

Arbeitsgruppe für Verhaltensforschung, Fakultät für Biologie der Ruhr-Universität Bochum

Vorteile des Lebens im Verband¹

Manfred Milinski

Vorteile vom Leben im Verband haben nicht nur Vögel. Es gibt eine Reihe solcher Vorteile, die für ganz verschiedene Taxa ähnlich zu sein scheinen und offensichtlich auch auf ähnlichen Mechanismen beruhen. Davon möchte ich Sie in diesem Referat überzeugen. Leider muss ich deshalb auch viele Beispiele benutzen, die nicht von Vögeln handeln und daher für Ornithologen nicht ganz so interessant sein könnten. Dabei muss ich mich auf ausgewählte Beispiele beschränken und kann die zu diesem Thema sehr umfangreiche Literatur keinesfalls vollständig berücksichtigen.

Tierverbände nennt man im normalen Sprachgebrauch meist Schwärme. Man müsste zuerst definieren, was man unter einem Schwarm versteht. Aus der Umgangssprache kennen wir Vogel-, Fisch-, Insekten- und vielleicht noch Planktonschwärme. So einig wie man sich in der Alltagssprache über den Schwarmbegriff ist, so uneinig sind sich die Wissenschaftler, die Schwarmverhalten untersuchen, besonders die Fischspezialisten (einen klärenden Überblick findet man bei Pitcher 1986). Puristen unter ihnen verlangen, dass eine Gruppe von Fischen nur dann ein Schwarm ist, wenn alle Individuen einer Art angehören, gleich gross sind, einen bestimmten Abstand voneinander haben und parallel zueinander mit derselben Geschwindigkeit in dieselbe Richtung schwimmen – was kein Fischschwarm tatsächlich tut, wenn man es genau nimmt. Um es unparteiisch zu entscheiden, lesen wir im Brockhaus (1973) nach: «Schwarm: Ein Verband von vielen

fliegenden Organismen (Vögeln, Insekten u. a.)». Also Fischschwärme gibt es danach gar nicht. Ich schlage vor, wir behelfen uns mit dem Schwarmbegriff der Umgangssprache und untersuchen, ob wir für die so bezeichneten unterschiedlich aussehenden Tierverbände übereinstimmende Funktionen (Vorteile) finden können. Fragen wir uns also, welche Vorteile ein Individuum haben könnte, wenn es sich einem Schwarm anschliesst.

Da Schwärme oft durch soziale Anziehung entstehen, kann man z.B. einem Fisch verschiedene Schwarmtypen zur Wahl bieten und nachsehen, welchem Typ er sich am liebsten anschliesst. Das hat Keenleyside (1955) mit verschiedenen Fischarten ausprobiert. Wenn er den Fisch zwischen einem grossen und einem kleinen Schwarm der eigenen Art wählen liess, bevorzugte der Kandidat immer den jeweils *grösseren*. Bei der Wahl zwischen einem Schwarm der eigenen Art und einem gleich grossen einer anderen Art bevorzugte der Kandidat den der *eigenen* Art. Gab es jedoch nur den Schwarm der anderen Art, schloss er sich auch diesem an. Der Fisch bevorzugte also einen möglichst grossen bzw. dichten Schwarm von Fischen, die ihm möglichst ähnlich sahen.

Wir können nun weiter fragen: Wann bilden Fische dichte Schwärme?

1. Feindvermeidung

Viele Unterwasserbeobachtungen, insbesondere die sehr umfangreichen von Hobson (1968), zeigen, dass Fische dichte Schwärme tagsüber bilden, besonders

¹4. Schweizerisches Symposium für Ornithologie, 19./20. Oktober 1985 in Zürich, 5. Beitrag.

dann, wenn Feinde in der Nähe sind. Dazu gibt es auch einen Laborbefund von Ruppell & Gösswein (1972), wonach Morderlieschenschwärme *Leucaspius delineatus* besonders gut zusammenhalten, wenn Hechte *Esox lucius* zu sehen sind. Letzte Gewissheit darüber, dass Fischschwarmverhalten etwas mit Feindvermeidung zu tun hat, erhalten wir aus einem Experiment von Seghers (1974). Er zog Guppies *Poecilia reticulata* aus fünf verschiedenen Gewässern, in denen es unterschiedlich viele Guppyfeinde gab, im Labor feindfrei über drei Generationen nach. Dann mass er den Schwarmzusammenhalt der Jungfische der dritten Generation und fand, dass sie um so dichtere Schwärme bildeten, je höher der Feinddruck in dem Gewässer war, aus dem ihre Urahnen stammten. Der Grad des Schwarmzusammenhalts ist hier also angeboren und korreliert mit der Stärke des Feinddrucks im Heimatgewässer.

1.1. Seltener Entdecktwerden

Auf welche Weise könnte Schwarmverhalten vor Fressfeinden schützen? Es gibt viele theoretische Modelle, die sich in ihren Annahmen meist unterscheiden, aber eines gemeinsam haben: Sie sagen voraus, dass Beutetiere unter vielen Bedingungen Schwärme bilden sollten. Zum Beispiel haben Brock & Riffenburgh (1960) ausgerechnet, dass Beutetiere die Wahrscheinlichkeit, vom Räuber entdeckt zu werden, dadurch minimieren können, dass sie sich nicht gleichmässig oder zufällig in ihrem Habitat verteilen, sondern sie sollten an irgendeiner Stelle geklumpt auftreten. Diese Voraussage hat unter anderen Taylor (1977) überprüft. Er hat amerikanische Grashüpfermäuse *Onychomys torridus* einzeln in einer Arena nach 30 frischtoten Mehlwürmern suchen lassen, die 4 cm tief im Sägemehl, das den ganzen Boden bedeckte, versteckt waren. In einem Experiment waren die 30 Mehlwürmer zu je 5 auf 6 Stellen verteilt, in einem anderen Experiment waren alle 30 an einer Stelle eingegraben. Die Mäuse können solche Stellen nur

olfaktorisch aus kurzer Entfernung entdecken. Zwölf Mäuse brauchten im Mittel 5,9 min, um den ersten Wurm in der regelmässigen Verteilung zu finden, während 12 andere Mäuse bei der geklumpten Verteilung fast achtmal solange, nämlich 41,7 min, brauchten. Beuteschwarmverhalten vermindert also die Wahrscheinlichkeit, durch den Feind entdeckt zu werden, und man kann leicht ausrechnen, ab welchem Klumpungsgrad der Beute es sich für den Räuber nicht mehr lohnt, überhaupt danach zu suchen.

Für jede Strategie gibt es im Allgemeinen eine Gegenstrategie: Wenn die Räuber selbst im Schwarm suchen, findet jeder den Beuteschwarm schneller, als wenn er allein sucht. Dafür gibt es natürlich auch theoretische Modelle, z. B. von Thompson, Vertinsky & Krebs (1974). Einen experimentellen Befund gibt es bei Fischen. Pitcher, Magurran & Winfield (1982) liessen Goldfisch- *Carassius auratus* und Elritzenschwärme *Phoxinus phoxinus* verschiedener Grösse nach geklumpt verteiltem Futter suchen und massen die Zeit, die ein vorher bestimmter Fisch im Schwarm brauchte, um das Futter zu finden. Beide Fischarten entdeckten die Nahrung mit steigender Schwarmgrösse schneller; das heisst, Schwarmverhalten hilft Schwarmnahrung schneller zu finden.

1.2. Risikoteilung

Nehmen wir nun wieder an, es gäbe nur einen Räuber, der den Beuteschwarm schon entdeckt hat. Was kann ein Beutetier aus einer solchen Gruppe noch tun, wenn es weiss, dass ein Räuber in der Nähe ist, wenn es aber nicht weiss, wo der Räuber ist. Der könnte sogar innerhalb der Gruppe sein, wie z. B. ein im Gras liegender Löwe mitten in einer Gazellenherde. Weglaufen kann unser Beutetier ja nicht, weil es nicht weiss, welche Richtung «weg vom Räuber» ist. Für diesen Fall hat William Hamilton (1971) ein inzwischen sehr berühmtes Modell entwickelt, das er sinngemäss folgendermassen beschreibt: Es war einmal ein

runder Brunnen, in dem es viele Frösche und eine Wasserschlange gab, die jeden Tag um eine bestimmte Zeit Hunger bekam. Die Frösche kannten diese Zeit und sprangen deshalb kurz vorher alle auf den Rand des Brunnens, weil die Schlange zuerst alle schwimmenden Frösche zu fangen pflegte. Weiter als bis auf den Rand durften die Frösche jedoch nicht springen, weil es draussen aus unbekanntem Gründen noch viel gefährlicher war. Wenn ihre Zeit gekommen war, tauchte die Schlange plötzlich aus dem Wasser auf und schnappte sich den Frosch vom Brunnenrand, der ihr zufällig auf Grund ihrer Blickrichtung am nächsten sass. Da die Frösche nebeneinander auf dem Brunnenrand sitzen, hat jeder von ihnen einen persönlichen Gefahrenbereich, der von der halben Entfernung vom linken Nachbarn bis zur halben Entfernung zum rechten Nachbarn reicht. Dieser persönliche Gefahrenbereich ist also um so grösser, je weiter die nächsten Nachbarn entfernt sind. Ein Frosch könnte diesen Bereich verkleinern, indem er zwischen zwei beieinander sitzende Kollegen springt. So könnten alle Frösche jeweils in die nächste Nachbarlücke springen, wenn ihre jetzige Lücke grösser ist. Auf diese Weise würde jeder Frosch seine persönliche Gefahrenzone minimieren. Es entsteht nur aus dem eigennützigem Bestreben jedes einzelnen Frosches, seine Gefahrenzone zu verkleinern, aus zufälliger Verteilung Schwarmverhalten. Hamilton nennt das den «selfish herd effect», also den eigennützigem Herdeneffekt, man könnte ihn auch Risikoteilungseffekt nennen. Das funktioniert natürlich auch bei über eine Fläche verteilten Beutetieren. Voraussetzung ist immer, dass (1) der Räuber immer die ihm nächste Beute bevorzugt und (2) dass die Beutetiere nicht wissen, aus welcher Richtung der Räuber kommt. Beachten Sie bitte, dass das durch den Risikoteilungseffekt entstandene Schwarmverhalten keine Nachteile für den Räuber hat; im Gegenteil, es kann ihm sogar nutzen, weil er nach einer zweiten und dritten Beute nicht lange suchen muss.

Jetzt möchte ich zwei Beispiele für den Risikoteilungseffekt beschreiben.

Duncan & Vigne (1979) haben bei Wildpferden in der Camarque gezählt, wieviele Tabaniden – das sind blutsaugende Pferdefliegen – im Mittel ein Pferd in einer kleinen Herde hatte und wieviele im Mittel auf einem Pferd in einer grossen Herde sass. Die Fliegen der Gegend waren bei der grossen Herde auf mehr Pferde verteilt, so dass jedes Pferd dort durch den Risikoteilungseffekt weniger Fliegen abbekam als jedes in der kleineren Herde.

Das zweite Beispiel sind Insektenschwärme, die von Fischen angegriffen werden. Der marine Wasserläufer *Halobates robustus* bildet auf der Wasseroberfläche nahe den Galapagosinseln zweidimensionale Schwärme, sogenannte Flotillen, von bis zu 700 Individuen. Diese Insekten reagieren sehr schnell mit Zickzackschwimmen, wenn ein Vogel herannaht – wir kommen später noch darauf zurück –, aber sie können nicht erkennen, wenn sie von unten von einem Fisch angegriffen werden. Foster & Treherne (1981) haben gezählt, wieviele Angriffe pro Individuum in 5 min einzelne Wasserläufer und solche in Flotillen verschiedener Grösse auf sich zogen. Je grösser der Schwarm war, um so weniger Angriffe gab es pro Wasserläufer. Die nach Hamiltons Risikoteilungseffekt vorausgesagte Angriffszahl und die gemessene Anzahl stimmten gut überein. Das heisst z. B., dass ein Wasserläufer in einem Schwarm aus 100 Tieren eine hundertmal kleinere Chance hat, von einem Fisch angegriffen zu werden, als ein einzeln schwimmender – ein gewaltiger Vorteil.

Man könnte auch von Risikoteilung durch Schwarmverhalten in der Zeit sprechen, wenn Insekten synchronisiert schlüpfen und dann als Schwemme für den Räuber auftreten, wie Maikäfer das tun und die 13- und 17jahreszikaden.

1.3. Eher den Feind entdecken

Hamiltons Modell gilt für den Fall, dass die Beute nicht weiss, aus welcher Richtung

der Feind kommt. Wenn ein Beutetier den Räuber aber entdeckt hat, kann es z. B. fliehen, was um so erfolgreicher sein sollte, je weiter der Räuber beim Entdecktwerden noch entfernt ist. Der Beuteschwarmvorteil beruht hier auf der einfachen Tatsache, dass viele Augen mehr sehen als zwei. Nehmen wir gleich wieder unseren marinen Wasserläufer, von dem ich schon gesagt hatte, dass er herannahende Vögel entdecken kann. Treherne & Foster (1981) massen, aus welcher Entfernung die Wasserläufer auf eine herannahende Vogelattrappe mit Zickzackschwimmen reagieren. Je grösser der Schwarm war, um so grösser war die Entfernung, aus der sie schon reagierten. Zusätzlich fanden Treherne & Foster, dass sich die Reaktion schneller über den Schwarm ausbreitete als die Vogelattrappe flog. Die Autoren nennen das den Trafalgarereffekt, weil Lord Nelson vor der Schlacht von Trafalgar durch von Schiff zu Schiff weitergegebene Flaggensignale vom Herannahen des Feindes auch eher erfuhr als er ihn selbst sehen konnte. Die Wasserläufer benutzen natürlich keine Flaggensignale, sondern sie geben die Information, dass der Feind kommt, durch Anrempeln weiter.

Kenward (1978) liess einen zahmen Habicht *Accipiter gentilis* auf einzelne Ringeltauben *Columba palumbus* und Ringeltaubenschwärme unterschiedlicher Grösse jagen. Wie bei den Wasserläufern stieg die Reaktionsentfernung mit steigender Schwarmgrösse. Das schnellere Entdecken des Habichts zahlte sich für die Tauben aus, denn mit steigender Taubenschwarmgrösse sank sein Jagderfolg. Die Tauben waren schon weg, wenn der Habicht ankam.

Ein Vogel, der am Boden nach Nahrung sucht, muss von Zeit zu Zeit den Kopf heben, um nach dem Feind Ausschau zu halten. Bertram (1980) konnte beim afrikanischen Strauss *Struthio camelus* zeigen, dass die Gesamtrate des Kopfhebens mit der Gruppengrösse zwar anstieg, aber jedes Einzeltier tat es zunehmend seltener als wenn es allein war. Obwohl der Schwarm also insgesamt mehr sichert als das Einzel-

tier, spart jedes Schwarmmitglied Zeit, die es zur Nahrungssuche nutzt. Die Schwarmmitglieder schlagen zwei Fliegen mit einer Klappe: Der Feindschutz wird besser und sie gewinnen Zeit um zu fressen. Dasselbe konnte Underwood (1982) für fünf Gazellenarten zeigen. Mit steigender Gruppengrösse sank die Aufguckrate pro Einzeltier. Die eingesparte Zeit kam der Nahrungsaufnahme zugute.

Magurran, Oulton & Pitcher (1985) zogen eine Hechtattrappe auf fressende Elritzenschwärme zu und beobachteten, wann die ersten Fische reagierten und wie lange der Schwarm trotzdem am Futter blieb. Obwohl grosse Schwärme eher reagierten, blieben sie dennoch länger am Futterplatz als kleine Schwärme. Da es hier keine Nahrungskonkurrenz gab, hatten grosse Schwärme einen echten Nahrungsvorteil. Die kleinen Schwärme entdeckten den Hecht zu spät, als dass sie die Gefahr noch hätten taxieren können. «Nichts wie weg» ist dann die beste Strategie. Also auch hier findet man besseres Feinderkennen und Nahrungsvorteil des Schwarms.

Meistens wird sich ein Räuber von aussen einem Schwarm nähern. Da er dann zuerst auf die Beutetiere an der Peripherie stösst, müssten diese aufmerksamer sein als zentrale Tiere. Jennings & Evans (1980) fanden bei Starenschwärmen *Sturnus vulgaris*, die auf einer Wiese nach Nahrung suchten, dass die peripheren Tiere viel länger sicherten anstatt zu fressen als die zentralen. Mit steigender Schwarmgrösse war der Vorteil der zentralen Tiere überproportional grösser als für die Randtiere. Auch Underwood (1982) fand, dass Gazellen an der Peripherie der Herde häufiger aufguckten und weniger fressen als zentrale Tiere. Man weiss auch, dass periphere Nester in Lachmöwenkolonien *Larus ridibundus* eine geringere Überlebenschance haben als zentrale (Patterson 1965). Ebenso bevorzugten Stichlinge *Gasterosteus aculeatus*, die einen Schwarm aus Wasserflöhen *Daphnia magna* angreifen, die Randtiere (Milinski 1977b).

1.4. Konfusionseffekt

Wir haben immer noch nicht alle Räuberschutzvorteile des Beuteschwarms beisammen. 1934 veröffentlichte Carl Welty den erstaunlichen Befund, dass Goldfische viel weniger fressen, wenn man ihnen viele Wasserflöhe auf einmal ins Aquarium schüttet, als wenn man dieselbe Menge auf mehrere Portionen verteilt. 1937 fand Erna Mosebach-Pukowski, dass verschiedene Vogelarten grosse Schwierigkeiten haben, aus Raupengesellschaften des Tagpfauenauges *Inachis io* und des Kleinen Fuchs *Aglais urticae* Beute zu machen. Auch Neill & Cullen (1974) konnten zeigen, dass der Fangerfolg von zwei Cephalopodenarten, von Hecht und Barsch signifikant nachliess, wenn sie Beutefischschwärme aus 6 oder 20 Individuen angriffen im Vergleich zu Einzelfischen. Hobson (1968) stellte bei vielen Unterwasserbeobachtungen fest, dass Raubfische, die Fischschwärme angriffen, wenig oder gar keinen Erfolg dabei hatten. Dies alles hat weder etwas mit Hamiltons Risikoteilungseffekt zu tun, noch mit dem Entdecken des Räubers. Diesen Effekt des Beuteschwarms auf den Räuber hat Robert C. Miller schon 1922 vermutet und Konfusionseffekt genannt. Man stellt sich dabei vor, dass der Räuber Schwierigkeiten hat, ein einzelnes Beutetier in der Masse gleichaussehender lange genug im Auge zu behalten, um vorhalten und zustossen zu können. Der Konfusionseffekt sollte demnach bei dichten und uniformen Schwärmen besonders ausgeprägt sein. Wenn Sie sich an den Anfang meines Referats erinnern, dann sind das genau die Schwarmeigenschaften, die der Einzelfisch in Keenleysides Wahlversuchen bevorzugt hatte.

Dass der Konfusionseffekt mit der Schwarmdichte steigt, haben die eben genannten Beispiele schon gezeigt. Wie steht es aber mit Hinweisen auf den Einfluss der Uniformität? Es leuchtet eigentlich ein, dass der Räuber ein von der Masse abweichend aussehendes Schwarmmitglied leichter im Auge behalten kann. Pielowski (1961) fand, dass die Haustaubenschwärme

der Taubenzüchter seiner Umgebung zu 87% aus hellen und zu 13% aus dunklen Tauben bestanden. Jedoch die Tauben, die die Habichte aus diesen Schwärmen schlugen, waren nur zu 40% helle, aber zu 60% dunkle. Um zu prüfen, ob die Habichte die seltenere Farbe oder nur dunkle Tauben bevorzugten, setzte Pielowski Taubenschwärme genau umgekehrt zusammen, also weniger helle als dunkle Tauben, und er fand, dass die Habichte die jetzt selteneren hellen Tauben bevorzugten. Das ist ein starker Hinweis darauf, dass es dem Räuber leichter fällt, abnorm aussehende Schwarmmitglieder zu erbeuten.

Wie der Konfusionseffekt genau zustande kommt, hat der Japaner Osamu Ohguchi (1981) bei uns in seiner Doktorarbeit am Dreistachligen Stichling untersucht. Er hat sich gefragt: Wie reagiert ein Stichling auf ganz alltägliche Ereignisse in einem Daphnienschwarm, wie z. B. zwei parallel zueinander schwimmende gleichfarbige Daphnien oder zwei gleichfarbige Daphnien, deren Schwimmbahnen sich kreuzen, oder zwei verschiedenfarbige Daphnien, deren Schwimmbahnen sich kreuzen, und vieles mehr. Solche Ereignisse hat er mit einer selbst konstruierten «Konfusionsmaschine» simuliert, z. B. die beiden Daphnien, deren Bahnen sich kreuzen. Jede der beiden Daphnien befand sich in einem Glasröhrchen, in dem zwei ringförmige Stopfen ihre Schwimmstrecke begrenzten. Die beiden Röhrchen hatten eine gemeinsame Wassersäule, die rhythmisch hin- und herschwang, weil ein Exzenter in regelmäßigen Abständen auf einen Gummiball am Ende der Wassersäule drückte. Da die Röhrchen kreuzweise hintereinander lagen, kreuzten die beiden Daphnien regelmässig ihre Schwimmbahnen. Man konnte dann zählen, mit welcher Rate ein hungriger Stichling die Daphnien angriff.

Ich möchte nur einige Ergebnisse von Ohguchi referieren. Zwei Daphnien, parallel in 3,4 cm Abstand voneinander bewegt, erhielten insgesamt dieselbe Anzahl Bisse wie eine einzelne. Waren die beiden Röhrchen aber dicht beieinander, sank die Biss-

zahl signifikant ab – der Dichteeinfluss des Konfusionseffekts in Reindarstellung. Zwei gleichfarbige Daphnien, die ihre Schwimmbahnen kreuzten, wurden seltener angegriffen als zwei parallel zueinander bewegte. Diese Steigerung des Konfusionseffektes war aber sofort verschwunden, wenn zwei unterschiedlich gefärbte Daphnien ihre Bahnen kreuzten. Es fällt dem Stichling offensichtlich leichter, sein Ziel im Auge zu behalten, wenn dessen Bahn von einem andersfarbigen Objekt als von einem gleichfarbigen gekreuzt wird. Sie erkennen sicher leicht die Parallele zu Pielowskis Ergebnis mit den hellen und dunklen Tauben.

Um zu sehen, ob Formunterschiede einen ähnlichen Effekt haben wie Farbunterschiede, liess Ohguchi eine orangefarbige Daphnie mit einem würfelförmigen Stück Karotte die Schwimmbahn kreuzen. Der Trend war wie erwartet, aber der Unterschied war nicht signifikant. Formunterschiede wirken also nicht so konfusionsmindernd wie Farbunterschiede. Osamu Ohguchi war aber ziemlich fassungslos, als er feststellte, dass die Möhre genauso häufig angegriffen worden war wie die Daphnie an entsprechender Stelle im Kontrollversuch. Ich glaube, er würde es mir nicht übelnehmen, wenn ich seinen damaligen Ausspruch zitiere: «Das ist ganz Quatsch von Stichling, Möhre ist Gemüse!» Man könnte entgegennehmen, dass Daphnien und Möhren nicht syntop vorkommen und dass sich eine Möhre normalerweise nicht wie eine Daphnie bewegt. Trotzdem blieb Osamu dabei, dass Stichlinge keine Möhren fressen, und er hatte recht. Als er nämlich in einem weiteren Versuch die Daphnie allein bot und in einem anderen die Möhre allein, gab es nur einen Fisch, der die Möhre überhaupt angriff, aber alle bissen gegen die Daphnie. Warum haben dann die Stichlinge die zusammen mit der Daphnie bewegte Möhre nicht als Gemüse erkannt, obwohl eine Unterscheidung im Simultanvergleich leichter sein sollte als im Sukzessivvergleich? Offensichtlich vermindert der Konfusionseffekt die Unterscheidungsfähigkeit!

Bleiben wir beim Stichling und dem Kon-

fusionseffekt. Ein ganz seltsames Ergebnis erhielt ich, als ich vor Jahren hungrige und fast satte Stichlinge zwischen einem Daphnienschwarm und zwei einzelnen Daphnien wählen liess (Milinski 1977a). Die meisten hungrigen Fische wählten den Schwarm, die satteren aber die Einzelbeute. Heisst das nun, dass nur die satteren Stichlinge Konfusion erleiden, die hungrigen aber nicht, oder aber, dass die satteren «mit Bedacht» die leichte Beute wählen und die hungrigen sich auf das erste stürzen, das sie sehen, und das ist der Schwarm, obwohl sie dort wegen des Konfusionseffekts weniger Erfolg haben sollten? Um das zu prüfen, haben mein damaliger Kollege Rolf Heller und ich (Heller & Milinski 1979) hungrige und fast satte Fische einzeln entweder in einer konstant hohen Daphniendichte oder in einer konstant niedrigen Dichte fressen lassen und den Fangerfolg gemessen. Die hungrigen Fische frassen tatsächlich in der hohen Beutedichte schneller als in der niedrigen. Die satteren Fische frassen insgesamt langsamer aber in der niedrigen Beutedichte schneller als in der hohen. Beide Stichlingsgruppen hatten also im Experiment vorher die auf Grund ihres Hungers *ergiebigste* Dichte gewählt. Die hungrigen Stichlinge überwinden offensichtlich die Konfusion der hohen Beutedichte, die satteren aber nicht. Nun, wenn sie es können, warum tun sie es dann nicht?

Wir entwickelten damals die Hypothese, dass es nur für die hungrigen Fische wichtig genug ist, um schnell zu fressen, die Konfusion der hohen Dichte zu überwinden – auf Kosten von Aufmerksamkeit für alles andere, z.B. für eigene Feinde. Wenn diese Überlegung richtig ist, müssten hungrige Stichlinge, die einen eigenen Feind in der Nähe wissen, eine niedrigere Beutedichte wählen als nicht erschreckte Fische. Viel Aufmerksamkeit für den Feind sollte wichtiger sein als durch Überwindung der Konfusion schnell zu fressen. Um diese Vorhersage zu prüfen, wurde jeder zweite hungrige Stichling durch eine Eisvogelattrappe erschreckt, bevor er im hinteren Abteil des Aquariums zwischen verschiedenen Daph-

niendichten wählen durfte (Milinski & Heller 1978). Die nicht erschreckten Stichlinge bevorzugten wie gehabt die höchste Beutedichte, während die erschreckten Fische, obwohl sie genauso hungrig waren, jetzt die niedrigste Dichte bevorzugten. Die Vorhersage war also voll bestätigt.

Zu zeigen blieb allerdings noch, dass ein hungriger Stichling, der in einer hohen Beutedichte frisst, tatsächlich einen eigenen Feind eher übersieht, als wenn er in einer niedrigen Beutedichte jagt. Bei solch einem Vorhaben besteht folgendes Problem. Sie können den Fisch nicht fragen, ob er den Vogel gesehen hat. Sie können nur nachsehen, ob er darauf reagiert. Wenn er nicht reagiert, hat er ihn vielleicht doch gesehen, hält es aber für wichtiger weiterzufressen. Die Lösung war, den Fischen zwei unterschiedlich auffällige Attrappen zu zeigen. Wenn sie in der niedrigen Beutedichte auf beide gleich stark reagieren, in der hohen aber nur auf die auffällige, dann haben sie dort den weniger auffälligen Vogel tatsächlich übersehen (Milinski 1984). In der niedrigen Dichte zögerten die Fische nach jeder der beiden Attrappen etwa gleich lange und signifikant länger als ohne Feindreiz, d. h. sie hatten beide Vögel gesehen. In der hohen Dichte schienen die Fische nur die auffällige Attrappe gesehen zu haben. Nach dem Überflug des weniger auffälligen Eisvogels reagierten sie genauso, als wenn es keinen gab, sie hatten ihn folglich übersehen. Allgemein gesagt, ein weiterer Vorteil des Beuteschwarms besteht darin, einen ihn angreifenden Räuber anfälliger für dessen eigene Feinde zu machen, weil er sie leichter übersieht, wenn er versucht, den Konfusionseffekt des Schwarms zu überwinden.

2. Energieersparnis

Zum Schluss möchte ich noch einen anderen Vorteil des Lebens im Verband besprechen, der ein Privileg der Vögel zu sein scheint. Die ausserordentlich geordnete Flugformation einiger grosser Langstrek-

kenzieher hat seit langem die Spekulation herausgefordert, dass dadurch Energie eingespart wird (z. B. Nachtigall 1970). Dies konnte durch aufwendige aerodynamische Berechnungen von Lissaman & Shollenberger (1970) plausibel gemacht werden. Über und unter dem Flügel eines fliegenden Vogels entsteht ein nach unten gerichtetes Moment, das neben dem Flügel eine nach oben gerichtete Strömung verursacht. Das heisst, ein direkt über oder unter diesem Vogel fliegender zweiter Vogel würde nach unten gesogen oder gedrückt. Würde ein zweiter Vogel allerdings neben unserem Vogel fliegen, würde er durch die dort herrschende Aufwärtsströmung Auftrieb erfahren. Der zu gewinnende Auftrieb wäre am grössten, wenn beide Vögel nebeneinander Flügelspitze an Flügelspitze fliegen würden. Lissaman & Shollenberger haben berechnet, dass 25 Vögel, die in einer Reihe direkt nebeneinander fliegen, dadurch die für den Auftrieb aufzuwendende Kraft um den Faktor 2,9 reduzieren und etwa 70% weiter fliegen könnten. Allerdings liegt die optimale Flugeschwindigkeit dieser Reihenformation um $\frac{1}{4}$ niedriger als die eines allein fliegenden Vogels. Die Formation flöge also langsamer aber deutlich weiter als der Einzelflieger. Die Sache hat nur einen Haken: Die Energieersparnis innerhalb der Reihenformation wäre sehr ungleichmässig verteilt. Der Vogel in der Mitte würde mehr als doppelt so viel Energie sparen wie die Vögel an den Enden der Reihe. Lissaman & Shollenberger haben nun errechnet (s. auch May 1979), dass bei Veränderung der Reihenformation in eine V-Formation, die die Vögel ja auch benutzen, insgesamt dieselbe Energieeinsparung entsteht, dabei aber jeder Einzelvogel denselben Gewinn hat. Diese gerechtere Verteilung könnte einfach dadurch entstehen, dass alle seitlichen Vögel soweit zurückfallen, bis jeder denselben Aufwand hat. Dies genauer zu untersuchen ist sicher eine Aufgabe für die Soziobiologie.

Die von Lissaman & Shollenberger berechneten Energieeinsparungen entstehen nur in horizontal ausgebreiteten Linienfor-

mationen, nicht aber in den dreidimensionalen Schwärmen vieler Kleinvögel. Aber auch in solchen Flugformationen kann Energie gespart werden, und zwar nach Higdon & Corrsin (1978), wenn (1) der Abstand der Vögel voneinander deutlich grösser als die Flügelspannweite ist und (2) der Schwarm eine grössere Ausdehnung in der Horizontalen als in der Vertikalen hat. Jedoch ist die erreichbare Energieeinsparung mit höchstens 10% deutlich geringer als die der V-Formation.

Auch Fische könnten durch Schwarmverhalten Energie sparen, wie Weihs (1973) berechnet hat, wenn sie ganz bestimmte Positionen zu ihren nächsten Nachbarn einhalten. Eine technisch sehr aufwendige Untersuchung von Partridge & Pitcher (1979) ergab bei Schwärmen vier verschiedener Fischarten, dass die Fische in Positionen schwammen, die zu keinerlei Energieersparnis führen konnten. Ich glaube, es ist ein guter Schluss für einen Vortrag auf einer Ornithologentagung, wenn man festhalten kann, dass Vögel offensichtlich einen Vorteil mehr als Fische vom Leben im Verband haben.

Summary:

Advantages of living in groups

Bird flocks, fish schools, swarm of arthropods and herds of hooved animals have similar advantages from living in groups such as decreased risk of predation and enhanced feeding success. Similar advantages seem to result from similar mechanisms, although flocks, schools swarms and herds are rather different in appearance. The only common trait seems to be that group members stay together keeping a nearest-neighbour-distance of one to several body lengths.

Dense groups of prey animals have a lower risk of being detected by a predator than aggregations which are spread out widely. After a group has been detected, however, a group member has a decreasing risk of becoming the victim with increasing group size (dilution-effect). Often predators have difficulties in attacking a swarm member successfully because of the so-called confusion-effect which increases with the density and uniformity of the swarm. Therefore, predators prefer to attack odd individuals and stragglers. Furthermore, the predator itself has a higher risk of predation when it

tries to overcome the confusion by paying all its attention to attacking a member of the group.

Prey animals in a group have also the advantage over singletons to be able to detect an approaching predator earlier, from a greater distance and after less time spent watching per individual. This spare time is normally used for foraging. In some cases the information about the predator spreads more quickly across the swarm than the predator approaches (Trafalgar-effect). Animals at the periphery of a group have a higher risk of being preyed upon. They are therefore more vigilant and forage less intensively than central animals. Predators which hunt as a group have the advantage of finding swarming prey faster.

Birds flying in flocks save considerable amounts of energy. This does not seem to be the case for fishes swimming in schools.

Literatur

- BERTRAM, B. C. R. (1980): Vigilance and group size in Ostriches. *Anim. Behav.* 28: 278–286.
- BROCK, V. E. & R. H. RIFFENBURGH (1960): Fish schooling: a possible factor in reducing predation. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.* 25: 307–317.
- DUNCAN, P. & N. VIGNE (1979): The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood sucking flies. *Anim. Behav.* 27: 623–624.
- FOSTER, W. A. & J. E. TREHERNE (1981): Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature (London)* 293: 466–467.
- HAMILTON, W. D. (1971): Geometry for the selfish herd. *J. theor. Biol.* 31: 295–311.
- HELLER, R. & M. MILINSKI (1979): Optimal foraging of Stickbacks on swarming prey. *Anim. Behav.* 27: 1127–1141.
- HIGDON, J. J. L. & S. CORRSIN (1978): Induced drag of a bird flock. *Amer. Nat.* 112: 727–744.
- HOBSON, E. S. (1968): Predatory behavior of some shore fishes in the gulf of California. *Res. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv.* 73: 1–92.
- JENNINGS, T. & S. M. EVANS (1980): Influence of position in the flock and flock size on vigilance in the Starling, *Sturnus vulgaris*. *Anim. Behav.* 28: 634–635.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1955): Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behaviour* 8: 183–248.
- KENWARD, R. E. (1978): Hawks and doves: factors affecting success and selection in Goshawk attacks on Wood Pigeons. *J. Anim. Ecol.* 47: 449–460.
- LISSAMAN, P. B. S. & C. A. SHOLLENBERGER (1970): Formation flight of birds. *Science* 168: 1003–1005.
- MAGURRAN, A. E., W. OULTON & T. J. PITCHER (1985): Vigilant behaviour and shoal size in Minnows. *Z. Tierpsychol.* 67: 167–178.

- MAY, R. M. (1979): Flight formations in geese and other birds. *Nature* (London) 282: 778–780.
- MILINSKI, M. (1977a): Experiments on the selection by predators against spatial oddity of their prey. *Z. Tierpsychol.* 43: 311–325. – (1977b): Do all members of a swarm suffer the same predation? *Z. Tierpsychol.* 45: 373–388. – (1984): A predator's costs of overcoming the confusion effect of swarming prey. *Anim. Behav.* 32: 1157–1162.
- MILINSKI, M. & R. HELLER (1978): Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature* (London) 275: 642–644.
- MILLER, R. C. (1922): The significance of the gregarious habit. *Ecology* 3: 122–126.
- MOSEBACH-PUKOWSKI, E. (1937): Über die Raupengesellschaften von *Vanessa io* und *Vanessa urticae*. *Z. Morphol. Oekol. Tiere* 33: 358–380.
- NACHTIGALL, W. (1970): Phasenbeziehungen der Flügelschläge von Gänsen während des Verbandflugs in Keilformation. *Z. vergl. Physiol.* 67: 414–422.
- NEILL, S. R. St. J. & J. M. CULLEN (1974): Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool. (Lond.)* 172: 549–569.
- OHGUCHI, O. (1981): Prey density and selection against oddity by Three-spined Sticklebacks. *Z. Tierpsychol. Beiheft Nr.* 23.
- PARTRIDGE, B. L. & T. J. PITCHER (1979): Evidence against a hydrodynamic function for fish schools. *Nature* (London) 279: 418–419.
- PATTERSON, I. J. (1965): Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis* 107: 433–459.
- PIELOWSKI, Z. (1961): Über den Unifikationseinfluss der selektiven Nahrungswahl des Habichts (*Accipiter gentilis* L.) auf Haustauben. *Ekol. Pol.* (A) 9: 183–192.
- PITCHER, T. J. (1986): Functions of shoaling behaviour in Teleosts. pp. 294–337 in: T. J. PITCHER (ed.), *The behaviour of teleost fishes*, London.
- PITCHER, T. J., A. E. MAGURRAN & I. J. WINFIELD (1982): Fish in larger shoals find food faster. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 149–151.
- RÜPPELL, G. & E. GÖSSWEIN (1972): Die Schwärme von *Leucaspius delineatus* (Cyprinidae, Teleostei) bei Gefahr im Hellen und im Dunkeln. *Z. vergl. Physiol.* 76: 333–340.
- SEGHERS, B. H. (1974): Schooling behavior in the Guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution* 28: 486–489.
- TAYLOR, R. J. (1977): The value of clumping to prey: experiments with a mammalian predator. *Oecologia* 30: 285–294.
- THOMPSON, W. A., J. VERTINSKY & J. R. KREBS (1974): The survival value of flocking in birds: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 43: 785–808.
- TREHERNE, J. E. & W. A. FOSTER (1981): Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the trawlar effect. *Anim. Behav.* 29: 911–917.
- UNDERWOOD, R. (1982): Vigilance behaviour in grazing african antelopes. *Behaviour* 79: 81–107.
- WEIHS, D. (1973): Hydromechanics of fish schooling. *Nature* (London) 241: 290–291.
- WELTY, J. C. (1934): Experiments in group behaviour of fishes. *Physiol. Zool.* 7: 85–128.

PD Dr. M. Milinski, Arbeitsgruppe für Verhaltensforschung, Fakultät für Biologie, Ruhr-Universität, Postfach 102148, D-4630 Bochum.

Schriftenschau

HAYMAN, P., J. MARCHANT & T. PRATER (1986): **Shorebirds. An identification guide to the waders of the world.** Croom Helm, London & Sidney, 412 S., 88 Farbtaf. mit 1800 Einzelbildern, 214 Verbr. karten, £ 19.95. – Als Shorebirds oder Waders bezeichnen die englischsprachigen Ornithologen unsere Limikolen oder Watvögel. Die manchmal hiezu gerechneten antarktischen Scheidenschnäbel (Chionidae) wurden als sehr abweichend ausgeschieden mit dem Hinweis, dass sie in analoger Darstellungsweise schon in den «Seabirds» von F. Harrison zu finden sind. Die verbleibenden 214 Arten bilden eine verhältnismässig einheitliche, über alle Erdteile verbreitete systematische Gruppe, die man vereinfachend als Regenpfeifer- und Schnepfenvögel charakterisieren kann. In überraschend treffender

Weise zeigen die schwarzen Silhouetten der Übersicht über die 12 Limikolenfamilien und ihre Untergruppen (S. 23–28) die unterschiedlichen Proportionen. Das in jeder Beziehung meisterhafte Werk ist ein feldornithologisches Bestimmungsbuch für alle Arten dieser bis in die neueste Zeit nur mangelhaft in ihrem feldornithologischen Aspekt beschriebenen Vögel, die gerade deshalb auf den Vogelfreund im Binnenland eine besondere Anziehungskraft ausüben, während an den Meeresküsten jedermann durch die Massenflüge bestimmter Arten beeindruckt wird. Alles zur Bestimmung der Art und des Alters (juv. und ad.), nach Möglichkeit auch des Geschlechts und der Rassenzugehörigkeit Notwendige wird in Bild und Text dargestellt; dagegen liegen eine umfassende Darstellung der Biologie, sowie die Beschreibung von Eiern und Dunenjungten ausserhalb des Programms dieses Field Guide und müssen Handbüchern und Spezialarbeiten entnommen werden.