

8 Die Evolution von kooperativer Jungenaufzucht

Heinz-Ulrich Reyer, Zürich

8.1	Einleitung	125
8.2	Kooperative Jungenaufzucht bei Graufischern (<i>Ceryle rudis</i>)	126
8.3	Nutzen und Kosten für Helfer	128
8.4	Nutzen und Kosten für Brutvögel	132
8.5	Vergleich Tropen versus Holarktis	135
8.6	Literatur	141

8.1 Einleitung

Vor gut 50 Jahren berichtete der Amerikaner A. Skutch (1935) erstmals von knapp zehn 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 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 gehabt 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 (1964) Konzept der Gesamtfitness (engl. inclusive fitness), auf empirischer Seite die zunehmende Zahl von Studien an individuell markierten Vögeln. Die längsten dieser Studien erlauben, nach und nach die Fitnesskonsequenzen der kooperativen Jungenaufzucht zu berechnen (z.B. Woolfenden & Fitzpatrick 1984); andere haben die Liste der Helferarten zunehmend erweitert und damit die 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. Kooperative Jungenaufzucht kommt in der Holarktis selten vor, nimmt aber zum Äquator hin zu, mit der größten Häufigkeit zwischen den 40. Grad 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 diesem Kapitel 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 behandle ich diese Fragen anhand meiner eigenen Untersuchungen am afrikanischen Graufischer. Im zweiten Teil versuche ich, die Ergebnisse für den Vergleich Tropen versus Holarktis zu verallgemeinern.

8.2 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 aus oder aus dem Rüttelflug eintauchen. Zur Brutzeit ver-

sammeln 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 fünf Eiern schlüpfen nach etwa 18 Tagen Bebrütungszeit die Jungen als typische Nesthocker, nackt und blind. Sie werden vom ersten Tag an von ihren Eltern und eventuellen Helfern mit Fischen gefüttert. Die Anzahl der Helfer ist allerdings an den beiden Seen verschieden. Am Viktoriasee besaßen nur 35% aller Paare keinen Helfer, die übrigen 65% hatten 1-4 Helfer pro Paar ($n = 63$ Paare). Am Naivashasee hingegen zogen 63% aller Paare ihre Jungen allein auf; die restlichen 37% wurden von 1-3 Helfern unterstützt ($n = 52$ Paare). Daraus ergeben sich mittlere Gruppengrößen von 3.1 am Viktoriasee und 2.6 am Naivashasee ($\alpha < 0.01$, Mann-Whitney-U-Test, zweiseitig).

Faktor		Brüten		Helfen	
		p.	s.	p. H.	s. H.
Wahrscheinlichkeit für Status	p	0.05	q	0.93	0.96
Zahl der aufgezogenen Jungen	N_E	1.90	$\frac{N_H - N_o}{H}$	1.62	1.12
Verwandtschaft zu den Jungen	r_E	0.50	r_H	0.32	<0.05
Fitneß (1. Jahr)		0.05		0.48	0.05
Gesamtfitneß bis Lebensende		1.40		2.41	2.75
Direkte Fitneß		Indirekte Fitneß			
$DF = p \times N_E \times r_E$		$IF = q \times \frac{(N_H - N_o)}{H} \times r_H$			
Gesamtfitneß = DF + IF					

Tabelle 8.1. 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.

8.3 Nutzen und Kosten für Helfer

8.3.1 Fitneßberechnungen

Alle 124 registrierten Helfer waren 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 ein 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 junge, unerfahrene Männchen wenig Chancen haben. So gelang es nur drei von 64 Einjährigen, ein Weibchen zu bekommen. Die Wahrscheinlichkeit, schon im ersten Jahr Brutvogel zu werden (p), beträgt also nur 0.05. 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 Schnitt 0.05 Kopien ihres Erbgutes an die nächste Generation weitergegeben (Tab. 8.1). Diese durch eigene Fortpflanzung erreichte Weitergabe des Erbgutes bezeichnet man oft als direkte Fitneß (DF) (Brown & Brown 1981). Sie errechnet sich allgemein aus der Formel $DF = p \times N_E \times r_E$. [Alle Fitneß-Berechnungen gelten für den Victoriasee; für den Naivashasee ist die Datenbasis nicht ausreichend. Details finden sich in Reyer (1984, 1986). Von früheren Veröffentlichungen abweichende Werte erklären sich aus zusätzlichen neuen Daten.]

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 acht Brutzeiten gesammelten demographischen Daten errechnet sich die mit einer reinen Brutvogelstrategie erreichte Gesamtfitneß als 1.40 (Tab. 8.1). Dabei bedeutet "reine Brutvogelstrategie", daß es für ein Männchen nur die Verhaltensweisen "Brüten" (wenn verpaart) oder "Nichtstun" (wenn unverpaart) gibt, 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 & 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_0) - also dann, wenn das Brutpaar allein gefüttert hätte. Diese Differenz ist noch durch die Zahl der Helfer (H) zu teilen, um die indirekte Fitneß (IF) des Einzelnen zu ermitteln: $IF = q \times r_H (N_H - N_0) / H$. Bei der Anwendung dieser Formel auf die Graufischer muß man zwischen primären und sekundären Helfern unterscheiden (Reyer 1980).

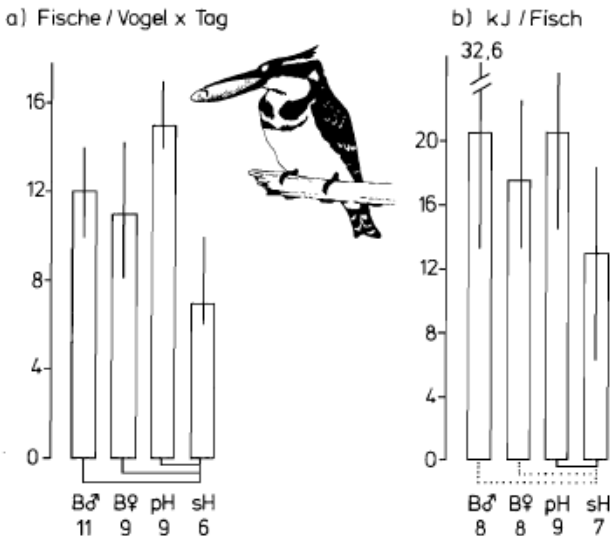


Abb. 8.1. Anzahl (a) und Energiegehalt (b) der Fische, die Brutvögel (B♂, B♀), primäre Helfer (pH) und sekundäre Helfer (sH) pro Tag an die Jungen verfüttern. Die Säulen stellen Mittelwerte dar, senkrechte Striche 95% Vertrauensgrenzen, Ziffern unter den Säulen die Anzahl der protokollierten Vögel. Zwischen mit — verbundenen Säulen besteht ein signifikanter Unterschied ($\alpha < 0.05$), bei mit verbundenen Säulen zeigt sich eine Tendenz zur Signifikanz ($\alpha < 0.10$; Mann-Whitney-U-Test).

8.3.2 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. 8.1). 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 halfen bei fremden Paaren, mit deren Jungen sie höchstens 0.05 verwandt waren.

Mit diesen Unterschieden in der Verwandtschaft gehen Unterschiede im Fütteraufwand einher (Abb. 8.1): 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 $(N_H - N_0)/H$ ist größer (Tab. 8.1). Die Wahrscheinlichkeit q , Helfer zu werden, wenn man es versucht, ist dagegen ungefähr gleich - zumindest am Viktoriassee. Setzen wir die gefundenen Werte aus Tab. 8.1 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. 8.1). [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 dabei aber nicht ändern.]

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. 8.1). Wie danach zu erwarten, verlassen beim Auftauchen von unverpaarten Weibchen junge Männchen sofort die Paare, denen sie geholfen hatten und versuchen, sich diesen Weibchen anzuschließen. 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 ersten Jahr bis zum Lebensende (Tab. 8.1) beruht auf den Auswirkungen des Helfens auf Überleben und Verpaarungschancen (Tab. 8.2). 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 (48%) 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 als bei Helfern (33%).

	n	Überlebens- rate	Verpaarungschancen gesamt	mit geholf. ♀	voriges ♂ lebt noch
primäre Helfer	28	54%	60%	22%	0%
sekund. Helfer	31	74%	91%	48%	30%
"Nichtstuer"	30	71%	33%	-	-

Tabelle 8.2. Überlebensraten und Verpaarungschancen von primären Helfern, sekundären Helfern und Männchen, die - wenn unverpaart - nicht helfen ("Nichtstuer").

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. Auf solche Fälle entfielen 30% der Weibchenübernahmen.

8.4 Nutzen und Kosten für Brutvögel

8.4.1 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. 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.

Um diese Leistungsfähigkeit zu ermitteln, haben wir im Freiland den Energieaufwand von fütternden Graufischern mit der $D_2^{18}O$ -Methode gemessen (Reyer & Westerterp 1985). Das Ergebnis ist in Abb. 8.2 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. 8.2 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. 8.2; Reyner & Westerterp 1985). Bezogen auf den Grundumsatz entsprechen 210 kJ etwa dem 4,5-fachen - ein Wert, der auch für andere Vogelarten als energetische Leistungsschwelle gefunden wurde (Drent & Daan 1980).

Diese Leistungsschwelle von 210 kJ/Tag begrenzt die tägliche Fütterkapazität eines Naivashaseevogels auf 267 kJ (Abb. 8.2). Bei zwei Eltern und durchschnittlich 4,8 Nestlingen ergeben sich daraus 111 kJ pro Jungvogel ($= 2 \times 267/4,8$). 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 ($= 2 \times 102/4,6$).

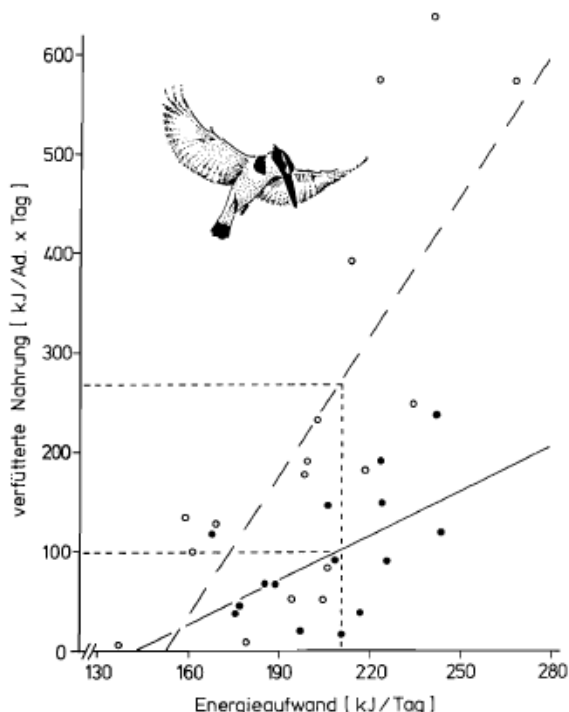


Abb. 8.2. Beziehung zwischen Nahrungsmenge, die ein Altvogel täglich an die Jungen verfüttert und dafür aufgewendeter Energie. o—o = Naivashasee, $y = 4.693x - 718.3$; $n = 17$, $r = 0.756$, $\alpha < 0.001$. o—o = Viktoriasee, $y = 1.485x - 209.9$; $n = 15$, $r = 0.545$, $\alpha = 0.036$ = Mittlere energetische Leistungsschwelle und resultierende Fütterkapazitäten.

8.4.2 Bruterfolg

Dieser Unterschied zeigt sich dann im Bruterfolg. Obwohl die durchschnittliche Zahl der schlüpfenden Jungen mit 4.6 und 4.8 an beiden Seen sehr ähnlich ist, werden verschieden viele Junge flügge. Am Naivashasee bringen Eltern ohne Helfer im Schnitt 4.0 Junge hoch, das sind 83% der schlüpfenden; am Viktoriasee schaffen sie nur 1.9 Junge oder 41%. Die anderen verhungern. Während am Naivashasee Paare mit Helfern nicht besser abschneiden als Paare ohne Helfer, steigern am Viktoriasee Helfer den Bruterfolg signifikant: bei Paaren mit einem Helfer wurden 80% der schlüpfenden Jungen flügge, bei Paaren mit zwei und mehr Helfern sogar 100% ($\alpha < 0.02$, t-Test, zweiseitig). Helfer sind also tatsächlich am Viktoriasee für den gegenwärtigen Bruterfolg wichtiger als am Naivashasee.

8.4.3 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 anbietenden sekundären Helfer toleriert ($n = 25$), aber 100% der Viktoriasee-Männchen ($n = 31$; $X^2 = 44.9$, $\alpha < 0.001$). Dann wurde am Naivashasee bei zehn 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 acht 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 (Reyer & Westerterp 1985; dort Abb. 4): am Naivashasee nahmen acht der zehn überforderten Paare die sekundären Helfer an (= 80%); am Viktoriasee lehnten sieben der acht energetisch entlasteten Paare die Helfer ab (= 87.5%). Beides ist signifikant verschieden von den Normalbedingungen an diesen beiden Seen ($\alpha < 0.001$; Fisher-Test, einseitig).

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 Verpaarungschancen junger Männchen und schafft somit das Angebot an potentiellen Helfern. Bei gleichem Angebot an den beiden Seen, d.h. gleichem Männchenüberschuß, führt der höhere Bedarf am Viktoriasee zu größerer Toleranz gegenüber sekundären Helfern und daher zu größeren Gruppen.

8.5 Vergleich Tropen versus Holarktis

Was können diese Ergebnisse zur Erklärung des Unterschiedes zwischen dem relativ hohen Anteil von Helferarten in den Tropen und dem relativ geringen Anteil in den gemäßigten 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. 8.3 zusammengefaßten Betrachtungen sind daher nur als vorläufige Hypothesen zu verstehen, die aufzeigen sollen, welche Daten man sammeln müßte, um solche Belege zu liefern.

Die schon vom Graufischer bekannte Ungleichung (Abb. 8.3, Mitte) sagt ein Brüten voraus, wenn der linke Teil größer ist als der rechte, aber ein Helfen im umgekehrten Fall. Wie beeinflussen die Umweltbedingungen in den Tropen und in der Holarktis diese Ungleichung?

8.5.1 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 wieder, 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 Schnitt hoch ist und daher die Brutaussichten p verringert, bei holarktischen Arten aber gering ist und daher die Brutaussichten verbessert; deshalb die Fragezeichen in Abb. 8.3.

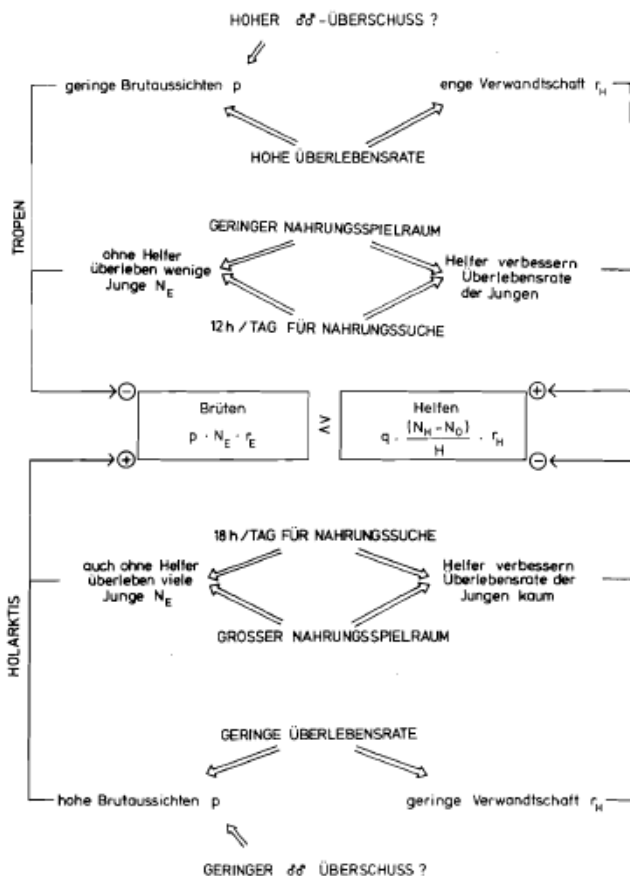


Abb. 8.3. Faktoren, in denen sich Tropen (oben) und Holarktis (unten) unterscheiden, sowie deren Einfluß auf die durch Brüten (links) und Helfen (rechts) erreichte Fitneß. Für genauere Erklärungen siehe Text.

8.5.2 Überlebensrate

Außer Mangel an Geschlechtspartnern kann auch ein Mangel an geeigneten Brutrevieren die eigene Fortpflanzung verhindern. Auch dafür spielen die Überlebensraten eine Rolle. Hier ist die Datenbasis für den Vergleich Tropen versus Holarktis etwas besser. Bei den in Abb. 8.4 berücksichtigten Arten liegen die jährlichen Überlebensraten von Erwachsenen in den Tropen und Subtropen zwischen 61 und 91%, mit einem Mittelwert von 74%, in der Holarktis nur zwischen 24% und 61%, mit einem Mittelwert von 46% ($\alpha < 0.001$; 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. 8.4, rechts).

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. 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 (s) der überzähligen Vögel ist. Daraus ergibt sich ein exponentieller Zusammenhang zwischen Überlebensrate und Gesamtüberschuß. In Abb. 8.5 ist eine solche Exponentialfunktion 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. 8.4 in Abb. 8.5 ein (gestrichelte Linien), dann ergibt sich für tropische Arten ein größerer Überschuß als für palaearktische (s. auch Ricklefs 1975; Koenig & 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. 8.3, 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 Fitneßgewinn aus dem Helfen (Abb. 8.3, unten).

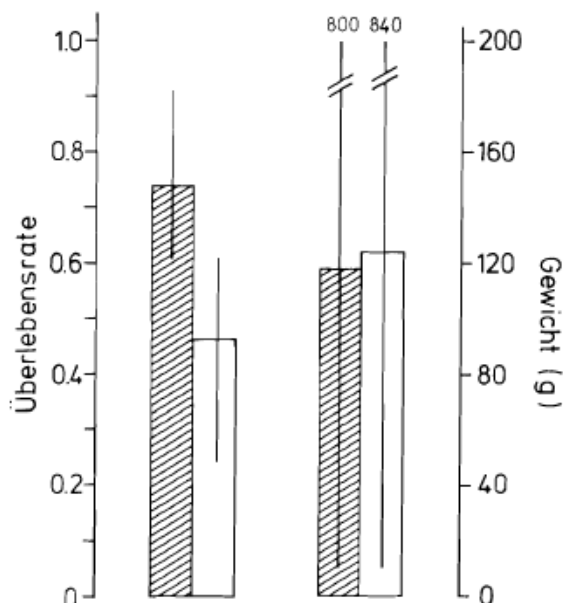


Abb. 8.4. Überlebensraten (links) und Masse (rechts) von tropischen und subtropischen Vögeln mit Helfern (schraffiert) und holarktischen Vögeln ohne Helfer (weiß). Die Säulen geben Mittelwerte für jeweils 13 Gattungen wider, die Linien den gesamten Datenbereich. Wenn pro Art mehrere Werte verfügbar waren (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, dort Tab. 3.2), die für Arten ohne Helfer aus Lack (1954, dort Tab. 21), Farner (1955, dort Tab. 1) und Ricklefs (1973, dort Tab. 6).

8.5.3 Bedarf für Hilfe

Der dritte für die Fitneßberechnungen 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 & 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 Rande 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 diesen Bruterfolg nur wenig verbessern würden; N_E wäre also im Verhältnis zu $(N_H - N_o)/H$ groß und würde die Tendenz zum Selbstbrüten fördern (Abb. 8.3, unten). Unter den Nahrungsbedingungen der Tropen hingegen würden ohne Helfer nur wenige Junge überleben, mit Helfern wesentlich mehr. Unter solchen Bedingungen wäre N_E im Verhältnis zu $(N_H - N_o)/H$ klein und die Tendenz zum Helfen würde steigen (Abb. 8.3, 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 (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 $(N_H - N_o)/H$ sehr klein wird und Brüten sich daher nicht lohnt. Dafür gibt es zwar einige Hinweise (Emlen 1982; Reyer in Vorber.), aber - wie auch für die

Hypothesen in den Abschnitten "Männchenüberschuß" 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. 8.3 darf deshalb nicht als allgemein gültige Erklärung der ökologischen Unterschiede zwischen kooperativen und nicht kooperativen Vogelarten gesehen werden. Es soll vielmehr Anregungen liefern, welche Daten man sammeln muß, um zu verstehen, warum der Selektionsdruck für kooperatives Brüten in den Tropen offenbar höher ist als in der Holarktis.

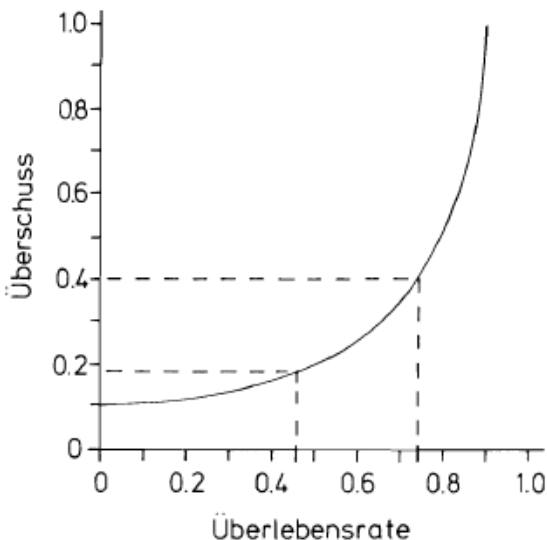


Abb. 8.5. Exponentielle Beziehung zwischen Gesamtüberschuß an nicht brütenden Vögeln und Überlebensrate für den Fall, daß jedes Jahr 10% mehr Vögel bis zum Erreichen der Geschlechtsreife überleben als Brutreviere durch Mortalität frei werden. Die Größe der Brutpopulation wurde gleich 1 gesetzt. Die gestrichelten Linien geben die durchschnittlichen Überlebensraten aus Abb. 8.4 an, sowie die daraus resultierenden Überschüsse. Verändert nach Brown (1969, 1987).

8.6 Literatur

- Brown, 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 Univ. Press, Princeton.
- Brown, J.L., Brown, E.R. (1981): Kin selection and individual selection in babblers, p. 244-256. [In:] Alexander, R.D., Tinkle, D.: *Natural Selection and Social Behavior: Recent Results and New Theory*. Chiron Press, New York.
- 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, S. 305-339. [In:] J.R. Krebs & N.B. Davies: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 2nd ed., Blackwell, Oxford.
- Farner, D.S. (1955): Birdbanding in the study of population dynamics, S. 397-449. [In:] A. Wolfson: *Recent Studies in Avian Biology*. Univ. Illinois Press, Urbana.
- 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, S. 261-280. [In:] Alexander, R.A., Tinkle, D.W.: *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*. Chiron Press, New York.
- Lack, D. (1954): *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Perrins, C.M., Birkhead, R.R. (1983): *Avian Ecology*. Blackie & Son, Glasgow.
- 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, S. 366-435. [In:] Farner, D.S.: *Breeding Biology of Birds*. Natl. Acad. Sci., Washington, D.C..
- 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 Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Danksagung

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/CI891/14). Mein besonderer Dank gilt W. Wickler für seine großzügige Förderung des Graufischerprojektes und D. Schmidl für seine effiziente Mitarbeit.