

Literatur

- Kramer, B.: Electric organ discharge interaction during interspecific agonistic behaviour in freely-swimming mormyrid fish. *J. comp. Physiol.* 93 (1974) 203
- Kramer, B.: The attack frequency of *Gnathonemus petersii* towards electrically silent (denervated) and intact conspecifics, and towards another mormyrid (*Brienomyrus niger*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1 (1976) 425
- Kramer, B., R. Bauer: Agonistic behaviour and electric signalling in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1 (1976) 45
- Kramer, B.: Electric and motor responses of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae), to playback of social signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6 (1979) 67
- Kramer, B.: Schwachelektrische Fische: Ausweichreaktionen auf Störsender. In: Tiere im Unterricht, hrsg. von G. K. H. Zupanc (in Vorbereitung)

15. Brutpflegehelfer beim Graufischer

HEINZ-ULRICH REYER

Problemstellung

Manchmal werden Jungtiere nicht nur von ihren Eltern aufgezogen, sondern zusätzlich von anderen Artgenossen, sogenannten Brutpflegehelfern. Innerhalb der Wirbeltiere kennt man solche Helfer bei einigen Fischen und Säugern sowie bei über 250 Vogelarten, vor allem tropischen (EMLEN 1981). Eine dieser Arten ist der Graufischer (*Ceryle rudis*), ein afrikanischer Verwandter unseres europäischen Eisvogels.

Graufischer bewohnen die Uferregionen großer Süßwasserseen, wo sie aus dem Rüttelflug nach Fischen tauchen. Zur Fortpflanzungszeit suchen sie Flüsse oder Kanäle auf, in deren Uferwände sie ihre Nesthöhlen graben, oft nur wenige cm voneinander entfernt. In solchen Kolonien gibt es fast doppelt so viele Männchen wie Weibchen, weil die Weibchen eine geringere Überlebensrate haben. Die überzähligen unverpaarten Männchen schließen sich den Brutpaaren an und helfen, die Jungen zu füttern und Nesträuber zu vertreiben. Einige dieser Helfer kommen schon mit ihren Brutpaaren in der Kolonie an und werden von Anfang an geduldet („primäre Helfer“). Andere versuchen zwar auch, schon zu Beginn der Brutsaison Kontakt zu Brutpaaren aufzunehmen, werden von diesen aber erst geduldet, wenn die Jungen geschlüpft sind, und selbst dann nicht in allen Populationen („sekundäre Helfer“) (REYER 1980). Diese flexible Helferstruktur mit zwei verschiedenen Helfertypen, die unter verschiedenen Umweltbedingungen verschieden behandelt werden, ermöglicht, die Vor- und Nachteile von Individuen zu vergleichen, die in gleicher Umwelt verschiedene Verhaltensstrategien und in verschiedenen Umwelten gleiche Strategien verfolgen. Damit erfüllen die Graufischer eine wichtige Voraussetzung für die

Untersuchung von Anpassungswert und Evolution sozialen Verhaltens, in diesem Fall des Helfens.

Methoden

Die selektionistischen Vor- und Nachteile einer Verhaltensstrategie, auch *Nutzen* und *Kosten* (S. 148 ff) genannt, sollten eigentlich in Einheiten der genetischen Gesamteignung gemessen werden, also populationsgenetisch (REYER 1982). Da wir aber die Ausbreitung der zugrundeliegenden Gene nicht direkt verfolgen können, müssen wir uns in der Feldforschung damit begnügen, die Zahl der Träger dieser Gene zu messen, und zwar:

- Die Zahl der eigenen Nachkommen; durch sie wird die persönliche Komponente der Gesamteignung bestimmt, auch *direkte Eignung* genannt (S. 202).
- Die Zahl der Nachkommen von Verwandten; durch sie wird die Verwandten- oder Kin-Komponente der Gesamteignung bestimmt, auch *indirekte Eignung* genannt (S. 202).

Angewandt auf die Graufischer bedeutete das: Es wurden in verschiedenen Populationen zahlreiche Vögel nach dem Schlüpfen bis Farbringen individuell markiert und in den wesentlichen Stadien ihres vier- bis fünfjährigen Lebens verfolgt. Dabei wurde ermittelt, wie oft sie bis zu ihrem Tod selbst gebrütet haben und wie viele eigene Junge dabei groß wurden; wie oft sie anderen Paaren geholfen haben, wie viele Junge dank ihrer Hilfe zusätzlich überlebten und in welchem Verwandtschaftsverhältnis sie zu diesen Jungen standen. Aus diesen Daten ließ sich der Nutzen für die verschiedenen Strategien errechnen.

Auf der Kostenseite wurde der Aufwand während der Jungenaufzucht ermittelt, indem Anzahl, Art und Größe (\approx Energiegehalt) der Fische protokolliert wurden, die ein Vogel pro Tag verfütterte. Um die Auswirkungen dieses Aufwandes auf die Sterblichkeit zu bestimmen, wurde im folgenden Jahr geprüft, welche der markierten Vögel zurückgekehrt waren, entweder in dieselbe Kolonie oder in benachbarte Gebiete. Diese Untersuchungen wurden zwischen 1976 und 1983 in Kenia am Viktoriasee und Naivashasee durchgeführt.

Ergebnisse

Nutzen für die Brutpaare. Der Bruterfolg von Graufischerpaaren hängt entscheidend vom Nahrungsangebot ab. In Gebieten mit ruhigem, relativ klarem Wasser, energiereichen Fischen und kurzen Strecken zwischen See und Brutkolonie (Naivashasee) ist der zusätzliche Zeit- und Energieaufwand der Eltern während der Jungenaufzucht gering. Wo aber unruhiges, trübes Wasser, wenig ergiebige Fische und weite Strecken zwischen See und Kolonie vorliegen (Viktoriasee), bringt die Versorgung von durchschnittlich fünf Jungen die Eltern rasch an die Grenze ihrer energetischen Leistungsfähigkeit. Die Folge: Trotz gleicher Gelegenheits- und Schlüpfraten bringen Brutpaare ohne Helfer am Viktoriasee nur etwa halb so viele Junge hoch wie am Naivashasee (Abb. 157). Die anderen verhungern. Erst mit zwei Helfern gelingt es Paaren am Viktoriasee, alle schlüpfenden Jungen bis zum Flüggewerden am Leben zu

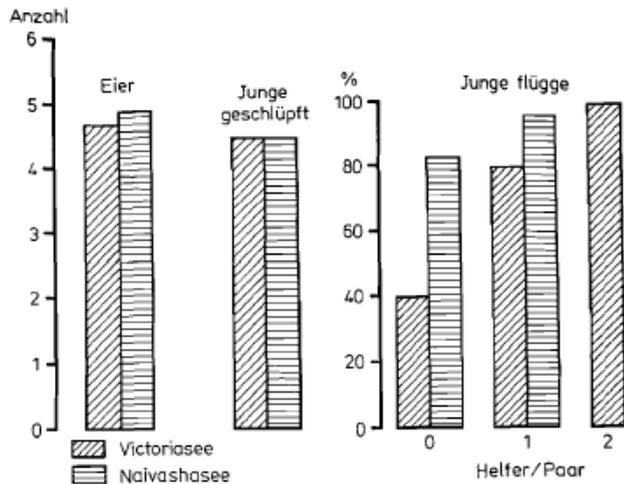


Abb. 157 Durchschnittlicher Bruterfolg am Viktoriasee und Naivashasee (nach REYER 1980)

halten. Ein ähnliches Ergebnis erzielen Paare am Naivashasee schon mit einem Helfer.

Fazit: Helfer sind für Brutpaare am Viktoriasee mehr wert als am Naivashasee.

Kosten für die Brutpaare und Nutzen für die Helfer. Aufgrund des hohen Männchenüberschusses sind potentielle Helfer aber gleichzeitig potentielle Rivalen um die wenigen Weibchen, vielleicht auch um geeignete Brutplätze. Von 19 ehemaligen sekundären Helfern waren 17 (= 89,5%) im folgenden Jahr verpaart. Zum Vergleich: Von 6 „verhinderteren“ Helfern waren nur 3 (= 50%) verpaart. 15 (= 78,9%) der 19 ehemaligen sekundären Helfer übernahmen den Brutplatz, an dem sie im Vorjahr geholfen hatten, und 7 (= 36,8%) von ihnen auch das Weibchen, dem sie geholfen hatten (in 3 Fällen lebte das frühere Partnermännchen noch). Da gelegentlich am Ende der Brutzeit heftige Kämpfe zwischen Brutmännchen und sekundären Helfern zu beobachten sind, liegt die Annahme nahe, daß die Brutmännchen von ihren sekundären Helfern verdrängt werden können.

Fazit: Ein Nutzen für die Helfer scheint darin zu liegen, daß sie ihren eigenen zukünftigen Fortpflanzungserfolg (direkte Eignung) durch

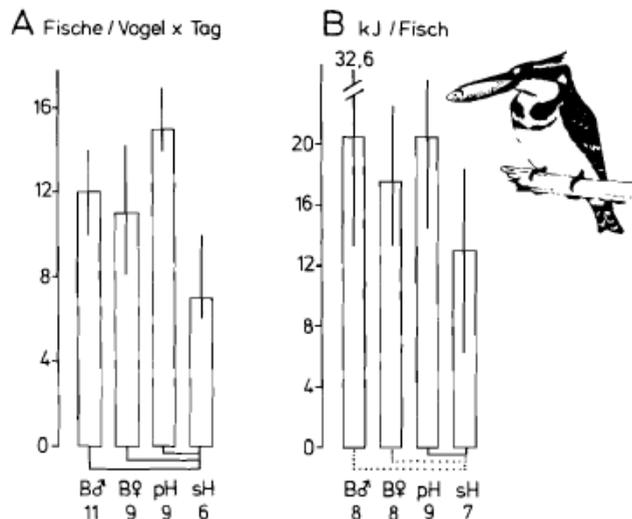


Abb. 158 Anzahl (A) und Energiegehalt (B) der Fische, die Brutvögel (B♂, B♀), primäre Helfer (pH) und sekundäre Helfer (sH) pro Tag an die Jungen verfüttern. Die Säulen stellen Mittelwerte dar, senkrechte Striche 95% Vertrauensgrenzen, Ziffern unter den Säulen die Anzahl der protokollierten Vögel. Zwischen mit \square verbundenen Säulen besteht ein signifikanter Unterschied ($p < 0,05$), bei mit \dots verbundenen Säulen zeigt sich eine Tendenz zur Signifikanz ($p < 0,10$) [aus H.-U. REYER: Anim. Behav. 32 (1984) 1163]

Übernahme des Brutplatzes und oft auch des Weibchens stärker verbessern als nicht helfende Männchen, was zumindest in einigen Fällen auf Kosten der Brutmännchen geht.

Das gilt aber wahrscheinlich nur für sekundäre Helfer. Bei primären Helfern ist bisher kein vergleichbarer Fall bekannt. Worin liegt dann ihr Nutzen? Aus Farbberingungen über 8 Jahre geht hervor, daß primäre Helfer fast ausschließlich ihren eigenen Eltern helfen. Sie ziehen also jüngere Voll- oder Halbgeschwister auf. Der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient zwischen einem primären Helfer und den aufgezogenen Jungen ist mit $r = 0,32$ mehr als 6mal so hoch wie der zwischen einem sekundären Helfer und den Jungen (d. h. primäre Helfer und die von ihnen aufgezogenen Jungen teilen aufgrund von Verwandtschaft 32% aller Gene miteinander).

Fazit: Primäre Helfer gewinnen aus jedem Jungvogel, der durch ihre Hilfe zusätzlich überlebt, mindestens 6mal mehr indirekte Eignung als sekundäre Helfer.

Kosten für die Helfer. Wegen des größeren Nutzens, den primäre Helfer aus den aufgezogenen Jungen ziehen, sollten sie auch bereit sein, mehr zu investieren. Das ist tatsächlich der Fall: Sie verfüttern ähnlich viele und ähnlich große Fische wie die Eltern und wesentlich mehr und größere Fische als sekundäre Helfer (Abb. 158). Da sich der Energieaufwand während der Jungenaufzucht negativ auf das Überleben auswirkt (REYER 1984), ist nicht verwunderlich, daß die Sterblichkeitsrate der primären Helfer etwa doppelt so hoch liegt wie die von sekundären Helfern und nicht helfenden Männchen.

Fazit: Im Vergleich mit sekundären Helfern und nicht helfenden Männchen verringern primäre Helfer ihre eigenen Fortpflanzungschancen (direkte Eignung) zugunsten der Aufzucht von Verwandten (indirekte Eignung).

Eine Berechnung der Gesamteignung ergibt für die verschiedenen Verhaltensstrategien das in Abb. 159 dargestellte Ergebnis (REYER 1984).

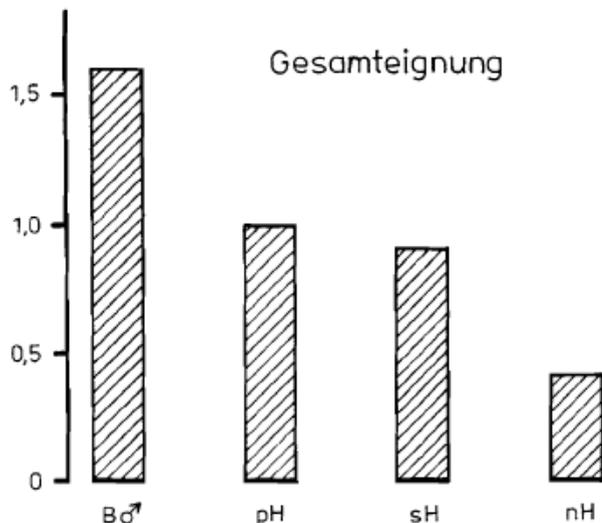


Abb. 159 Gesamteignung nach zwei Jahren von Männchen, die im ersten Jahr brüten (B♂), primäre Helfer sind (pH), sekundäre Helfer sind (sH) oder gar nichts tun (nH). Die Eignung ist ausgedrückt in „genetischen Äquivalenten“ (zur Berechnung vgl. EMLEN 1981 und REYER 1984) (nach REYER 1984)

Folgerungen

Die beschriebenen Ergebnisse stimmen gut mit dem beobachteten Sozialverhalten überein: Wenn freie Weibchen vorhanden sind, brüten junge Männchen selbst, wählen also die am meisten Nutzen versprechende Strategie. Fehlen Weibchen, versuchen die überzähligen Männchen zu helfen; falls ihre Eltern noch leben, bei ihnen (primäre Helfer), sonst bei Fremden (sekundäre Helfer). Beides ist vorteilhafter als nichts zu tun (Abb. 159).

Dort, wo aufgrund der ökologischen Bedingungen der Vorteil, den ein sekundärer Helfer einem Brutvogel bringt, größer zu sein scheint als der Nachteil, wird er akzeptiert (Viktoriasee); wo aber der Nachteil der Konkurrenz um Weibchen überwiegt, wird er vertrieben (Naivashasee). Ist die Gefahr der Konkurrenz gering, wie offenbar im Fall von primären Helfern, so werden Helfer selbst dann geduldet, wenn sie dem Brutpaar nur geringen Nutzen bringen (Naivashasee). So sinnvoll diese Verhaltensweisen aus funktioneller Sicht auch sein mögen, nach welchen Kriterien die Tiere ihre Entscheidung für die eine oder andere Strategie fällen, wissen wir bisher kaum: Sicher nicht aufgrund von Berechnungen der genetischen Eignung, eher aufgrund von Informationen, die ihnen ständig zur Verfügung stehen und die mit der Gesamteignung korrelieren, z. B. Energieaufwand und körperliche Verfassung.

Die Graufischer verdeutlichen ferner, daß die Existenz und Tätigkeit von Brutpflegehelfern weder allein durch verbesserte direkte Eignung, d. h. durch das Wirken von Individualselektion, noch allein durch verbesserte indirekte Eignung, d. h. durch Verwandtenselektion, erklärt werden kann. Beide Auffassungen sind in der Vergangenheit vehement verfochten worden. In der Regel dürfte eine Sowohl-als-auch-Erklärung der Wahrheit näher kommen, wobei der relative Anteil von direkter und indirekter Eignung von Art zu Art verschieden sein mag oder – wie die Graufischer zeigen – sogar innerhalb einer Art von Helfertyp zu Helfertyp.

Literatur

- Emlen, S. T.: Die Evolution des kooperativen Brütens bei Vögeln. In: Öko-Ethologie, hrsg. von J. R. Krebs, N. B. Davies. Parey, Berlin 1981
- Reyer, H.-U.: Flexible helper structure as an ecological adaptation in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). Behav. Ecol. Sociobiol. 6 (1980) 219
- Reyer, H.-U.: Soziale Strategien und ihre Evolution. Naturw. Rundschau 35 (1982) 6
- Reyer, H.-U.: Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). Anim. Behav. 32 (1984) 1163