dem Erhalt von Spermien verbunden, so gleicht die Situation derjenigen bei Weibchenwahl der Arten mit Arenabalz (s. o.), bei denen das Weibchen nichts anderes als Spermien erhält (Kirkpatrick & Ryan 1991; Birkhead & Møller 1996). In diesem Fall liegt ein wiederum **direkter** Fitness-Gewinn vor, wenn das Weibchen aus dem Ejakulat aller möglichen Kopulationspartner Nährstoffe aufnimmt, durch EPCs den Samenvorrat des fremden Männchens für (z. B. um Futter) konkurrierende Weibchen reduziert, oder durch EPCs eine mögliche Unfruchtbarkeit des Brutpartners ausgleicht.

Ein **indirekter** Fitness-Gewinn für die **gegenwärtige** Reproduktionsphase des Weibchens setzt in jedem Fall Spermientübertragung voraus. Er tritt ein, wenn durch EPCs die genetische Diversität unter den Nachkommen vergrößert wird, die Wahrscheinlichkeit von Inzucht verringert wird, die Nachkommen „bessere Gene“ oder sexuell attraktivere Merkmale („sexy son process“) erhalten als vom festen Brutpartner.

Der **zukünftige** Reproduktionserfolg kann sowohl **direkt** als auch **indirekt** erhöht werden, wenn das Weibchen durch EPCs mit einem favorisierten fremden Männchen die Wahrscheinlichkeit vergrößert, dieses in der nächsten Reproduktionsphase als festen Brutpartner zu gewinnen („re-pairing hypothesis“; Stamps 1997).

Zusammenstellungen einiger der Hypothesen samt ihrer Voraussagen und bisher gesammelter Indizien finden sich bei Westneat et al. (1990), Birkhead & Møller (1992) und Kempnaers & Dhondt (1993) [für andere Tiergruppen und Pflanzen siehe Birkhead & Møller (1998)]. Wiederum gilt, daß sich die

Theorien nicht gegenseitig ausschließen müssen. Manches Weibchen mag mehrfachen Nutzen aus dem Engagement in EPCs ziehen. Andererseits sind einige der Theorien wohl nur auf einzelne Arten anwendbar. Dies gilt z. B. für die Inzucht-Hypothese (Brooker et al. 1990). Setzt man voraus, daß Weibchen aktiv EPCs initiieren, so wird auch die zur Schadensbegrenzung passive Erduldung von EPCs unwahrscheinlicher. Die meiste Zustimmung erhält derzeit die „Gute Gene“-Hypothese (Birkhead & Møller 1992; Kempnaers et al. 1992; Hasselquist et al. 1996; siehe auch Welch et al. 1998). Zwei der Argumente für diese sind, daß EPCs häufig zu EPP führen und also Spermientübertragung beinhalten, und daß viele Weibchen dazu tendieren, EPC-Partner zu wählen, die älter und/oder attraktiver sind als ihre Brutpartner (Birkhead & Møller 1992; Kempnaers et al. 1992). Es mehren sich jedoch auch Publikationen mit Befunden, die der „Gute Gene“-Hypothese zu widersprechen scheinen (z. B. Krokene et al. 1998; Strohbach et al. 1998).

Ausblick

Vermutlich wird sich erweisen, daß es nicht den einen allgemeingültigen selektiven Vorteil gibt, mit dem man alle Vorkommen von Fremdkopulationen erklären kann. Der anzustrebende Fitness-Gewinn mag je nach sozialen oder ökologischen Ausgangsbedingungen eines Weibchens ein anderer sein. Es ist daher an der Zeit, EPCs aus einem übergeordneten Blickwinkel zu betrachten. Der integrativste Denkansatz scheint mir derzeit die „Hypothese der eingeschränkten Weibchen“ zu sein (Gowaty 1996). Männchen können die freie Partnerwahl der Weibchen einschränken. Dies kann die unmittelbare Ursache dafür sein, daß Weibchen EPCs initiieren müssen, um in den Genuß von einem oder auch mehreren der oben aufgeführten Fitness-Gewinne zu kommen. Die Frage, welchen dieser Gewinne ein Weibchen durch EPCs erhält, wird von der Hypothese nicht berührt (Gowaty geht in ihrer Ar-

beit allerdings von der „Gute Gene“-Theorie aus). Wie oben erläutert, kann der Fitness-Gewinn von Art zu Art und von Individuum zu Individuum verschieden sein. Die „Hypothese der eingeschränkten Weibchen“ setzt sich aber mit den sozialen Umständen auseinander, unter denen Kopulationen außerhalb des Paarbundes durchgeführt werden sollten. Sie schlägt damit eine Brücke zwischen den Theorien zur Evolution der monogamen Paarbindung und den Theorien zur Evolution von Kopulationen außerhalb dieser Paarbindung.

Erklärungsversuche, die EPCs in den Kontext des Studiums von Paarungssystemen und sexueller Selektion bringen, haben einen weiteren Vorteil. Wie unten gezeigt werden soll, können Teilaspekte von allen Interessierten im Freiland studiert werden. Die Entdeckung, daß wahrscheinlich nur 20–25 % aller Singvogelarten sexuell monogam sind (Birkhead & Møller 1992), hat weitreichende Folgen für die Feldornithologie: Der Fortpflanzungserfolg eines Männchens ist durch das Zählen seiner Nachkommen oft nur näherungsweise abschätzbar. Bei Untersuchungen über den Reproduktionserfolg von Individuen sollte sichergestellt werden, daß es sich um eine sexuell monogame Art handelt. Ist dies nicht möglich, kommt man um DNA-Fingerprinting nicht herum. Die Methode ist jedoch mit nicht unerheblichem finanziellen und personellen Aufwand verbunden. Es gibt aber eine Reihe von Untersuchungen, die auch ohne das Wissen um Fremdvaterschaften interessant wären. Beobachtungen von Fremdkopulationen sind immer noch sehr dünn gesät. Das Gleiche gilt für die Partnerbewachung. Voraussetzung ist allerdings die Kenntnis der Individuen; das Mittel der Wahl wäre die Beringung oder auch Farbberingung vor allem zur Brutzeit. Für viele Arten gibt es noch manches in Bezug auf das Paarungssystem zu entdecken. Das Antreffen eines Weibchens in einem fremden Revier kann ein erster Hinweis auf das Vorkommen von EPCs sein.

Folgende Aspekte aus dem Themenkreis der „Hypothese der eingeschränkten Weibchen“

können u. a. mit Hilfe von Brutzeitberingung untersucht werden: Bei ziehenden Arten sollte auf die unterschiedliche Ankunft der Geschlechter geachtet werden. Sind die zuerst eintreffenden Individuen die ältesten und/oder kräftigsten? Besetzen diese die besten Territorien? Wie ist die Rangfolge bei der Verpaarung? Diese Fragen sollten für Männchen und Weibchen untersucht werden. Wenig ist bisher bekannt über das Revierverhalten der Weibchen in Bezug auf dasjenige der Männchen und die Verteilung von Ressourcen. In welcher Weise korreliert dieses Revierverhalten mit Qualitätsmerkmalen der Weibchen wie Alter oder körperlichem Zustand? Vor dem Hintergrund solcher Untersuchungen können Muster des Vorkommens (oder Nichtvorkommens!) von Fremdkopulationen erklärbar werden.

Für mehrjährige Studien würde sich unter anderem die Frage empfehlen, ob der diesjährige EPC-Partner der Brutpartner des nächsten Jahres ist. Die „Wiederverpaarungs-Hypothese“ („re-pairing hypothesis“; Stamps 1997) ist eine der wenigen Theorien, die den Blick nicht nur auf eine Brutperiode beschränken.

Dank

Ich danke meinen Lehrern, Kolleginnen und Kollegen Steve Stearns, Heinz Durrer, Bruno Bruderer, Daniel Haag, Marc Naguib, Emma Schofield, Annemarie Fränkl, Pius Korner und Susanne Fisch.

Literatur

- Alatalo, R. V., Carlson, A. & Lundberg, A. (1988): The search cost in mate choice of the pied flycatcher. *Animal Behaviour* 36: 289–291.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Glynn, C. (1986): Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152–153.
- Andersson, M. (1994): *Sexual selection*. Princeton.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1990): *Ecology*. Boston.
- Bellis, M. A. & Baker, R. R. (1990): Do females promote sperm competition? Data for humans. *Animal Behaviour* 40: 997–999.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. (1992): Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour* 44: 301–311.

- Birkhead, T. R. (1996): Sperm competition: evolution and mechanisms. *Current Topics in Developmental Biology* 33: 103–158.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (1992): Sperm competition: evolutionary causes and consequences. London.
- Birkhead, T. & Møller, A. (1993): Female control of paternity. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 100–104.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (1996): Monogamy and sperm competition in birds. In: Black, J. M. (Ed.): *Partnerships in birds*: 323–343. Oxford.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (Eds.) (1998): *Sperm competition and sexual selection*. London.
- Black, J. M. (1996): Introduction: pair bonds and partnerships. In: Black, J. M. (Ed.): *Partnerships in birds*: 3–20. Oxford.
- Brooker, M. G., Rowley, I., Adams, M. & Baverstock, P. R. (1990): Promiscuity: an inbreeding avoidance mechanism in a socially monogamous species? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 243–258.
- Burke, T., Davies, N. B., Bruford, M. W. & Hatchwell, B. J. (1989): Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* 338: 249–251.
- Catchpole, C. K. (1996): Song and female choice: good genes and big brains? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 358–360.
- Darwin, C. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. London.
- Davies, N. B. (1992): *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford.
- Dixon, A., Ross, D., O'Malley, S. L. C. & Burke, T. (1994): Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698–700.
- Durrer, H. (1977): Schillerfarben der Vogelfeder als Evolutionsproblem. *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, Band XIX*.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215–223.
- Fisher, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. Oxford.
- Fitch, M. A. & Shugart, G. W. (1984): Requirements for a mixed reproductive strategy in avian species. *American Naturalist* 124: 116–126.
- Gowaty, P. A. (1996): Battles of the sexes and origins of monogamy. In: Black, J. M. (Ed.): *Partnerships in birds*: 21–52. Oxford.
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384–387.
- Hasselquist, D., Bensch, S. & von Schantz, T. (1996): Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229–232.
- Kempnaers, B. & Dhondt, A. A. (1993): Why do females engage in extra-pair copulations? A review of hypotheses and their predictions. *Belgian Journal of Zoology* 123: 93–103.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., Van den Brook, M., Burke, T., Van Broeckhoven, C. & Dhondt, A. A. (1992): Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494–496.
- Kirkpatrick, M., Price, T. & Arnold, S. J. (1990): The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution* 44: 180–193.
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M. J. (1991): The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33–38.
- Krokene, C., Rigstad, K., Dale, M. & Lifjeld, J. T. (1998): The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behavioral Ecology* 9: 649–656.
- Lifjeld, J. T. & Robertson, R. J. (1992): Female control of extra-pair fertilisation in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 89–96.
- Lubjuhn, T., Curio, E., Muth, S. C., Brün, J. & Eppelen, J. T. (1993): Influence of extra-pair paternity on parental care in great tits. In: Pena, S. D. J. et al. (Eds.): *DNA fingerprinting: state of science*: 379–385. Basel.
- Mace, R. (1987): The dawn chorus in the great tit is directly related to female fertility. *Nature* 330: 745–746.
- Møller, A. P. (1994): *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford.
- Møller, A. P. & Birkhead, T. R. (1994): The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution* 48: 1089–1100.
- Reynolds, J. D. & Gross, M. R. (1990): Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *American Naturalist* 136: 230–243.
- Rosenqvist, G. & Berglund, A. (1992): Is female sexual behaviour a neglected topic? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 174–176.
- Searcy, W. A. (1992): Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist* 32: 71–80.
- Sheldon, B. C. (1994): Sperm competition in the chaffinch: the role of the female. *Animal Behaviour* 47: 163–173.

- Smiseth, P. T. & Amundsen, T. (1995): Female blue-throats regularly visit territories of extrapair males before egg laying. *The Auk* 112: 1049–1053.
- Smith, S. M. (1988): Extra-pair copulations in black-capped chickadees: the role of the female. *Behaviour* 107: 15–23.
- Stamps, J. (1997): The role of females in extrapair copulations in socially monogamous territorial animals. In: Gowaty, P. A. (Ed.): *Feminism and evolutionary biology*: 294–319. New York.
- Stearns, S. C. (1992): *The evolution of life histories*. Oxford.
- Strohbach, S., Curio, E., Bathen, A., Epplen, J. T. & Lubjuhn, T. (1998): Extrapair paternity in the great tit: a test of the „Good genes“ hypothesis. *Behavioral Ecology* 9: 388–396.
- Sullivan, M. S. (1994): Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour* 47: 141–151.
- Trivers, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. G. (Ed.): *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*: 136–179. Chicago.
- Welch, A. M., Semlitsch, R. D. & Gerhardt, H. C. (1998): Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280: 1928–1930.
- Westneat, D. F., Sherman, P. W. & Morton, M. L. (1990): The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology* 7: 331–369.
- Zahavi, A. (1975): Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205–214.

Angenommen: 25. Februar 1999