

Ökologie und Evolution von kooperativer Jungenaufzucht bei Vögeln

Ecology and evolution of cooperative breeding in birds

HEINZ-ULRICH REYER*

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Wickler, D-8131 Seewiesen

* Gegenwärtige Adresse: Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich

Abstract

In more than 200 species of birds, parents, rearing their offspring, are regularly assisted by conspecific helpers. In pied kingfishers (*Ceryle rudis*), the evolution of such «cooperative breeding» probably evolved from two basic conditions: (1) A highly skewed sex-ratio among adults creates surplus males with low chances to breed, especially when young. By helping older breeders, they can improve their inclusive fitness over that of non-helping males through increasing the survival of closely related kin (*primary helpers*) and/or through boosting their own future reproductive prospects (*secondary helpers*). (2) Under poor food conditions (Lake Victoria) parents are energetically unable to raise all their young alone and thus need helpers for achieving a high reproductive success. If one of these two conditions is not fulfilled, cooperative breeding does not occur. When females are available, young males do not help. Where energy expenditure is released – either naturally (Lake Naivasha) or experimentally – parents are less likely to accept potential helpers.

There is some evidence that the factors, analysed for pied kingfishers, can also help to explain why the proportion of cooperatively breeding birds is lower in northern temperate than in tropical and subtropical zones. Higher mortality rates in temperate zones probably result in a lower surplus (thus favouring breeding) and lower coefficients of relatedness to non-descendent kin (thus disfavouring helping). Also, at high latitudes, parental feeding capacities may be higher than at low latitudes (thus decreasing the need for helpers). It is concluded, however, that quantitative data from many cooperative and non-cooperative species are needed before these hypotheses can really be tested.

Einleitung

Vor gut 50 Jahren berichtete der Amerikaner A. Skutch (1935) erstmals von knapp 10 Vogelarten, bei denen die Eltern in der Aufzucht ihrer Jungen von sogenannten «Helfern» unterstützt wurden – Artgenossen, die sich vor allem am Füttern der Jungen beteiligten. Damals hielten die meisten Wissenschaftler solche Helfer für Artefakte, selbst dann noch, als Skutch (1961) die Liste der Helferarten auf gut 130 erweiterte. Und diese Meinung war verständlich. Die Existenz von Helfern schien Darwins Konzept der natürlichen Selektion zu widersprechen, nach dem sich ja das Erbgut jener Individuen durchsetzt, die – auf Kosten ihrer Konkurrenten – selbst die meisten eigenen Nachkommen hinterlassen. Wie konnte die Evolution da Vögel produzieren, die sich genau umgekehrt verhielten, die – auf Kosten ihrer eigenen Fortpflanzung – den Konkurrenten zu mehr Nachkommen verhalfen?

Ein Ausweg aus dieser Verständnisschwierigkeit war die Annahme, daß die sogenannten Helfer versehentlich die Falschen fütterten oder daß sie ihre eigene Brut gerade verloren hatten, aber noch in Fütterstimmung waren und deshalb für einige Stunden oder Tage Futter in fremde Schnäbel stopften. Diese Erklärung durch einen fehlerhaften Mechanismus schien vor allem für Fälle geeignet, in denen Helfer die Jungen fremder Arten fütterten. Und viele der frühen Berichte umfassen solche evolutionsbiologisch sinnlosen Fälle. Die Erklärung reicht aber kaum für die Arten aus, in denen Helfen ein regelmäßiges Phänomen ist, sich über die

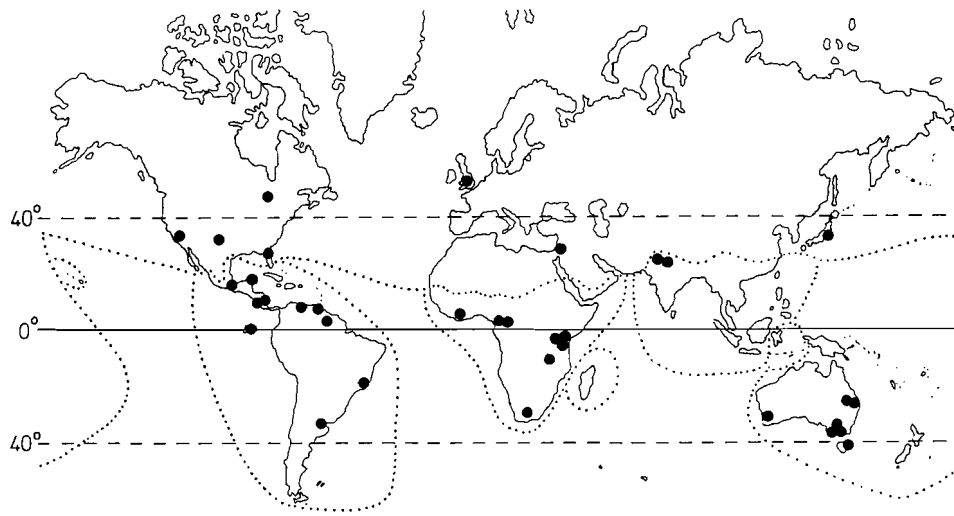


Abb. 1: Geographische Verteilung von zufällig ausgewählten Vogelarten mit kooperativer Jungenaufzucht. Gepunktete Linien = Landtierregionen nach Rensch (1951).

gesamte Brutzeit erstreckt, hohe Kosten für den Helfer mit sich bringt und von Vögeln ausgeführt wird, die nie eigene Junge im Nest gehabt hatten.

Ein befriedigender Ausweg aus der Verständnisschwierigkeit eröffnete sich erst ab der Mitte der 60er Jahre. Entscheidend für diesen Durchbruch war auf theoretischer Seite vor allem W. D. Hamilton's (1964) Konzept der *Gesamtfitness* (engl. *inclusive fitness*), auf empirischer Seite die zunehmende Zahl Studien an individuell markierten Vögeln. Die längsten dieser Studien erlauben nach und nach, die Fitness-Konsequenzen der kooperativen Jungenaufzucht zu berechnen (z.B. Woolfenden and Fitzpatrick 1984); andere haben die Liste der Helferarten zunehmend erweitert und damit die Richtigkeit der Deutung als Artefakte immer unwahrscheinlicher gemacht. Gegenwärtig kennen wir regelmäßige kooperative Jungenaufzucht von mehr als 200 Vogelarten aus über 50 Familien (Übersichten bei Emlen 1984, Brown 1987).

Diese gut 200 Arten mit Helfern sind nicht gleichmäßig über die Erde verteilt (Abb. 1). Kooperative Jungenaufzucht kommt in der Holarktis selten vor, nimmt aber zum Äquator hin zu, mit der größten Häufigkeit zwischen den 40. Graden nördlicher und südlicher Breite. So sind z.B. in Europa regelmäßige Helfer nur bei ca. 1% aller Vogelarten bekannt, in Afrika jedoch bei über 4% aller Arten – und das, obwohl die afrikanische Vogelwelt viel weniger untersucht ist. Der tatsächliche Prozentsatz liegt vermutlich noch viel höher.

Damit habe ich die beiden Problemkreise vorgestellt, um die es in dieser Arbeit geht: (1) Wie läßt sich die Evolution von Helfern erklären? (2) Warum ist kooperative Jungenaufzucht unter bestimmten ökologischen Bedingungen häufiger anzutreffen als unter anderen? Im ersten Teil der Arbeit behandle ich diese Fragen anhand meiner eigenen Untersuchungen am afrikanischen Graufischer. Im zweiten Teil versuche ich, die Ergebnisse für den Vergleich Tropen vs. Holarktis zu verallgemeinern.

Kooperative Jungenaufzucht bei Graufischern (*Ceryle rudis*)

Die Untersuchungen fanden zwischen 1976 und 1985 am Naivashasee und am Viktoriasee in Kenya statt. Dort sind Graufischer häufige Bewohner der Uferregionen. Sie ernähren sich fast ausschließlich von Fischen, nach denen sie von Sitzästen oder aus dem Rüttelflug eintauchen. Zur Brutzeit versammeln sich die Vögel an geeigneten Sand- und Lehmwänden, wo dann 20, 30, 50 oder mehr Paare ihre Nisthöhlen graben, gut 1 m lange Gänge, die sich am

Ende zu einer Kammer erweitern. Aus den durchschnittlich 5 Eiern schlüpfen nach etwa 18 Tagen Bebrütungszeit die Jungen als typische Nesthocker, nackt und blind. Sie werden vom ersten Tag an mit Fischen gefüttert. Bei den Fütterungen werden viele Elternpaare von 1–4 Helfern unterstützt.

Nutzen und Kosten für Helfer

Fitness-Berechnungen

Von 124 registrierten Helfern waren ausnahmslos alle 1–3-jährige Männchen und bis auf 8 (6,5%) waren alle unverpaart. Diese hohe Zahl an unverpaarten Männchen resultiert aus einem stark verschobenen Geschlechterverhältnis unter erwachsenen Graufischern: Auf 1 Weibchen kamen in beiden Untersuchungsgebieten im Schnitt 1,6 Männchen. Die Ursache für diese Verschiebung von einem 1:1-Verhältnis unter den Nestlingen zu einem Überschuss an Männchen liegt in der höheren Mortalität von juvenilen Weibchen während der Dispersionsphase und von erwachsenen Weibchen während der Brutzeit. Die Folge der Verschiebung ist starke Konkurrenz unter den Männchen um die Weibchen – eine Konkurrenz, in der vor allem

Tabelle 1: Demographische Daten und Fitnesswerte für Viktoriasee-Männchen mit Brutvogel- («Brüten») und Helferstrategie («Helfen»). p. H. = primäre Helfer, s. H. = sekundäre Helfer. Weitere Erklärungen im Text.

Faktor	Brüten		Helfen	
			p. H.	s. H.
Wahrscheinlichkeit für Status	p	0,05	q	0,93
Zahl der aufgezogenen Jungen	N_E	1,90	$\frac{N_H - N_O}{H}$	1,62
Verwandschaft zu den Jungen	r_E	0,50	r_H	<0,05
Fitness (1. Jahr)		0,05		0,48
Gesamtfitness bis Lebensende		1,40		2,75

$$\text{Direkte Fitness} \\ DF = p * N_E * r_E$$

$$\text{Indirekte Fitness} \\ IF = q * \frac{(N_H - N_O)}{H} * r_H$$

$$\text{Gesamtfitness} = DF + IF$$

junge unerfahrene Männchen wenig Chancen haben. So gelang es nur 3 von 64 Einjährigen, ein Weibchen zu bekommen. Die Wahrscheinlichkeit, schon im ersten Jahr Brutvogel zu werden (p), beträgt also nur 0,05. Und da diese Einjährigen 1,9 Junge hochbringen (N_E), mit denen sie 0,5 verwandt sind (r_E), haben Männchen mit einer reinen Brutvogelstrategie am Ende ihres ersten Jahres im Durchschnitt 0,05 Kopien ihres Erbgutes an die nächste Generation weitergegeben (Tab. 1). Diese durch eigene Fortpflanzung erreichte Weitergabe des Erbgutes bezeichnet man oft als *direkte Fitness* (Brown and Brown 1981). Sie errechnet sich allgemein aus der Formel $DF = p * N_E * r_E$ ¹⁾.

Da die Selektion nicht nur auf der Basis des ersten Lebensjahres operiert, muß man diese Berechnungen für jedes Lebensjahr wiederholen, um die bis zum Lebensende erreichte Gesamtfitness zu ermitteln. Aus unseren über 8 Brutzeiten gesammelten demographischen Daten errechnet sich die mit einer reinen Brutvogelstrategie erreichte Gesamtfitness als 1,40 (Tab. 1). Dabei bedeutet «reine Brutvogelstrategie», daß es für ein Männchen nur die

¹⁾ Alle Fitness-Berechnungen gelten für den Viktoriasee; für den Naivashasee ist die Datenbasis nicht ausreichend. Details finden sich in Reyer 1984, 1986. Wo Werte von denen aus früheren Veröffentlichungen abweichen, sind neue Daten hinzugekommen.

Verhaltensweisen «Brüten» (wenn verpaart) oder «Nichtstun» gibt (wenn unverpaart), aber nicht die Verhaltensweise «Helfen bei anderen» (wenn unverpaart).

Der geringe Fitnesswert von 0,05 im ersten Jahr macht zwar deutlich, daß für junge Männchen mit Brüten nicht sehr viel zu holen ist; er erklärt aber nicht, warum die überzähligen, unverpaarten Männchen auch tatsächlich füttern. Ein solches Verhalten wird sich ja nur dann in der Evolution durchsetzen, wenn Helfen die Ausbreitung des Erbgutes besser gewährleistet als Nichtstun. Diese, durch Aufzucht von nicht eigenen Jungen erreichte Weitergabe des Erbgutes bezeichnet man oft als *indirekte Fitness* (Brown and Brown 1981). Sie errechnet sich aus denselben drei Faktoren wie die direkte Fitness: der Wahrscheinlichkeit den Status zu erreichen, also Helfer zu werden (q), dem Verwandtschaftsgrad zu den aufgezogenen Jungen (r_H) und der Anzahl der aufgezogenen Jungen. Diese Anzahl ist aber nicht das gesamte N , sondern nur die Differenz zwischen der Zahl der Jungen, die mit Beteiligung des Helfers groß werden (N_H) und der Zahl der Jungen, die auch ohne seine Hilfe groß geworden wären (N_o) – also dann, wenn das Brutpaar allein gefüttert hätte. Und diese Differenz ist noch durch die Zahl der Helfer (H) zu teilen, um die indirekte Fitness (IF) des Einzelnen zu ermitteln: $IF = q \cdot r_H \cdot (N_H - N_o) / H$. Bei der Anwendung dieser Formel auf die Graufischer muß man zwischen zwei Typen von Helfern unterscheiden, *primäre* und *sekundäre* (Reyer 1980).

Primäre und sekundäre Helfer

Primäre Helfer werden von Anbeginn der Brutzeit geduldet. Sie sind die 1–2-jährigen Söhne der Brutvögel, helfen also ihren Eltern bei der Aufzucht von jüngeren Geschwistern. Der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zwischen primären Helfern und den aufgezogenen Jungen lag bei 0,32 (Tab. 1). Von den 124 registrierten Helfern entfielen 57,3% auf diesen Typ. Die restlichen 42,7% waren sekundäre Helfer, die – obwohl auch schon zu Beginn der Brutzeit in der Kolonie – erst nach dem Schlüpfen der Jungen toleriert werden. Sie helfen bei fremden Paaren, mit deren Jungen sie höchstens im Ausmaß von 0,05 verwandt waren.

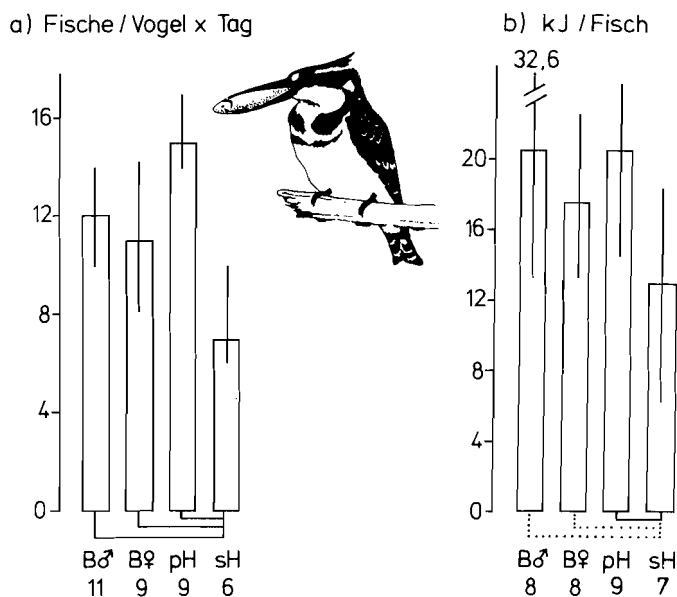


Abb. 2: Anzahl (a) und Energiegehalt (b) der Fische, die Brutvögel ($B\delta$, $B\varphi$), primäre Helfer (pH) und sekundäre Helfer (sH) pro Tag an die Jungen verfüttern. Die Säulen stellen Mittelwerte dar, senkrechte Striche 95% Vertrauensgrenzen, Ziffern unter den Säulen die Anzahl der protokollierten Vögel. Zwischen mit — verbundenen Säulen besteht ein signifikanter Unterschied ($p < 0,05$), bei mit verbundenen Säulen zeigt sich eine Tendenz zur Signifikanz ($p < 0,10$; Mann-Whitney U-Test).

Mit diesen Unterschieden in der Verwandtschaft gehen Unterschiede im Fütteraufwand einher (Abb. 2): Primäre Helfer füttern so viel wie die Eltern selbst, während sekundäre Helfer weniger und kleinere Fische als Eltern und primäre Helfer herbeischaffen. Die Folge: bei Paaren mit primären Helfern überleben pro Helfer mehr Junge als bei Paaren mit sekundären Helfern. Für primäre Helfer ist also nicht nur der Faktor r_H größer, auch der Faktor $(N_H - N_o)/H$ ist größer (Tab. 1). Die Wahrscheinlichkeit q , Helfer zu werden, ist dagegen ungefähr gleich – zumindest am Viktoriasee. Setzen wir die gefundenen Werte aus Tab. 1 in die Formel für die indirekte Fitness ein, so erhalten wir für primäre Helfer am Ende des ersten Lebensjahres einen durchschnittlichen Wert von 0,48, für sekundäre Helfer aber nur 0,05 – wesentlich weniger und nicht mehr, als mit einer reinen Brutvogelstrategie zu erreichen ist. Addiert man allerdings die direkten und indirekten Fitnesswerte aus allen Lebensjahren zur Gesamtfitness auf, so erzielen sekundäre Helfer bis zum Lebensende eine Gesamtfitness von 2,75. Damit schneiden sie nicht nur besser ab als die Männchen, für die es nur Brüten oder Nichtstun gibt, sie holen auch ihren anfänglichen Rückstand gegenüber den primären Helfern wieder auf, die auf eine Gesamtfitness von 2,45 kommen (Tab. 1).²⁾

Der Nachteil der reinen Brutvogelstrategie gegenüber der Helferstrategie beruht allein auf der geringen Wahrscheinlichkeit, mit der junge Männchen Brutvögel werden. In den anderen beiden Faktoren (Zahl der Jungen und Verwandtschaft) ist Brüten überlegen (Tab. 1). Wie danach zu erwarten, verlassen beim Auftauchen von unverpaarten Weibchen junge Männchen sofort die Paare, denen sie geholfen hatten und versuchen, sich diesen Weibchen anzuschlie-

Tabelle 2: Überlebensraten und Verpaarungschancen von primären Helfern, sekundären Helfern und Männchen, die – wenn unverpaart – nicht helfen («Nichtstuer»).

	n	Überlebens- rate	Verpaarungschancen gesamt	mit geholf. W.	voriges M. lebt noch
prim. Helfer	28	54%	60%	22%	0%
sek. Helfer	31	74%	91%	48%	30%
«Nichtstuer»	30	71%	33%	-	-

ßen. Damit zeigen die Vögel auch in ihrem Verhalten, daß Helfen nicht die absolut beste Strategie ist, sondern nur die beste Alternative zum Brüten.

Das Aufholen der sekundären Helfer gegenüber den anderen Strategien vom 1. Jahr bis zum Lebensende (Tab. 1) beruht auf den Auswirkungen des Helfens auf Überleben und Verpaarungschancen (Tab. 2). Primäre Helfer haben nur eine Überlebensrate von 54%, vermutlich, weil sie sich während der Fütterphase so anstrengen. Von den Überlebenden sind im nächsten Jahr nur 60% verpaart, davon 22% mit dem Weibchen, dem sie im Vorjahr geholfen hatten, aber nur, wenn es sich um die Stiefmutter handelt (Inzestvermeidung?) und auch dann nur, wenn ihr voriges Männchen nicht mehr lebt. Die «faulen» sekundären Helfer hingegen überleben zu 74%. Von den Überlebenden sind 91% verpaart, davon die Hälfte (47,6%) mit dem Weibchen, dem sie im Vorjahr geholfen hatten. Nichtstuer überleben zwar ähnlich gut wie sekundäre Helfer (70%), aber die Verpaarungschancen der Überlebenden sind wesentlich geringer (33%) als bei Helfern.

Vor allem für sekundäre Helfer scheint das Helfen also ein Weg zu sein, Bindungen zu Weibchen zu knüpfen und dadurch die eigenen zukünftigen Fortpflanzungsaussichten p zu verbessern. Diese Weibchenübernahme erfolgt nicht nur, wenn das vorjährige Brutmännchen gestorben ist. Es kommt am Ende der Brutzeit auch zu Kämpfen, in denen das ursprüngliche Männchen von seinem sekundären Helfer verdrängt werden kann. 30% der Weibchenübernahmen entfielen auf solche Fälle, in denen der Vorgänger noch lebte.

²⁾ Diese Fitnesswerte gehen von flüggen Jungen aus. Für die Berechnung der tatsächlich an die nächste Generation weitergegebenen Genkopien müßten sie noch mit der Überlebensrate der Jungen (ca. 0,4) multipliziert werden. Die relativen Beziehungen zwischen den verschiedenen Strategien würden sich dadurch aber nicht ändern.

Nutzen und Kosten für Brutvögel
Energieaufwand und Fütterkapazität

Der Versuch, Helfer zu werden, wird sich also in der Evolution durchsetzen, weil er sowohl die indirekte Fitneß durch Aufzucht von nahen Verwandten verbessert (primäre Helfer), als auch die direkte Fitneß durch Übernahme von Weibchen (sekundäre Helfer). Aber das Akzeptieren von Helfern bringt nicht nur Vorteile. Zumindest die Brutmännchen laden sich durch die Annahme von sekundären Helfern auch Konkurrenten ins Haus. Und ob sich das lohnt, hängt davon ab, wie wichtig Helfer für das Überleben der Jungen sind. Dieser Bedarf für Helfer hängt wiederum von den ökologischen Bedingungen und der Leistungsfähigkeit der Eltern ab.

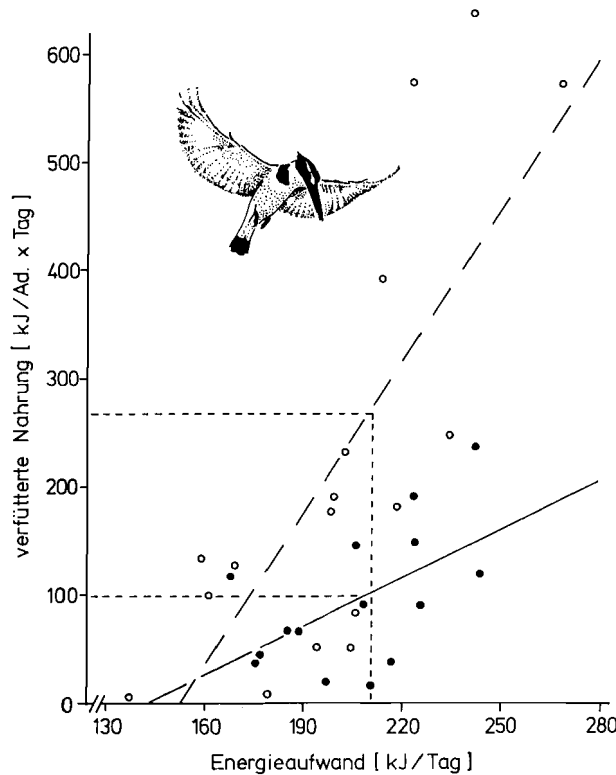


Abb. 3: Beziehung zwischen Nahrungsmenge, die ein Altvogel täglich an die Jungen verfüttert und dafür aufgewendeter Energie.

○---○ = Naivashasee, $y = 4,693x - 718,3$; $n = 17$, $r = 0,756$, $P < 0,001$.

●—● = Viktoriasee, $y = 1,485x - 209,9$; $n = 15$, $r = 0,545$, $P = 0,036$.

..... = Mittlere energetische Leistungsschwelle und resultierende Fütterkapazitäten.

Um diese Leistungsfähigkeit zu ermitteln, haben wir im Freiland den Energieaufwand von fütternden Graufischern mit der $D_2^{18}O$ -Methode gemessen (Reyer and Westerterp 1985). Das Ergebnis ist in Abb. 3 dargestellt. Mit steigendem Energieaufwand der Eltern steigt an beiden Seen die Nahrungsmenge, die sie an die Jungen verfüttern, am Naivashasee aber steiler als am Viktoriasee. Bei demselben Energieaufwand von z.B. 210 kJ kann deshalb ein Vogel am Viktoriasee wesentlich weniger Nahrung herbeischaffen als ein Vogel am Naivashasee.

Dafür gibt es zwei ökologische Gründe. (1) Um einen Fisch zu fangen und zu verfüttern, müssen Viktoriasee-Eltern länger fliegen und rütteln. Das liegt vor allem an den rauen Wasserbedingungen des Viktoriasees, die nur ca. 20% aller Tauchstöße erfolgreich sein lassen.

Unter den ruhigen Wasserbedingungen des Naivashasees hingegen führen 75% aller Tauchstöße zum Erfolg. (2) Am Viktoriasee besteht die Beute vor allem aus *Engraulicypris argenteus* (Cyprinidae), am Naivashasee aus *Tilapia*-Arten (Cichlidae). *Engraulicypris* bleibt nicht nur kleiner als *Tilapia*, sie liefert wegen ihrer schlanken Körperform selbst bei gleicher Länge weniger Energie als die plumpere *Tilapia*. Deshalb müssen Eltern am Viktoriasee für die Aufzucht ihrer Jungen mehr Zeit und Energie aufwenden als Eltern am Naivashasee – und zwar so viel mehr, daß sie an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit stoßen.

Diese Grenze scheint bei den in Abb. 3 eingezeichneten 210 kJ pro Tag zu liegen. Graufischer, die weniger als 210 kJ pro Tag verbrauchten, haben ihr Körpergewicht gehalten oder sogar zugenommen; Graufischer, die mehr als 210 kJ verbrauchten, haben bis zu 10% pro Tag abgenommen und dann normalerweise ein oder zwei «Erholungstage» eingelegt, in denen sie wesentlich weniger fütterten (s. Abb. 2 in Reyer and Westerterp 1985). Bezogen auf den Grundumsatz entsprechen 210 kJ etwa dem 4,5fachen – ein Wert, der auch für andere Vogelarten als energetische Leistungsschwelle gefunden wurde (Drent and Daan 1980).

Diese Leistungsschwelle von 210 kJ/Tag begrenzt die tägliche Fütterkapazität eines Naivashaseevogels auf 267 kJ (Abb. 3). Bei zwei Eltern und durchschnittlich 4,8 Nestlingen ergeben sich daraus 111 kJ pro Jungvogel ($= 2 \cdot 267 / 4,8$). Am Viktoriasee aber erreicht ein Elter bei demselben Aufwand nur eine Fütterkapazität von 102 kJ, so daß ein Paar mit einer ähnlichen Jungenzahl nur 44 kJ pro Tag und Nestling herbeischaffen kann ($= 2 \cdot 102 / 4,6$).

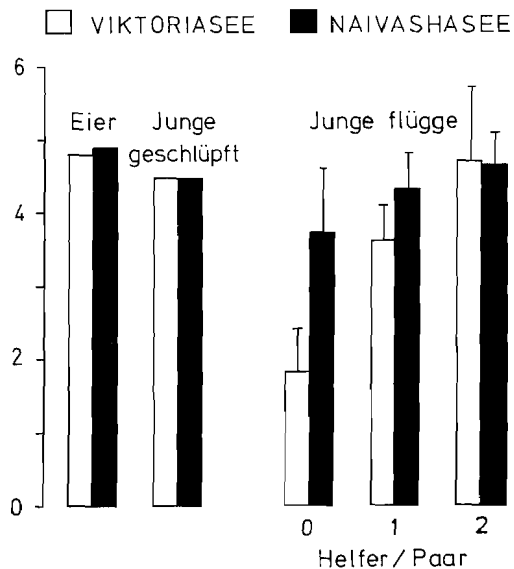


Abb. 4: Durchschnittlicher Bruterfolg (Mittelwerte und Standardabweichungen) von Graufischerpaaren am Viktoriasee (weiß) und am Naivashasee (schwarz).

Bruterfolg

Dieser Unterschied zeigt sich dann im Bruterfolg (Abb. 4). Obwohl durchschnittliche Gelegegröße und durchschnittliche Zahl der schlüpfenden Jungen an beiden Seen gleich sind, werden verschieden viele Junge flügge. Am Naivashasee bringen Eltern ohne Helfer im Schnitt 3,8 Junge hoch, das sind 83% der schlüpfenden, am Viktoriasee schaffen sie nur 1,9 Junge oder 41%; die anderen verhungern. Und während am Naivashasee Paare mit Helfern nicht besser abschneiden als Paare ohne Helfer, steigern am Viktoriasee Helfer den Bruterfolg: Paare mit 1 Helfer bekamen mehr Junge flügge als Paare ohne Helfer und Paare mit 2 Helfern waren erfolgreicher als solche mit 1 Helfer ($P < 0.02$, t-Test, zweiseitig). Helfer sind also tatsächlich am Viktoriasee für den gegenwärtigen Bruterfolg wichtiger als am Naivashasee.

Bedarf und Toleranz gegenüber Helfern

Wir sollten bei Brutmännchen am Viktoriasee daher eine höhere Bereitschaft erwarten, konkurrierende sekundäre Helfer anzunehmen als bei Brutmännchen am Naivashasee. Das ist tatsächlich der Fall. Unter Normalbedingungen, mit 4–6 Jungen im Nest, haben nur 12% der intensiv beobachteten Naivashasee-Brutmännchen die sich anbietende sekundäre Helfer toleriert ($n = 25$), aber 100% der Viktoriasee-Männchen ($n = 31$; $X^2 = 44.9$, $p < 0,001$). Dann wurde am Naivashasee bei 10 Paaren die Jungenzahl auf 8–10 erhöht. Nach den Energieberechnungen konnten die Eltern so viele Junge nicht mehr allein versorgen. Umgekehrt wurde am Viktoriasee bei 8 Paaren die Jungenzahl auf 1–2 verringert, eine Zahl, die nach den Energiemessungen die Eltern allein schaffen sollten. Die Ergebnisse dieser Experimente bestätigten die Bedarfshypothese: Am Naivashasee nahmen 8 der 10 überforderten Paaren die sekundären Helfer an (= 80%); am Viktoriasee lehnten 7 der 8 energetisch entlasteten Paaren die Helfer ab (87,5%). Beides ist signifikant verschieden von den Normalbedingungen an diesen beiden Seen ($p < 0,001$; Fisher Test, einseitig). Diese Unterschiede beruhen nicht darauf, daß bei zunehmender Belastung die Eltern mehr Zeit mit Fischfang verbringen und Helfer sich daher eher «einschleichen» können. Sie beruhen tatsächlich auf einer unterschiedlichen Behandlung der sich anbietenden Helfer: Bei geringem Bedarf werden sie angegriffen, bei hohem Bedarf begrüßt (s. Abb. 4 in Reyer and Westerterp 1985).

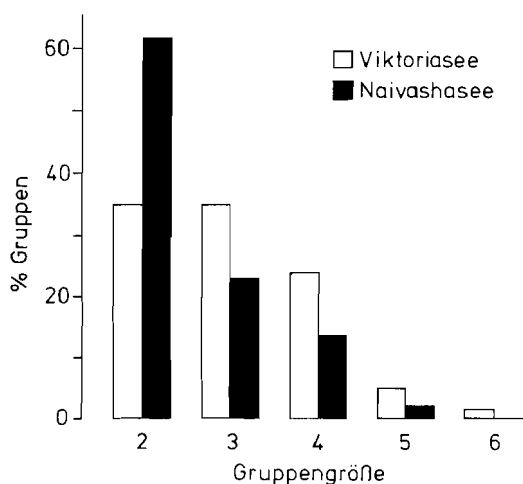


Abb. 5: Relative Häufigkeit von Gruppen der Größe 2 (= Paar ohne Helfer) bis 6 (= Paar mit 4 Helfern) während der Jungenaufzucht am Viktoriasee ($n = 63$ Gruppen) und am Naivashasee ($n = 52$ Gruppen).

Die kooperative Jungenaufzucht beim Graufischer läßt sich also als adaptive Verhaltensantwort auf ökologische Beschränkungen deuten. Die *physikalische Umwelt* beschränkt, über das Energiebudget, die Fütterkapazität der Eltern und schafft somit den Bedarf für Hilfe. Die *soziale Umwelt* beschränkt, über den Weibchenmangel, die Verpaarungschance junger Männchen und schafft somit das Angebot an potentiellen Helfern. Bei gleichem Angebot, d.h. gleichem Männchen-Überschuß, an den beiden Seen führt der höhere Bedarf am Viktoriasee zu größerer Toleranz gegenüber sekundären Helfern und daher zu größeren Gruppen (Abb. 5).

Vergleich Tropen versus Holarktis

Was können diese Ergebnisse zur Erklärung des Unterschieds zwischen dem relativ hohen Anteil von Helferarten in den Tropen und dem relativ geringen Anteil in den gemäßigten

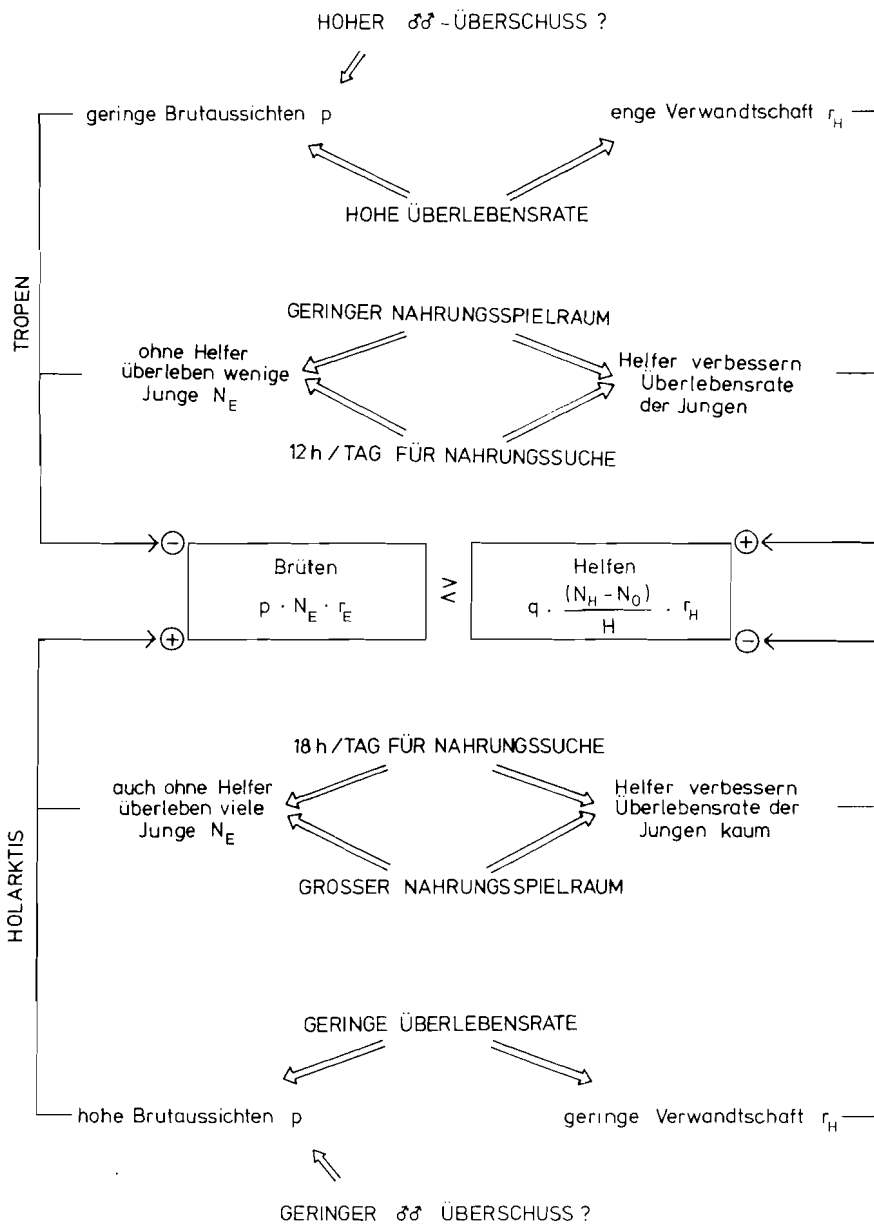


Abb. 6: Faktoren, in denen Tropen (oben) und Holarktis (unten) sich unterscheiden, sowie deren Einfluß auf die durch Brüten (links) und Helfen (rechts) erreichte Fitness. Genauere Erklärungen s. Text.

Zonen beitragen? Zur Beantwortung dieser Frage bräuchte man dieselben quantitativen Daten wie für Graufischer für eine Vielzahl von Vogelarten: Mortalität, Geschlechterverhältnis, Verpaarungschancen, Aufwand bei der Jungenaufzucht, Bruterfolg usw. Leider gibt es dieses Datenmaterial nicht in ausreichender Menge. Die folgenden, in Abb. 6 zusammengefaßten Betrachtungen sind daher nicht als saubere wissenschaftliche Belege zu verstehen. Sie sollen vielmehr darauf hinweisen, welche Daten man sammeln müßte, um solche Belege zu liefern.

Die schon vom Graufischer bekannte Ungleichung (Abb. 6, Mitte) sagt ein Brüten voraus,

wenn der linke Teil größer ist als der rechte, aber ein Helfen, wenn rechts größer ist als links. Wie beeinflussen die Umweltbedingungen in den Tropen und in der Holarktis diese Ungleichung?

Männchen-Überschuß

Die Wahrscheinlichkeit p , Brutvogel zu werden, hängt u. a. vom Geschlechterverhältnis ab. Je stärker es von 1:1 abweicht, desto geringer sind die Brutaussichten des Geschlechts, das in der Überzahl ist. Das sind bei monogamen Vogelarten meist die Männchen. Das genaue Ausmaß des Überschusses ist allerdings schwer festzustellen. Die gezählten Männchen und Weibchen spiegeln nicht notwendigerweise das tatsächliche Verhältnis wider, weil alles, was sich außerhalb der Untersuchungspopulation aufhält oder sich unauffällig benimmt, dem Beobachter entgeht. Wegen dieser Fehlerquelle wissen wir bis heute nicht, ob bei tropischen Arten mit kooperativer Jungenaufzucht der Männchenüberschuß im Durchschnitt hoch ist und daher die Brutaussichten p verringert, bei holarktischen Arten aber gering ist und deshalb die Brutaussichten verbessert.

Ein höherer Männchenüberschuß in den Tropen wäre allerdings nicht unplausibel. Angenommen, der Überschuß entsteht unter anderem, weil Weibchen, als das auswandernde Geschlecht, auf dem Weg in unbekannte Brutgebiete eine höhere Mortalität haben als die ortstreuen Männchen (z. B. Lack 1968, p73/74, Woolfenden and Fitzpatrick 1984). Dann wäre zu erwarten, daß das Verhältnis der Mortalitätsraten proportional zum Verhältnis der Wanderdistanzen von Männchen und Weibchen ist. Die Wanderdistanzen jedoch sind für tropische und palaearktische Jungvögel oft sehr verschieden. In den Tropen und Subtropen bleiben die Jungen vieler Arten das ganze Jahr über im Revier ihrer Eltern und verlassen es nur, um woanders zu brüten. Die Distanz zwischen dem Geburtsort und dem späteren Brutort spiegelt daher vermutlich recht gut die Entfernung wider, die tatsächlich zurückgelegt wurde. Und da diese Distanzen bei Männchen meist deutlich geringer sind als bei Weibchen, sind auch die Mortalitätsraten der Geschlechter sehr unterschiedlich.

Bei vielen palaearktischen Arten hingegen ist die Entfernung zwischen Geburts- und Brutort nur ein Bruchteil der Strecke, die die Vögel tatsächlich zurücklegen, vor allem im Winter, wenn beide Geschlechter herumziehen. Die unterschiedlichen Mortalitäten, die mit dem Aufsuchen der Brutreviere zu tun haben, überlagern sich also nur den ähnlichen Mortalitäten von Männchen und Weibchen im Winter. Je geringer die Distanz zwischen Geburts- und Brutgebiet im Verhältnis zur wirklich zurückgelegten Distanz ist, desto geringer sollten die Mortalitäts-Unterschiede zwischen den Geschlechtern sein. Deshalb könnte man bei palaearktischen Arten eine geringere Verschiebung des Geschlechter-Verhältnisses erwarten als bei tropischen – und damit auch höhere Chancen, einen Geschlechtspartner zu bekommen. Zur Prüfung dieser Hypothese brauchen wir quantitative Daten über den Zusammenhang von Herumziehen, Mortalität und Geschlechterverhältnis in den Tropen und den gemäßigten Zonen. Gegenwärtig fehlen diese Daten; deshalb die ? in Abb. 6.

Überlebensrate

Außer Mangel an Geschlechtspartnern kann auch ein Mangel an geeigneten Brutrevieren die eigene Fortpflanzung verhindern. Auch dafür spielen die Überlebensraten eine Rolle. Und hier ist die Datenbasis für den Vergleich Tropen vs. Holarktis etwas besser. Bei den in Abb. 7 berücksichtigten Arten liegen die jährlichen Überlebensraten von Erwachsenen in den Tropen und Subtropen zwischen 61 und 91%, mit einem Mittelwert bei 74%, in der Holarktis nur zwischen 24% und 61%, mit einem Mittelwert bei 46% ($p < 0,001$; Mann-Whitney U-Test, zweiseitig). Da Überlebensraten auch von der Körpergröße abhängen, wurden für diesen Vergleich in beiden Kategorien ähnlich große Vögel ausgewählt und – wenn möglich – auch Vertreter aus denselben Gattungen oder Familien gegenübergestellt (Abb. 7, rechts).

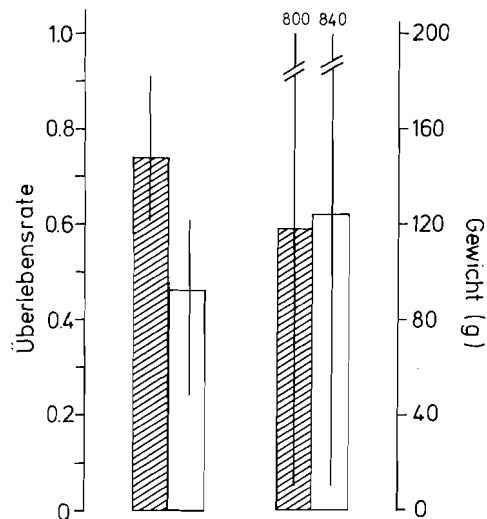


Abb. 7: Überlebensraten (*links*) und Gewichte (*rechts*) von tropischen und subtropischen Vögeln mit Helfern (schraffiert) und holarktischen Vögeln ohne Helfer (weiß). Die Säulen geben Mittelwerte für jeweils 13 Gattungen wieder, die Linien den gesamten Datenbereich. Wenn pro Art mehrere Werte verfügbar waren (z. B. für Männchen und Weibchen), wurden sie gemittelt. Ebenso wurden innerhalb einer Gattung die Werte von verschiedenen Arten gemittelt. Die Überlebensraten für Helferarten stammen aus Brown (1987, Table 3.2), die für Arten ohne Helfer aus Lack (1954, Table 21), Farner (1955, Table 1) und Ricklefs (1973, Table 6).

Die Ursache für die unterschiedlichen Mortalitäten (s. auch Fry 1980) dürfte vor allem in den hohen Winterverlusten holarktischer Vögel liegen. Die Folge des Unterschiedes läßt sich am besten an Brown's (1969, 1987) Populationsmodell erläutern: Wenn jedes Jahr etwas mehr Junge bis zum Brutalter überleben (b) als Reviere durch den Tod von früheren Besitzern frei werden (d), dann bildet sich ein Überschuß (= b-d) von Vögeln, die nicht brüten können.

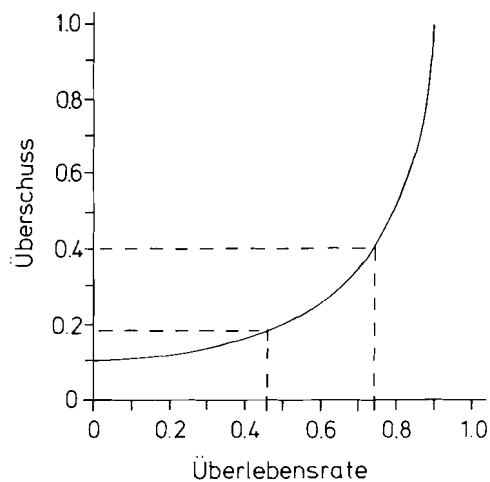


Abb. 8: Exponentielle Beziehung zwischen Gesamtüberschuß an nicht brütenden Vögeln und Überlebensrate für den Fall, daß jedes Jahr 10% mehr Vögel bis zur Geschlechtsreife überleben als Brutreviere durch Mortalität frei werden. Die Größe der Brutpopulation wurde gleich 1 gesetzt. Die gestrichelten Linien geben die durchschnittlichen Überlebensraten aus Abb. 7 sowie die daraus resultierenden Überschüsse an. Verändert nach Brown (1969, 1987).

Dieser Überschuß entsteht nicht nur jedes Jahr neu; er sammelt sich auch von Jahr zu Jahr an, und zwar umso stärker, je höher die Überlebensrate der überzähligen Vögel (s) ist. Daraus ergibt sich ein exponentieller Zusammenhang zwischen Überlebensrate und Gesamtüberschuß. In Abb. 8 ist eine solche Exponential-Funktion dargestellt, für die angenommen wurde, daß jedes Jahr ein Überschuß von 10% der Brutpopulation entsteht, d.h. $b-d=0,10$. Setzt man die mittleren Überlebensraten von 46% und 74% aus Abb. 7 in Abb. 8 ein (gestrichelte Linien), dann ergibt sich für tropische Arten ein größerer Überschuß als für palaearktische (s. auch Ricklefs 1975, Koenig and Pitelka 1981).

Die Überlebensraten wirken sich außerdem auf den Verwandtschaftsgrad zu den Jungen aus, die ein Helfer großzieht. Allgemein errechnet sich dieser Verwandtschaftsgrad aus der Formel $r_H = s^t/2$ (z.B. Brown 1987). Dabei ist s die Überlebensrate und t die Anzahl der Jahre, die seit der Geburt vergangen sind. Bei einer Überlebensrate von 0,46 ergibt sich aus dieser Formel für einen einjährigen holarktischen Helfer ein durchschnittlicher Verwandtschaftsgrad von $r_H = 0,23$, während in den Tropen bei einer Überlebensrate von 0,74 ein $r_H = 0,37$ resultiert. Für zweijährige Helfer lauten die entsprechenden Werte 0,11 für die Holarktis und 0,27 für die Tropen.

Die hohen Überlebensraten in den Tropen verschieben die Ungleichung zwischen Brüten und Helfen also in doppelter Weise zum Helfen: Durch verringerte Chancen p , Brutvogel zu werden und durch höhere Verwandtschaft r_H und damit höheren Fitnessgewinn aus dem Helfen (Abb. 6, oben). Umgekehrt fördern die niedrigen Überlebensraten in der Holarktis das Brüten, denn sie vergrößern die Chancen, ein Brutrevier zu bekommen und verringern – über die niedrige Verwandtschaft – den Fitness-Gewinn aus dem Helfen (Abb. 6, unten).

Bedarf für Hilfe

Der dritte für die Fitness-Berechnungen wichtige Faktor scheint diese Einflüsse der Überlebensraten auf Brüten und Helfen noch zu verstärken. Die Zahl der Jungen, die ein Brutvogel allein hochbringen kann, ist möglicherweise in den Tropen niedriger als in der Holarktis. Zwar fehlen hier wieder quantitative Daten, einen Hinweis liefert jedoch die bekannte Korrelation zwischen Breitengrad und Gelegegröße. Je weiter man vom Äquator nach Norden und Süden geht, desto größer werden die Gelege (Perrins and Birkhead 1983). Für diesen Trend wird vor allem die Nahrung verantwortlich gemacht. Das Nahrungsangebot in den Tropen ist relativ stabil und gleichmäßig über das Jahr verteilt. Das erlaubt eine Population am Rand der Tragekapazität, läßt aber keinen großen Spielraum für einen Nahrungsüberschuß wie er für die Aufzucht der Jungen benötigt wird. In der Holarktis hingegen gibt es diesen Überschuß schon eher, weil im Frühjahr und Sommer das Nahrungsangebot enorm anwächst. Außerdem haben tagaktive Vögel bei uns im Sommer ca. 18 Stunden pro Tag zur Verfügung, um dieses Angebot zu nutzen, in den Tropen aber nur ca. 12. Aus diesen Gründen könnte die Fütterkapazität von holarktischen Vögeln höher sein als die von tropischen. Die Folge wäre, daß bei uns auch Brutpaare ohne Helfer viele Junge aufziehen können, und Helfer würden diesen Bruterfolg nur wenig verbessern; N_E wäre also im Verhältnis zu $(N_H - N_0)/H$ groß und würde die Tendenz zum Selbstbrüten fördern (Abb. 6, unten). Unter den Nahrungsbedingungen der Tropen hingegen würden ohne Helfer nur wenige Junge überleben, mit Helfern wesentlich mehr. Unter solchen Bedingen wäre N_E im Verhältnis zu $(N_H - N_0)/H$ klein, und die Tendenz zum Helfen würde steigen (Abb. 6, oben).

Diese Erklärungen gingen von der Annahme aus, daß Helferarten ganzjährig in stabilen Lebensräumen am Rande der Tragekapazität leben. Das trifft oft zu, aber nicht immer. Ein Großteil der Arten – in Australien z.B. 42% – bewohnt Gebiete, in denen Regenfälle und Nahrung stark und unvorhersagbar fluktuieren (Grimes 1976, Rowley 1976). Das scheint entsprechende Schwankungen in der Mortalität nach sich zu ziehen. Dadurch können weder stabile Populationen entstehen, welche über Reviermangel die Brutaussichten p beschränken, noch sind gleichmäßig hohe Verwandtschaftskoeffizienten r_H zu erwarten, welche das Helfen fördern.

Wenn dennoch in diesen Gebieten häufig Helfersysteme vorkommen, müssen dafür vor allem der Aufwand bei der Jungenaufzucht und der Bedarf für Hilfe verantwortlich sein (Orrians et al. 1977, Emlen 1982). Die Umweltschwankungen in diesen Gebieten könnten in manchen Jahren den elterlichen Aufwand so hoch werden lassen, daß – vor allem für junge, unerfahrene Vögel – N_E im Verhältnis zu $(N_H - N_0)/H$ sehr klein wird und Brüten sich daher nicht lohnt. Dafür gibt es zwar einige Hinweise (Emlen 1982, Reyer in Vorber.), aber – wie schon in den Abschnitten «Männchen-Überschuß» und «Überlebensrate» – kann auch diese «Bedarfshypothese» ohne weiteres Datenmaterial nicht getestet werden. Die Grenzen der elterlichen Leistungsfähigkeit und die daraus resultierenden Konsequenzen für die Fitness sind von zu wenigen Arten bekannt. Das Schema in Abb. 6 darf deshalb nicht als Erklärung der ökologischen Unterschiede kooperativen und nicht kooperativen Vogelarten gesehen werden. Es soll vielmehr Anregungen liefern, welche Daten man sammeln muß, um solchen Erklärungen näher zu kommen.

Ich danke der Max-Planck-Gesellschaft und der DFG (Re 553/1-1) für die finanzielle Unterstützung sowie der kenyanischen Regierung für die Arbeitserlaubnis (OP 13/001/C1891/14). Mein besonderer Dank gilt W. Wicker für seine großzügige Förderung des Graufischer-Projektes und D. Schmidl für seine effiziente Mitarbeit.

Literatur

- Bown J L (1969) Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull* 81: 293–329
- Brown J L (1987) *Helping and Communal Breeding in Birds – Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton
- Brown J L, Brown E R (1981) Kin selection and individual selection in babblers. In: *Natural Selection and Social Behavior: Recent Results and New Theory* (R D Alexander, D Tinkle, eds) Chiron Press, New York, 244–256
- Drent R, Daan S (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252
- Emlen S T (1982) The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am Nat* 119: 29–39
- Emlen S T (1984) Cooperative breeding in birds and mammals. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 2nd edition (J R Krebs, N B Davies, eds) Blackwell, Oxford, 305–339
- Farner D S (1955) Birdbanding in the study of population dynamics. In: *Recent Studies in Avian Biology* (A Wolfson, ed) University of Illinois Press, Urbana, 397–449
- Fry C H (1980) Survival and longevity among tropical landbirds. *Proc Pan-African Ornithol Congr* 1976: 333–343
- Grimes L G (1976) The occurrence of cooperative breeding in African birds. *Ostrich* 47: 1–15
- Hamilton W D (1964) The genetical evolution of social behaviour I, II. *J theor Biol* 7: 1–52
- Koenig W D, Pitelka F A (1981) Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. In: *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory* (R D Alexander, D W Tinkle, eds) Chiron Press, N. Y., 261–280
- Lack D (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford
- Lack D (1968) *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London
- Orrians GH, Orrians CE, Orrians KJ (1977) Helpers at the nest in some Argentine blackbirds. In: *Evolutionary Ecology* (B Stonehouse, C Perrins, eds), Macmillan Press, London 137–151
- Perrins C M, Birkhead T R (1983) *Avian Ecology*. Blackie & Son, Glasgow
- Rensch B (1951) Die Verteilung der Tierwelt im Raum. In: *Handbuch der Biologie*, Bd. 5 (L v Bertalanffy, ed)
- Reyer H-U (1980) Flexible helper structure as an ecological adaptation in the pied kingfisher *Ceryle rudis*. *Behav Ecol Sociobiol* 6: 219–227
- Reyer H-U (1984) Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Anim Behav* 32: 1163–1178
- Reyer H-U (1986) Breeder-helper-interactions in the pied kingfisher reflect the costs and benefits of cooperative breeding. *Behav* 96: 278–303
- Reyer H-U, Westerterp K (1985) Parental energy expenditure: a proximate cause of helper recruitment in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Behav Ecol Sociobiol* 17: 363–369
- Ricklefs R E (1973) Fecundity, mortality, and avian demography. In: *Breeding Biology of Birds* (D. S. Farner, ed) National Academy of Sciences, Washington, D. C., 366–435
- Ricklefs R E (1975) The evolution of cooperative breeding in birds. *Ibis* 117: 531–534
- Rowley I (1976) Cooperative breeding in Australian birds. *Proc XVI Int Ornithol Congr (Canberra)*: 657–666

Skutch A F (1935) Helpers at the nest. *Auk* 52: 257-273
Skutch A F (1961) Helpers among birds. *Condor* 63: 198-226
Woolfenden G E. Fitzpatrick J W (1984) *The Florida Scrub Jay - Demography of a Cooperative-Breeding Bird*. Princeton University Press, Princeton, N. J.