
Dissertationen, Diplomarbeiten

Zeitprobleme bei zwei Jahresbruten: Auswirkungen des Brutzeitpunkts und der Flügglingsbetreuung auf die Fitness bei Rauchschwalben *Hirundo rustica*

Martin Grüebler

Dissertation am Zoologischen Institut der Universität Zürich und an der Schweizerischen Vogelwarte Sempach. Leitung: Prof. Dr. Heinz-Ulrich Reyher, Dr. Beat Naef-Daenzer und Prof. Dr. Lukas Keller.

Eine der zentralen Fragen der Ökologie ist es, auf welche Weise ein Organismus im Verlauf seines Lebens Ressourcen wie Zeit und Energie einsetzen muss, um seine biologische Fitness zu maximieren. Bei Vögeln, die in einem saisonalen Umfeld leben, kann etwa der Zeitpunkt des Brutbeginns einen starken Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg haben. Arten mit mehreren Jahresbruten müssen vielleicht Kompromisse bei der Aufteilung des Betreuungsaufwandes für die verschiedenen Bruten eingehen: Eine längere Betreuung der ersten Nachwuchsgeneration kann etwa deren Überlebenschancen erhöhen, doch gleichzeitig verzögert sich der Start der nächsten Brut. Dies wiederum kann die Überlebenschancen der zweiten Brut schmälern, weil sich die Umweltbedingungen gegen Ende der Saison verschlechtern.

Bei vielen Nesthockern mit geschützten Nestern ist die Nestlingsmortalität gering. Fortpflanzungsentscheidungen der Eltern führen deshalb oft erst nach dem Ausfliegen der Nestlinge zu einer Selektion. Der Zeitpunkt des Ausfliegens und der Betreuungsaufwand für die Flügglinge dürften eine entscheidende Rolle für das Überleben nach dem Ausfliegen spielen. Wie sich diese beiden Faktoren bei Kleinvögeln aber genau auswirken, liess sich bisher nicht untersuchen, da es mit den verfügbaren Methoden unmöglich war, die fliegenden Jungvögel zu verfolgen.

Meine Dissertation wurde denn auch nur möglich, weil neue, an der Schweizerischen

Vogelwarte entwickelte Kleinstsender es erlaubten, das Überleben von Kleinvögeln nach dem Ausfliegen zu quantifizieren. Die Hypothese eines zeitlichen Konfliktes zwischen Investitionen in die erste und in die zweite Brut führte zu den drei unten formulierten Vorhersagen, die ich an der Beispielart Rauchschwalbe *Hirundo rustica* geprüft habe. Dazu habe ich im Gebiet des Wauwilermooses (Kanton Luzern) in den Jahren 2000 und 2002–2004 560 Flügglinge aus 132 Familien mittels Radiotelemetrie über die ersten drei Wochen nach dem Ausfliegen verfolgt.

(1) Der Zeitpunkt einer Zweitbrut ist relevant für deren Erfolg

Ich habe untersucht, ob die sich gegen Ende der Brutsaison verschlechternden Umweltbedingungen bei Zweitbruten zu einer Abnahme der Überlebenschancen führen. Da auch die Elternqualität eine vergleichbare Wirkung haben könnte – generell brüten gute Eltern bei der Rauchschwalbe früher als schlechte –, musste ich die Untersuchung so durchführen, dass ich diese beiden Hypothesen unterscheiden konnte.

Dies geschah anhand eines Experimentes, bei dem ich die Zweitbruten von früh bzw. spät legenden Brutpaaren austauschte. Damit änderte sich für die Brutvögel der Zeitpunkt des Brutgeschäftes. So konnte ich zeigen, dass für das schlechte Überleben später Zweitbruten

nicht die Elternqualität, sondern tatsächlich die Umweltbedingungen verantwortlich waren.

Von den Mitte Juli ausgeflogenen Flügglings überlebten rund 60 % die ersten drei Wochen, von den im September ausgeflogenen nur knapp 30 %. Die saisonale Abnahme der Überlebensraten war nicht in allen vier Jahren gleich. Dies lag am jährlich unterschiedlichen Nahrungsangebot. Selektion für einen frühen Start der Zweitbrut konnte ich nur in den zwei Jahren feststellen, in denen das Nahrungsangebot im Lauf des Sommers besonders stark zurückging. Darüber hinaus zeigten die Resultate eine starke Selektion für eine lange Betreuungsdauer der Flügglings.

Der Fortpflanzungserfolg von Zweitbruten wurde also durch zwei zeitliche Entscheidungen der Eltern bestimmt, nämlich durch den Zeitpunkt der Eiablage und die Betreuungsdauer nach dem Ausfliegen.

(2) Die Betreuungsdauer der Flügglings ist relevant für deren Überleben

Damit ich den direkten Einfluss der Betreuungsdauer nach dem Ausfliegen von Einflüssen aus der Zeit vor dem Ausfliegen unterscheiden konnte, trennte ich eine Anzahl Erstbruten und schob jeweils die Hälfte der Jungen anderen Eltern gleichaltriger Nestlinge unter. Dies führte dazu, dass Jungvögel aus der gleichen Brut nach dem Ausfliegen unterschiedlich lange betreut wurden.

Die Betreuungsdauer hatte einen starken Einfluss auf das Überleben der Flügglings und die zeitliche Entwicklung der Überlebensraten: Eine um 3,7 Tage verlängerte Betreuung verbesserte das Überleben der Jungvögel in den ersten drei Wochen nach dem Ausfliegen um 10,7 %. Bei langer Betreuung wurde das Mortalitätsmaximum, das bei der Rauchschwalbe kurz nach der Auflösung der Familien auftritt, verzögert und abgeschwächt. Unabhängig von der Betreuungsdauer überlebten Flügglings aus Bruten von lang betreuenden Eltern besser als solche von nur kurz betreuenden. Lang betreuende Eltern investieren wohl bereits vor dem Ausfliegen mehr in die Jungenaufzucht.

Die Resultate zeigen also, dass die elterliche Betreuungsdauer nach dem Ausfliegen einen

grossen Anteil der Unterschiede beim Überleben der Jungvögel erklärt und dass sie deshalb ein wichtiges Merkmal in der Fortpflanzung von Vögeln ist.

(3) Brutpaare, die eine Zweitbrut beginnen, beenden die Betreuung der Erstbrut früher als solche mit nur einer Jahresbrut

Bei der Untersuchung der Frage, von welchen Faktoren Rauchschwalbeneltern das Ende der Betreuung abhängig machen, ging ich von der Erwartung aus, dass die Betreuungsdauer vom Zeitpunkt der Erstbrut abhängt, aber auch davon, ob eine Folgebrut begonnen wird oder nicht. Paare mit zwei Bruten betreuten ihre Jungen bei der Erstbrut $9,4 \pm 0,3$ Tage lang und damit um 29 % weniger lang als Paare mit zwei Bruten bei der zweiten Brut bzw. Paare, die nur eine Jahresbrut zeitigten ($13,2 \pm 0,4$ Tage). Die Fütterungsraten der Jungen nach dem Ausfliegen waren aber in Zweitbruten deutlich höher als in Erstbruten bzw. in Bruten von Paaren mit nur einer Brut, was mit der saisonalen Entwicklung des Nahrungsangebotes zu tun hat. Bei der Aufzucht von Zweitbruten wurde also mehr Zeit und Energie investiert als bei Erstbruten.

Sowohl die Dauer wie auch die Intensität der Betreuung war erhöht. Bei Paaren, die spät mit ihrer Erstbrut starteten, war die Dauer der Betreuung in beiden Bruten verkürzt. Dies zeigt, dass die verkürzte Brutsaison zu einer verkürzten Betreuungsdauer führt. Ob ein Paar nur eine oder zwei Jahresbruten macht, ist wohl hauptsächlich davon abhängig, wann mit der ersten Brut begonnen wird. Bei sehr späten Brutpaaren muss die Betreuungsdauer der Bruten so stark verkürzt werden und der Bruterfolg der späten zweiten Brut ist so gering, dass der Jahresbruterfolg bei zwei Bruten nicht höher ist als bei einer lang betreuten Brut.

Die Resultate zeigen, dass die Aufteilung der zur Verfügung stehenden Zeit auf die zwei Bruten zu den wichtigen Merkmalen von Brutstrategien gehört. Da die Betreuung erst nach dem Ausfliegen endet, aber für das Überleben der Jungvögel wichtig ist, kann der Bruterfolg von Paaren nur schwer eingeschätzt und verglichen werden, wenn die Zeit nach dem Ausfliegen vernachlässigt wird.

(4) Schlussfolgerungen

In meiner Dissertation habe ich das Fortpflanzungssystem der Rauchschnalbe untersucht und dabei den Fokus auf Verhaltensweisen und selektive Prozesse in der Zeit nach dem Ausfliegen der Jungen gelegt. Die Bedeutung des Brutzeitpunkts und der Betreuungsdauer für den Fortpflanzungserfolg belegt, dass Zeit bei der Investition in eine Brut eine wichtige Währung ist. Rauchschnalbeneltern gehen bei der Verteilung der verfügbaren Zeit auf zwei Bruten einen Kompromiss ein: Sie opfern einen Teil des Bruterfolges der ersten Brut, um den Bruterfolg der zweiten durch einen frühen

Start zu steigern. Der Zeitpunkt der Familienauflösung ist deshalb bei Arten mit mehr als einer Jahresbrut eine Entscheidung der Eltern, die darauf abzielt, den Jahresbruterfolg zu maximieren, auch wenn dies mit Abstrichen beim Erfolg der einzelnen Bruten erkaufte wird.

Bibliografische Angaben

GRÜEBLER, M. U. (2007): Time constraints of breeding twice. On the fitness relevance of reproduction and post-fledging parental investment in the barn swallow (*Hirundo rustica*). Dissertation am Zoologischen Institut der Universität Zürich und an der Schweizerischen Vogelwarte Sempach.

Schriftenschau

BRIGHT, M. (2007): **1001 Naturwunder, die Sie sehen sollten, bevor das Leben vorbei ist.** Edition Olms, Zürich, 960 S., über 800 Farbfotos, sFr. 49.90. ISBN 978-3-283-00542-9. – Beim Blättern in diesem dicken Buch mit seinen eindrücklichen Farbbildern aus allen Kontinenten bin ich den Eindruck nicht losgeworden, auch bei optimistischer Einschätzung meiner Lebenserwartung hoffnungslos im Rückstand zu sein. Immerhin habe ich die meisten der aufgeführten Naturwunder der Schweiz mindestens teilweise gesehen: die Engadiner Berge, die Areuse-Schlucht, das Hölloch, den Grossen Aletschgletscher, das Matterhorn und die Region Jungfrau-Aletsch-Bietschhorn (laut diesem Buch ein separates Naturwunder neben dem Grossen Aletschgletscher). Ein paar weitere aus anderen Ländern habe ich auch noch besichtigt. Aber all die Vulkane, Wasserfälle und Gletscher, die ich nicht mehr besuchen, die Berge, die ich nicht mehr besteigen, die Landschaften, die ich nicht mehr durchwandern kann, liegen nun ja in diesem Bildband vor mir. Und das ist auch ein Erlebnis! C. Marti

& Gochfeld: *The Common Tern*, New York 1991). Hier nun behandelt sie die Biologie der Vögel systematisch und umfassend, aber in kurzen, prägnanten Texten (für die deutsche Ausgabe übersetzt von Einhard Bezzel). Einen grossen Anteil am positiven Gesamteindruck hat das ganze Projektteam, das vom Konzept über das Layout bis zur Beschaffung der Bilder eine hervorragende Arbeit geleistet hat. Das Buch gliedert sich in die Hauptteile «Die Welt der Vögel» mit Angaben zur Evolution und zur Biologie, «Vogelarten» mit Darstellung der Vogelordnungen auf je 1–2 Seiten, «Verbreitung und Lebensraum», «Anpassungen fürs Überleben» und «Bedrohung durch den Menschen». Jedem Thema wird eine Doppelseite eingeräumt. Wer dieses Werk studiert und geniesst, wird nicht nur Wissen neu erleben, sondern sein Wissen auf unterhaltsame und einprägsame Weise erweitern. C. Marti

BURGER, J. (2007): **Wissen neu erleben: Vögel.** bly, München, 304 S., farbig ill., sFr. 42.70. ISBN 978-3-8354-0104-4. – Auf den ersten Blick scheint dieses Buch ein reiner Bildband mit spektakulären Farbfotos zu sein. Hervorragende Bilder von Vogelarten aller Erdteile sind hier vereinigt und illustrieren Arten, Lebensräume, Verhaltensweisen oder Gefiederdetails. Doch der Autorin geht es um mehr: Als Biologieprofessorin hat sie schon mehrere Bücher verfasst, u.a. über die Flussseeschwalbe (Burger

DREYER, W. (2007): **Vögel rund ums Haus.** Kosmos, Stuttgart, 140 S., ca. 250 Farbfotos, 1 Audio-CD, sFr. 27.90. ISBN 978-3-440-11176-5. – Bei diesem reich illustrierten Buch handelt es sich nicht um ein Bestimmungsbuch, und es gibt daher auch keine Artportraits oder Bestimmungshinweise. Vielmehr wird in kurzen Texten auf die Verhaltensweisen der Vögel hingewiesen. Dabei werden spannende und verblüffende Eigenheiten aufgegriffen und meist auf einer Doppelseite beschrieben. Die einzelnen Themen wurden den Jahreszeiten zugeordnet. Wo angebracht, gibt es jeweils Verweise auf die Tonbeispiele auf der beigelegten CD. Auf dieser sind die Gesänge und die wichtigsten Rufe von 60 Vogelarten zu finden, darunter eher unnötigerweise von Fasan und Seidenschwanz. Die Artauswahl ist generell nicht auf Schweizer Verhältnisse zugeschnitten. Etliche der ins Zentrum gestellten Arten, wie etwa die Haubenlerche, können in unserem Land bestenfalls