

# Kooperative Jungenaufzucht bei Vögeln

H.-U. Reyer

## 1 Einleitung

Im Jahre 1935, also vor bald 60 Jahren, berichtete der Amerikaner A. Skutch erstmals von knapp zehn Vogelarten, bei denen die Eltern in der Aufzucht ihrer Jungen von sogenannten „Helfern“ unterstützt werden – Artgenossen, die sich vor allem am Füttern der Jungen beteiligen. 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 Vögel produzieren, die sich genau umgekehrt verhalten, die auf Kosten ihrer eigenen Fortpflanzung den Konkurrenten zu mehr Nachkommen verhelfen?

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. Die Erklärung durch einen fehlerhaften Mechanismus schien vor allem für die Fälle geeignet, in denen Helfer die Jungen fremder Arten fütterten – und viele der frühen Berichte umfassen solche evolutionsbiologisch sinnlosen Fälle. Diese Erklärung reicht aber kaum für die Arten aus, bei denen Helfen ein regelmäßiges Phänomen ist, sich über die gesamte Brutzeit erstreckt,

hohe Kosten für den Helfer mit sich bringt und von Vögeln ausgeführt wird, die nie eigene Junge hatten.

Ein befriedigender Ausweg aus der Verständnisschwierigkeit eröffnete sich erst ab Mitte der 60er Jahre. Entscheidend für diesen Durchbruch war auf theoretischer Seite vor allem W. D. Hamilton's Konzept der Gesamtfitness (engl. inclusive fitness), auf empirischer Seite die zunehmende Zahl von Studien an individuell markierten Vögeln. Die längsten dieser Studien erlaubten nach und nach, die Fitnesskonsequenzen der kooperativen Jungenaufzucht zu berechnen; andere haben die Liste der Helferarten zunehmend erweitert und damit die Deutung als Artefakte immer unwahrscheinlicher gemacht. Heute kennen wir regelmäßige kooperative Jungenaufzucht von mehr als 200 Vogelarten aus über 50 Familien.

## 2 Das Beispiel der Graufischer

Graufischer (*Ceryle rudis*) sind ostafrikanische Verwandte unseres Eisvogels (Abb. 1). Sie sind häufige Bewohner der Uferregionen. Sie ernähren sich fast ausschließlich von Fischen, nach denen sie von Sitzästen aus oder aus dem Rüttelflug eintauchen. Zur Brutzeit sammeln sie sich 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 fünf Eiern schlüpfen nach etwa 18 Tagen Bebrütungszeit die Jungen als typische Nesthocker, nackt und blind. Sie werden vom ersten Tag an mit Fischen gefüttert.

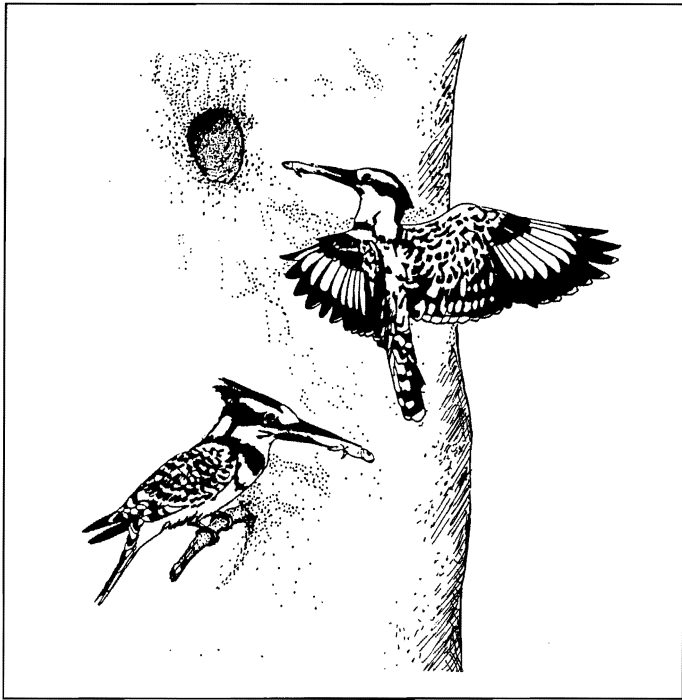


Abb. 1: Ein Paar der ostafrikanischen Graufischer (*Ceryle rudis*) beim Füttern ihrer Jungen an der Bruthöhle. Unten das Männchen. Oft helfen ein oder zweijährige Männchen den Brutpaaren beim Füttern

Nur die Weibchen brüten auf den Eiern und werden in der Höhle oft Opfer von Schlangen und Varanen. Dadurch gibt es in der Population einen Männchenüberschuß. Was tun die überzähligen Männchen, die kein Weibchen bekommen und sich deshalb nicht selber fortpflanzen können? Die allermeisten von ihnen warten nicht bloß ab, bis sie stark und erfahren genug sind, um sich ein Weibchen zu erobern, sondern sie helfen in der Brutkolonie den Paaren bei der Jungenaufzucht, indem sie wie die Eltern Fische herbeischaffen.

Die Anzahl der Helfer ist örtlich verschieden. In einer Brutkolonie am Viktoriasee besaßen 65% von 63 Paaren 1-4 Helfer, am Naivashasee hatten nur 37% von 52 Paaren 1-3 Helfer.

Doch wo liegt nun der Nutzen für diese männlichen Helfer, der vorhanden sein muß, damit man die Evolution des Helferverhaltens nach der *Darwinschen* Selektionstheorie erklären kann?

Nach dem Prinzip der Verwandtenförderung (kin selection, S. 6) könnten diese Männchen einen Vorteil dadurch gewinnen, daß sie mit ihnen verwandte Junge vor dem sicheren Hungertod erretten, was von den evolutionären Konsequenzen her einer *Produktion* von Verwandten gleichkäme. Falls eigene Fortpflanzung unmöglich oder sehr unwahrscheinlich ist, könnte dann das Helfen eine Verhaltensalternative sein, die sich gegen „Nicht-Helfen“ durchzusetzen vermag. Dafür wäre allerdings Voraussetzung:

- (1) daß die Helfer tatsächlich zusätzlichen Jungvögeln zum Überleben verhelfen („Helfereffekt“),
- (2) daß diese Jungen mit ihnen verwandt sind („Vorteile der Helfer“), und
- (3) daß das Helfen die Überlebenschancen der Helfer nicht so drastisch verringert, daß damit der indirekte Fitnessgewinn wieder aufgehoben würde („Kosten des Helfens“).

Sind bei den Graufischern diese Voraussetzungen erfüllt?

### 3 Der Helfereffekt

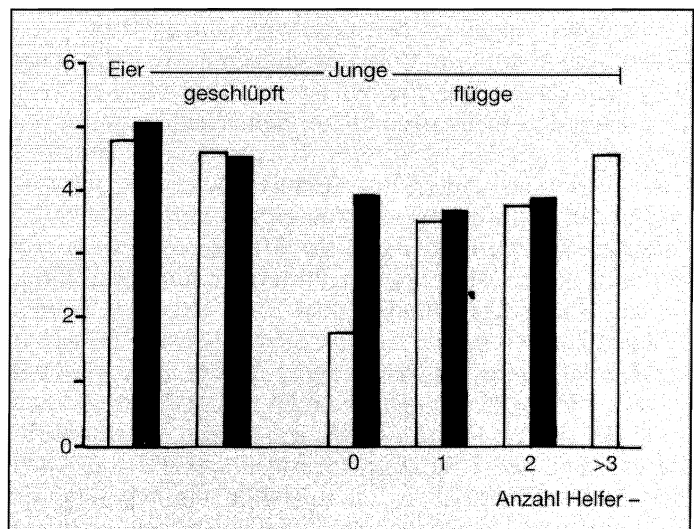
Der Bruterfolg der Graufischerpaare hängt entscheidend vom Nahrungsangebot ab. In Gebieten mit ruhigem, relativ klarem Wasser, energiereichen Fischen und kurzen Strecken zwischen See und Brutkolonie (Naivashasee) ist der zusätzliche Zeit- und Energieaufwand der Eltern für die Jungenaufzucht gering. Wo aber unruhiges, trübes Wasser, wenig ergiebige Fische und weite Strecken zwischen See und Kolonie vorliegen (Viktoriasee), bringt die Versorgung der durchschnittlich fünf Jungen die Eltern rasch an die Grenze ihrer energetischen Leistungsfähigkeit. Die Folge: Trotz gleicher Gelegegrößen und Schlüpfzeiten bringen Brutpaare ohne Helfer am Viktoriasee nur etwa halb so viele Junge hoch wie am Naivashasee (Abb. 2). Die anderen verhungern. Erst mit drei oder mehr Helfern gelingt es Paaren am Viktoriasee, alle schlüpfenden Jungen bis zum Flüggewerden am Leben zu halten. Am Naivashasee haben Helfer keinen nachweisbaren Einfluß auf die Überlebensrate der Jungvögel. Auf mögliche Gründe für ihr Helfen wird weiter unten eingegangen.

*Fazit:* Zumindest in Gebieten, wo die Jungenaufzucht schwieriger ist, erretten die Helfer tatsächlich Jungvögel vor dem sicheren Hungertod.

### 4 Die Vorteile der Helfer

Wider Erwarten sind nicht alle diese Helfer mit den Jungen nahe verwandt. Es gibt nämlich zwei Typen: Die „primären“ Helfer sind Söhne des Brutpaares vom vorigen oder vorvorigen Jahr. Sie erscheinen auch mit den Eltern zusammen in der Brutkolonie, helfen bereits beim Verteidigen der Bruthöhle und später beim Füttern ihrer Voll- oder Halbgeschwister. Sie „produzieren“ also Verwandte, mit denen der Verwandtschaftskoeffizient im Mittel  $r=0,32$  beträgt, und verbuchen damit einen indirekten Fitnessgewinn (s. S. 7).

Abb. 2: Mittelwerte von Gelegegrößen, Anzahl geschlüpfter Jungen und von flüggen Jungen in Abhängigkeit von der Zahl der Brutpflegehelfer in den beiden Brutkolonien am Viktoriasee (weiße Säulen) und am Naivashasee (schwarze Säulen)



Die „sekundären“ Helfer dagegen stoßen erst zu einem Paar, wenn schon Junge geschlüpft sind. Sie versuchen zunächst in jeder Höhle zu füttern, in der sie Junge betteln hören, werden aber meistens zunächst vom Brutmännchen verjagt. Dürfen sie schließlich doch mithelfen, dann bleiben sie bei diesem einen Paar bis zum Ende der Brutzeit. Sie sind aber mit den Jungen, die sie aufziehen helfen, nachweislich nicht näher verwandt ( $r < 0,05$ ). Über welchen Vorteil kann man nun das Helfen bei ihnen erklären?

Es zeigte sich, daß sekundäre Helfer, die von einem Paar akzeptiert wurden, im nächsten Jahr mit höherer Wahrscheinlichkeit selber verpaart waren und brüteten als Helfer, die nirgends helfen durften („Nichtstuer“). Viele von ihnen übernahmen den Brutplatz, an dem sie das Jahr zuvor geholfen hatten und einige waren sogar mit dem Brutweibchen des Vorjahres verpaart, wobei dessen früheres Männchen sogar noch am Leben sein konnte. Da gelegentlich am Ende der Brutzeit heftige Kämpfe zwischen Brutmännchen und sekundären Helfern zu beobachten sind, liegt die Annahme nahe, daß Brutmännchen von diesen Helfern verdrängt werden können. Der Nutzen für den sekundären Helfer scheint darin zu liegen, daß er durch das Helfen seine eigenen zukünftigen Fortpflanzungschancen (den direkten Fitnessanteil) erhöht. Da dies in manchen Fällen auf Kosten des Brutmännchens geschieht, ist auch zu verstehen, warum sekundäre Helfer vor allem von den Männchen zunächst abgewiesen werden. Nur wenn ein Paar mehr Junge im Nest hat, als es selber aufziehen kann, läßt das Männchen einen solchen Helfer zu. Das ließ sich durch künstliche Manipulation der Jungenzahl nachweisen und erklärt, warum am Naivashasee sekundäre Helfer so selten akzeptiert werden.

Die primären Helfer am Naivashasee liefern wahrscheinlich deshalb keinen erkennbaren Beitrag zum Überleben ihrer Geschwister, weil die Eltern in ihrem Beisein entsprechend weniger für die Jungenaufzucht tun. Dadurch könnten sie – was allerdings noch nicht gemessen wurde – ihren künftigen Fortpflanzungswert erhöhen und deshalb in der Zukunft mehr Junge produzieren, die dann wiederum die Geschwister der gegenwärtigen Helfer sein werden. Der Helfereffekt hat sich dann um ein Jahr verschoben.

### 5 Die Kosten des Helfens

Die primären Helfer verfüttern ähnlich viele und ähnlich große Fische wie ihre Eltern. Dagegen ist die Fischmasse, die von sekundären Helfern zur Aufzucht beigesteuert wird, wesentlich geringer. Auch Messungen zum Energieumsatz während der Aufzuchtzeit haben gezeigt, daß sich Eltern und primäre Helfer wesentlich mehr anstrengen als die sekundären Helfer. Das ist zu erwarten, wenn man bedenkt, daß die sekundären Helfer ihre Vorteile nicht aus dem Überleben der Jungen, sondern aus der Mitgliedschaft bei einer Familie beziehen.

Entsprechend dem unterschiedlichen Energieaufwand sind auch die Überlebenschancen der beiden Helfertypen verschieden. Während sekundäre Helfer die nächste Brutsaison mit einer Wahrscheinlichkeit von durchschnittlich 74% erleben (die „Nichtstuer“ 71%), betragen die Überlebenschancen der primären Helfer im Mittel nur 54%.

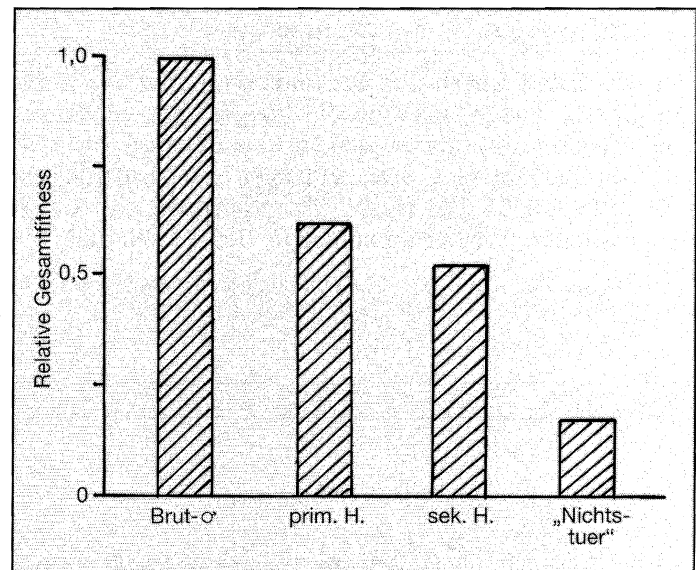


Abb. 3: Fitnessvergleich zwischen Männchen, die als Einjährige selber brüten, primäre oder sekundäre Helfer sind oder „nichts tun“, weil sie nirgends als Helfer akzeptiert wurden. Der Fitnesswert der Brutmännchen wurde auf 1,0 gesetzt

### 6 Fitness-Bilanzen

Auf Grund der vielen Messungen im Freiland kann man abschätzen

- (1) die durchschnittlichen Wahrscheinlichkeiten, mit denen ein Männchen eines bestimmten Typs im nächsten Jahr den gleichen oder einen anderen Status innehaben wird,
- (2) für jedes Jahr die durchschnittliche Anzahl von Jungen, die durch den Pflegeaufwand eines Elters oder Helfers produziert werden, und
- (3) für jedes Jahr den durchschnittlichen Verwandtschaftsgrad dieser Jungen mit dem Brutpfleger (Elter oder Helfer).

Mittels dieser Werte kann man nun die zu erwartende Fitness der verschiedenen Männchentypen vergleichen, also die von

- Männchen, die schon als Einjährige ein Weibchen bekommen und selber brüten,
- Männchen, die mit einem Jahr als primäre Helfer bei ihren Eltern beginnen,
- Männchen, die als Einjährige bereits den Kontakt zu ihren Eltern verloren haben und sich deshalb als sekundäre Helfer bei anderen Paaren verdingen, und
- Männchen, die als „Nichtstuer“ beginnen, weil sie von keinem Paar als Helfer zugelassen werden.

Das Ergebnis der Berechnung der Gesamtfitness aus den direkten und indirekten Anteilen ist in Abb. 3 dargestellt. Es zeigt, daß Männchen, die gleich als Brutmännchen beginnen können, die höchste, solche, die als „Nichtstuer“ beginnen müssen, die niedrigste Fitness zu erwarten haben. Die primären Helfer gewinnen, trotz der höheren Mortalität, die sie durch ihren hohen Einsatz für Verwandte haben, insgesamt mehr Fitness als die sekundären Helfer.

Nach diesem Vergleich ist genau das zu erwarten, was man auch beobachtet, nämlich daß jedes Männchen jeweils die günstigste Rolle im Rahmen seiner Möglichkeiten wählt.

**7 Bedingungen für die Evolution von Helfern**

Bei den Graufischern und bei anderen Arten, die Brutpflegehelfer haben, schaffen die für die Jungenaufzucht ungünstigen Umweltbedingungen einen Bedarf für Helfer. Auf der anderen Seite erzeugen die beschränkten Möglichkeiten für die eigene Fortpflanzung, hier durch den extremen Weibchenmangel in der Population, ein

Angebot an Individuen, für die unter gegebenen Umständen Helfen einen höheren Gewinn verspricht als vergebliche Bemühungen um eigene Fortpflanzung.

---

**Anschrift des Verfassers:**

Prof. Dr. Heinz-Ulrich Reyer, Zoologisches Institut, Universität Zürich, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich

---

