

SONDERDRUCK

aus

1 | 2025

VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

BOTANIK
Problemfall
Schwefel

**VERHALTENS-
ÖKOLOGIE**
Konflikte zwischen
Geschwistern

ÖKOLOGIE
 Stadtbäume
 der Zukunft



BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Treiberameisen



Die Verhaltensökologie von Geschwisterbeziehungen

Konflikt und Kooperation in der Kernfamilie

FRITZ TRILLMICH



Ein Seebärenweibchen verteidigt ihr Neugeborenes gegen sein einjähriges Geschwister.

Viele Tiere wachsen gemeinsam mit Geschwistern auf und so erwarten wir, dass Geschwister als Umwelt in ihrer Entwicklung eine enorm wichtige Rolle spielen. Da in einer gemeinsamen Umwelt Ressourcen geteilt werden müssen, können trotz naher Verwandtschaft leicht Konflikte auftreten. Daher ist es nicht verwunderlich, dass es in Familien zu Streit kommt – und das nicht nur bei Tieren. Allerdings bietet das erzwungene Zusammensein Geschwistern auch Gelegenheit zur Kooperation. Hamiltons verhaltensökologische Theorie der sozialen Interaktion zwischen Verwandten bietet Erklärungen dafür, was darüber entscheidet, wie sich Geschwister zueinander verhalten.

Schon die Bibel berichtet, dass Kain seinen Bruder Abel erschlug. Märchen und auch die Historie sind voll von heftigen Streitigkeiten zwischen Geschwistern oder zwischen Eltern und Kindern, z. B. um das Erbe. Wieso treten solche Konflikte auf, wenn doch Kinder Fitnesssträger der Eltern sind und (Voll-)Geschwister im Mittel die Hälfte ihres Erbgutes gemeinsam haben (zur Erläuterung der soziobiologischen Grundlagen siehe Kasten „Hamiltons Erkenntnisse über die Bedeutung von Verwandtschaft“)? Sollte man dann nicht hohe Gemeinsamkeit der Fitnessinteressen und somit Kooperation erwarten? Allerdings nutzen Familienmitglieder dieselben Ressourcen, und Konkurrenz um limitierte Ressourcen ist eine wichtige Ursache vieler zwischenartlicher und innerartlicher Konflikte bei Tier und Mensch.

Bedingungen für das Auftreten von Konflikten

Gerade die Versorgung der Nachkommen belastet Eltern zeitlich und energetisch maximal. Überall können wir beobachten, dass Tiere (und Pflanzen) die Fortpflanzung saisonal einpassen, da nur bestimmte Jahreszeiten (für die

meisten Arten Frühling und Sommer) ausreichend Ressourcen bieten, um sich überhaupt in das aufwendige Unternehmen „Fortpflanzung“ stürzen zu können. Um welche Ressourcen geht es hier? Da geht es zum einen um einen sicheren Platz, an dem man Jungtiere aufziehen kann. Er sollte auch in der Nähe von Nahrungsquellen sein, mit denen ein Tier sich selbst und seine Jungen versorgen kann, und es dürfen nicht zu viele Artgenossen oder sonstige Konkurrenten dieselben Nahrungsquellen nutzen. Ist das alles vorhanden, gilt es immer noch, die Arbeit für die Aufzucht der Nachkommen zwischen den Eltern aufzuteilen (Abbildung 1). Bei Säugetieren geht das meist auf Kosten der Weibchen, da nur bei wenigen Arten wie etwa Wölfen und Bibern (und auch dem Menschen) die Männchen sich überhaupt an der Jungenaufzucht beteiligen.

Bei jenen Säugetieren, die immer nur ein Jungtier pro Wurf haben, gibt es noch eine andere Art der Geschwisterkonkurrenz. Zwischen aufeinander folgenden Würfen kann Konkurrenz auftreten, selbst ohne dass sich die Jungtiere begegnen: Da die Mütter hohen Aufwand für die Aufzucht eines Jungtieres oder eines Wurfes treiben, wirkt

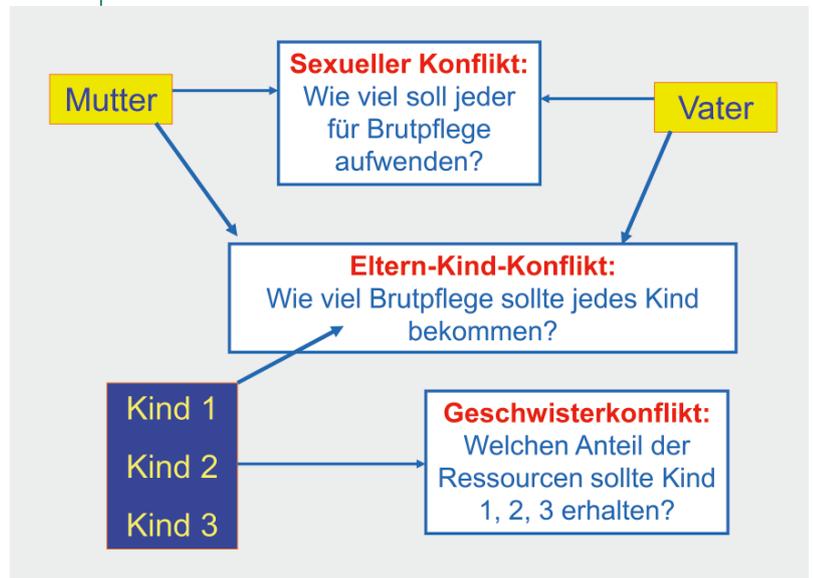
sich unter Umständen die Brutpflege für den einen Wurf oder in einem Jahr auf die Möglichkeit zur Aufzucht eines weiteren Wurfes oder eines Jungtieres im nächsten Jahr aus. So kann es z. B. bei knapper Nahrung dazu kommen, dass es einem Muttertier nicht möglich ist, nach einem Wurf genügend körperliche Reserven für die nächste Fortpflanzung aufzubauen. Dies kann zum Konflikt zwischen Mutter und Jungtier führen, etwa durch eine frühere Entwöhnung des Jungtieres [1]. Ich werde im Folgenden jedoch überwiegend Konflikte und Kooperation innerhalb einer Brut thematisieren.

Selektierende Faktoren, die das Konfliktpotenzial innerhalb einer Brut bestimmen, sind (1) die Anzahl der Nachkommen in einer Brut oder in einem Wurf, (2) die Nahrungsmenge, die Eltern ihren Jungen zur Verfügung stellen können, (3) Unterschiede in der Größe oder dem Alter der Jungtiere und (4) bei einigen Arten auch Merkmale, die als Waffen im Geschwisterkonflikt eingesetzt werden können (scharfe, spitze Schnäbel bei Vögeln oder Zähne bei Säugetieren). Wurf- oder Gelegegeschwister sitzen im selben Nest und müssen mit dem auskommen, was die Eltern an Nahrung anliefern. Das führt zur Konkurrenz, wenn die Eltern nicht beliebig viel Nahrung beschaffen oder sich zurückhalten, um eventuell noch eine zweite Brut im selben Jahr aufziehen zu können oder sich – insbesondere bei langlebigen Arten – für spätere Fortpflanzungszyklen zu schonen. Hier kann man also die Situation als ökologische Konkurrenz um eine begrenzte Ressource beschreiben und die Frage ist, inwieweit solche Konkurrenz durch die Verwandtschaft unter den Beteiligten abgemildert wird. Insofern müssen wir zum Verständnis der Interaktionen in einer Geschwistergruppe beides kennen – die Verwandtschaftsbeziehungen und die Konkurrenzsituation, um die Evolution des Verhaltens der Beteiligten zu verstehen [2].

Beispiele für Geschwisterkonkurrenz

Das Phänomen tödlicher Geschwisterkonkurrenz fiel zunächst an Adlern auf, die oft zwei Eier legen, aber immer nur ein Junges aufziehen. Gargett hat dies am Verreaux's Adler (Black Eagle; *Aquila verreauxii*), einer afrikanischen Art, detailliert untersucht [3]. Bei dieser Art hackt das zuerst geschlüpfte Jungtier mit seinem scharfen Schnabel sofort auf das etwa drei bis vier Tage später schlüpfende Geschwister ein und tötet es meist im Verlauf weniger Tage. Warum legen diese Adler dann nicht von vornherein nur ein Ei, wenn das Jungtier aus dem zweiten doch nicht überlebt? Beobachtungen an vielen Adlerhorsten haben gezeigt, dass es in etwa 20 Prozent der Fälle vorkommt, dass das erste Ei unbefruchtet ist oder der Embryo während der Entwicklung abstirbt. Gäbe es kein zweites Ei, wäre ein Jahr der Fortpflanzungszeit der Elternvögel verloren, da ein Nachgelege bei der langen Bebrütungszeit von Adlern im selben Jahr nicht möglich ist. Ein zweites Ei zu legen stellt also eine effektive Versicherung gegen einen völligen Ausfall der Fortpflanzung innerhalb eines Jahres dar.

ABB. 1 | DIE STRUKTUR VON KONFLIKTEN INNERHALB DER FAMILIE



Eine ähnliche, wenn auch nicht immer tödliche Konkurrenzsituation unter Jungtieren hat Douglas Mock am Silberreiherr (*Casmerodius albus*) und verwandten Reiherarten detailliert untersucht [4]. Hier legen die Eltern meist drei Eier, die im Abstand von wenigen Tagen schlüpfen. Dadurch bekommt das zuerst geschlüpfte Küken einen Vorsprung vor seinen Geschwistern: Es ist bereits gefüttert worden und entsprechend gewachsen, wenn seine Geschwister schlüpfen. Damit ist es größer und stärker und kann sich dem Elternvogel, der mit Futter zum Nest kommt, höher entgegenrecken als seine Geschwister. Das erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass es das Futter aus dem Schnabel des Elters direkt abnehmen kann, ohne dass die

IN KÜRZE

- Trotz enger Verwandtschaft treten (nicht nur) in Tierfamilien **Konflikte unter Geschwistern** häufig auf.
- Hamiltons soziobiologische Theorie der sozialen Interaktionen beschreibt die **genetischen Bedingungen** für das Auftreten von Konflikt und Kooperation.
- Die ökologischen Bedingungen der zwangsläufig **gemeinsamen Nutzung von limitierten Ressourcen**, die die Eltern zur Verfügung stellen können (Nahrung, Wärme etc.), sind selektierende Faktoren, die über die Art der Interaktion zwischen Geschwistern bestimmen.
- Elterntiere produzieren vielfach große Bruten, die sie nur unter besten Bedingungen großziehen könnten, und überlassen es der **Konkurrenz unter den Jungen**, die Jungtieranzahl an die herrschenden ökologischen Bedingungen anzupassen.
- In vielen Fällen verstehen wir heute die **Evolution hin zu genetisch bedingter tödlicher Konkurrenz oder Kooperation** unter den Jungtieren. Aber – wie überall in der Biologie – gibt es auch hier noch immer unverstandene Phänomene.



ABB. 2 Silberreiher-Nestlinge kämpfen miteinander während der Altvogel zuschaut, ohne einzugreifen. Foto: Douglas Mock.

jüngeren Geschwister das Futter im Schnabel des Elternvogels erreichen können. Obendrein kann es die kleineren Geschwister am Betteln hindern, indem es mit seinem spitzen Schnabel auf sie einsticht und sie dazu bringt, den Hals und Kopf einzuziehen, um nicht verletzt zu werden. Das schützt zwar, führt aber dazu, dass die jüngeren Geschwister kaum Gelegenheit haben, vom Elternvogel Futter zu erhalten und oft verhungern oder vor den Angriffen des älteren Geschwisters fliehend über den Nestrand fallen und dann außerhalb verhungern oder Räubern zum Opfer fallen. Mock hatte zunächst erwartet, dass die Elternvögel den Streit unter den Geschwistern verhindern, indem sie die Aggression des älteren Jungtieres unterbinden. Das könnte ein Elternvogel erreichen, indem er das ältere Jungtier ablenkt, das Futter direkt einem Jüngeren anbietet oder sich auf die Jungtiere setzt, um sie warm zu

halten. Zu seiner Überraschung taten die Altvögel aber nichts dergleichen, sondern standen nur wie unbeteiligt am Nestrand und schauten zu (Abbildung 2). Abhängig von der Nahrungssituation überlassen sie es den Jungvögeln, die Brutgröße auf die Verfügbarkeit von Nahrung anzupassen. Bringen die Altvögel sehr viel Nahrung, können die später geschlüpften Junge auch gefüttert werden, wenn ihr älteres Geschwister so satt ist, dass es weniger intensiv auf die kleineren Geschwister einhakt. Trotzdem hat sich herausgestellt, dass die älteren Geschwister auch bei bester künstlicher Nahrungsversorgung durch menschliche Zieheltern immer gegen die Jüngeren aggressiv bleiben.

Eine weitere Studie am Kanadareiherr (*Ardea herodias*) hat gezeigt, dass diese Aggressivität auch vom Nahrungstyp abhängt: Kanadareiherr in Texas füttern ihre Jungen mit großen Fischen, die sie auf den Nestboden auswürgen. Dort kann keines der Jungen die Nahrung direkt übernehmen, sondern sie müssen das Futter stückweise vom Nestboden aufnehmen. Hierbei kann das älteste Jungtier das Futter nicht effektiv monopolisieren und dementsprechend lohnt sich eine aggressive Verteidigung gegen die Geschwister weniger. Mock und Mitarbeiter [5] haben diese Hypothese dadurch getestet, dass sie Jungtiere von Kanadareiherrn durch Silberreiher haben aufziehen lassen und umgekehrt Junge von Silberreiher in Kanadareiherrnester gesetzt haben. In Silberreihernestern, zu denen die Eltern kleine Fische bringen, die sie direkt als Futterklumpen aus dem Schnabel verfüttern, werden auch die Jungen der Kanadareiherr aggressiv. Junge Silberreiher in Kanadareihernestern bleiben allerdings unverändert aggressiv gegen ihre Geschwister [5]. Hier hat sich also eine unbedingte Aggressivität evolviert.

Ohne die Hamiltons Theorie könnten wir ein so extremes Verhalten, wie es beim Wiedehopf auftritt, erst gar nicht verstehen. Hier legt das Weibchen ein Gelege von 4–6 Eiern. Es beginnt, das Gelege schon zu bebrüten, ehe alle Eier gelegt sind, so dass die Jungvögel zeitversetzt schlüpfen. Ist Nahrung während der Zeit der Eiablage sehr reichhaltig vorhanden (oder füttert ein Experimentator künstlich zu), legt das Weibchen mehr Eier. Die Jungen, die aus diesen zusätzlichen Eiern schlüpfen, haben kaum eine Chance groß zu werden. Erstens reicht die Nahrungsverfügbarkeit normalerweise nicht aus, um so viele Jungtiere zu füttern, und zweitens sind diese spät schlüpfenden Jungtiere so viel kleiner und schwächer als ihre früh geschlüpften Geschwister, dass sie häufig direkt von der Mutter an die älteren Geschwister verfüttert oder – wenn gleich selten – auch von der Mutter selbst kurz nach dem Schlupf verschluckt werden (siehe dazu die Videos unter <https://t1p.de/zvyik> und <https://t1p.de/n7kul>). Die spät geschlüpften Jungtiere stellen also entweder eine Versicherung dar für den Fall, dass aus einem der zuerst gelegten Eier kein Jungtier schlüpft, oder sie dienen als Reserve aus der nahrungsreichen Zeit der Eiablage, die dann hilft, die älteren Jungtiere durchzufüttern. Dass der Nutzen

dieses Verhaltens für die Eltern größer ist als die Kosten, zeigt sich daran, dass aus solchen Bruten mehr Junge ausfliegen als aus kleineren Bruten ohne „Reserveeier“ [6].

Eltern manipulieren die Konkurrenz

Forbes hat mit seiner Arbeitsgruppe über viele Jahre das Brutpflegeverhalten des Rotflügelstärlings (*Agelaius phoeniceus*) untersucht [7]. Bei diesem Vogel beteiligt sich das Männchen nicht an der Versorgung der Brut, da es mit der Verteidigung eines Territoriums, auf dem (möglichst mehrere) Weibchen ihr Nest bauen und brüten können, vollauf beschäftigt ist. Auch hier beginnen die Weibchen zu brüten, bevor das Gelege vollständig ist. Das führt dazu, dass einige Junge gleichzeitig schlüpfen (die Forbes als „Kernbrut“ definiert, Abbildung 3), weitere aber erst einen Tag später („marginale Brut“). Forbes konnte zeigen, dass die Jungvögel der Kernbrut meist gut überleben und ausfliegen, während bei Nahrungsmangel die Jungen der marginalen Brut als erstes verhungern. Hier zeigt sich, dass Elterntiere, die die Bedingungen zur Zeit der Jungenaufzucht nicht gut voraussagen können, sich in beide Richtungen absichern: Gibt es mehr Nahrung als im Mittel zu erwarten ist, können sie zusätzliche Junge der marginalen Brut aufziehen. Ist die Nahrung aber knapp, werden diese Jungen schnell in der Konkurrenz mit der Kernbrut zurückfallen und sterben, so dass dann eine verkleinerte Brut erfolgreich aufgezogen werden kann [8].



ABB. 3 Asynchrones Schlüpfen beim Rotflügelstärling. Zwei Jungvögel sind nahezu gleichzeitig am ersten Tag geschlüpft (Kernbrut), die Eier 3 und 4 (zum Zeitpunkt der Eiablage markiert) schlüpfen erst einen Tag später (marginale Brut). Foto: Scott Forbes.

Bei Tüpfelhyänen (*Crocuta crocuta*) in der Serengeti treten in etwa neun Prozent der Zweierwürfe tödliche Geschwisterkonflikte auf. Die Intensität solcher Geschwisterkonflikte (Abbildung 4) hängt davon ab [9], wie gut die

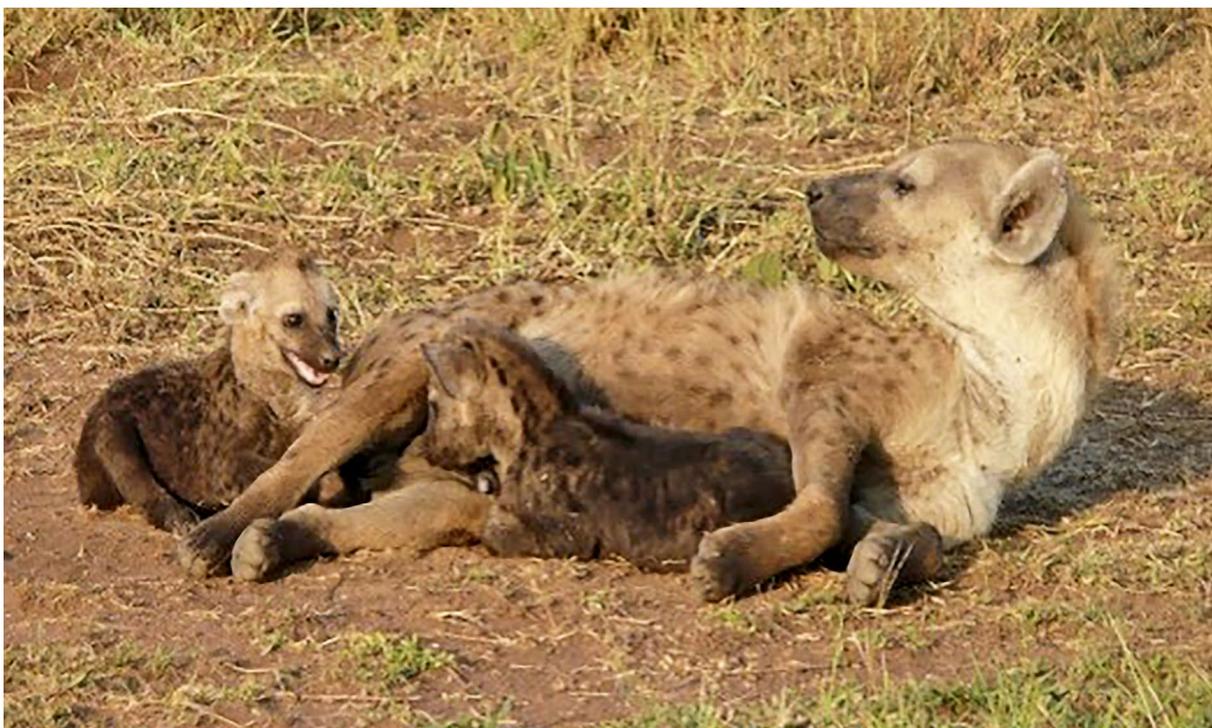


ABB. 4 Hyänenmutter säugt ihre Jungtiere. Das dominante Jungtier liegt antiparallel am Bauch der Mutter, während das subdominante seine Unterwürfigkeit durch leicht geöffnetes Maul und angelegte Ohren zeigt und von hinten zwischen den Beinen der Mutter hindurch versucht, an die Zitze zu gelangen. Foto: Marion L. East und Heribert Hofer.

HAMILTONS ERKENNTNISSE ÜBER DIE BEDEUTUNG VON VERWANDTSCHAFT

In getrenntgeschlechtlichen diploiden Arten, zu denen Vögel, Säugetiere und damit auch wir Menschen gehören, wird bei der Bildung der Keimzellen (Ei- und Spermienzellen) durch die Meiose jeweils nur die Hälfte des Erbgutes (ein zufällig verteilter Chromosomensatz) an die Nachkommen weitergegeben. Damit erben Kinder von Mutter und Vater je die Hälfte ihrer genetischen Ausstattung (wenn man von den Geschlechtschromosomen absieht). Demnach sind Kinder über die Mutter $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ verwandt (da jedes Kind derselben Mutter die Hälfte seines Erbgutes – aber nicht notwendig dieselbe Hälfte – von der Mutter bekommen hat) und ebenso über den Vater. Geschwister sind damit im Mittel $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$ miteinander verwandt. Sie teilen also miteinander genau so viel genetisches Material wie mit Mutter oder Vater. Diese Verwandtschaft wird durch den Verwandtschaftskoeffizienten „r“ charakterisiert.

Da Darwin'sche Fitness über die Weitergabe von genetischem Material bestimmt wird, sollte also für Kinder die Selektion auf das Überleben ihrer Geschwister ($r = \frac{1}{2}$) ebenso stark sein wie die Selektion auf Eltern, für das Überleben ihrer Kinder zu sorgen (mit denen sie ja ebenfalls $r = \frac{1}{2}$ verwandt sind). Da jedes Individuum aber Träger eines je eigenen genetischen Materials ist, also mit sich selbst zu $r = 1$ verwandt ist, wird es seine eigene Fitness doppelt so hoch bewerten wie die eines Geschwisters, Kindes oder eines Elternteils. Damit kann es zu Konflikten kommen, wenn $r \cdot b - c < 0$, also die Kosten (c) einer Aktion gegenüber einem Verwandten gleich oder größer sind als der Nutzen (b) multipliziert mit dem Verwandtschaftskoeffizienten (r). Diese „Hamiltonsche Regel“ [18] hilft uns, altruistisches Verhalten gegenüber Verwandten ($r \cdot b - c \geq 0$), aber auch den Übergang zur Konkurrenz zu verstehen.

Nahrungsversorgung ist. Mütter greifen in die Geschwisterkämpfe ein und versuchen, entweder die Jungtiere zu trennen oder sie beißen eines oder beide Jungtiere sanft. Dabei versorgen Mütter im in der Serengeti gelegenen Naturschutzgebiet Masai Mara unterlegene Jungtiere anscheinend besonders, indem sie diese bevorzugt säugen oder sie wegtragen und getrennt säugen. Selten trennen sie ihre beiden Jungen dauerhaft, indem sie eines in eine andere Höhle bringen. All dies führt aber meist trotzdem zur Vernachlässigung des weggebrachten Jungtieres und schließlich zu seinem Tod [10].



ABB. 5 Ein Weibchen des Galapagos-Seebären säugt das einjährige Jungtier, während das Neugeborene vor ihr sitzt. Foto: Fritz Trillmich.

Die Nutzen-Kosten-Bilanz in dieser Konfliktsituation hängt von der Nahrungsverfügbarkeit ab: Wenn Jungtiere gut wachsen, weil sie reichlich Milch bekommen, gibt es kaum Todesfälle in Zweierwürfen – ein klarer Nutzen für die Mutter. Wohl deshalb sind Geschwisterkonflikte in der Population des Ngorongoro-Kraters zwanzigmal seltener als in der Serengeti [11]. Im Ngorongoro-Krater wachsen Zwillinge gleich gut wie Einzeljungtiere. Das hängt damit zusammen, dass Mütter nah am Bau in ihrem Territorium jagen können, denn die Beutedichte im Ngorongoro-Krater ist etwa 50mal höher als in der Serengeti. Aus diesem Grund kommen Mütter viel öfter zu ihren Jungen zurück als Mütter in der Serengeti, wo sie oft weit laufen müssen, um Beute zu finden, was bedeutet, dass die Kosten für die Aufzucht eines zusätzlichen Jungtieres sehr hoch sind. Dementsprechend gibt es viel mehr aggressive Konflikte zwischen Jungtieren in der Serengeti als im Ngorongoro-Krater, wo es keine Nachweise von Geschwistertötung gibt.

Geschwisterkonflikte können auch zwischen verschiedenen Alterskohorten auftreten. Die Pelzrobben (*Arctocephalus galapagoensis*) der Galapagos-Inseln am Äquator – auch Galapagos-Seebären genannt (Abbildung 5) – leben in einer sehr variablen, nur mäßig produktiven Umwelt. Obendrein bricht diese Produktivität etwa alle 4–7 Jahre stark ein, wenn ein El Niño zur Erwärmung des Meeres und dadurch zu weiter verringerter mariner Produktivität führt. Unter diesen Bedingungen haben Mütter größte Schwierigkeiten, ihre Jungtiere mit ausreichend Milch zu versorgen. Das führt zu stark verringertem Wachstum der Jungtiere. Nun müssen Jungtiere aber eine gewisse Größe erreichen, um zu guten Tauchern zu werden und sich selbst ernähren zu können. Trotzdem kommt es vor, dass ein Weibchen ein weiteres Jungtier gebiert, ehe das vorherige selbständig geworden ist (Abbildung 5). Dann kommt es zu heftiger Konkurrenz zwischen dem älteren und dem neugeborenen Jungen um

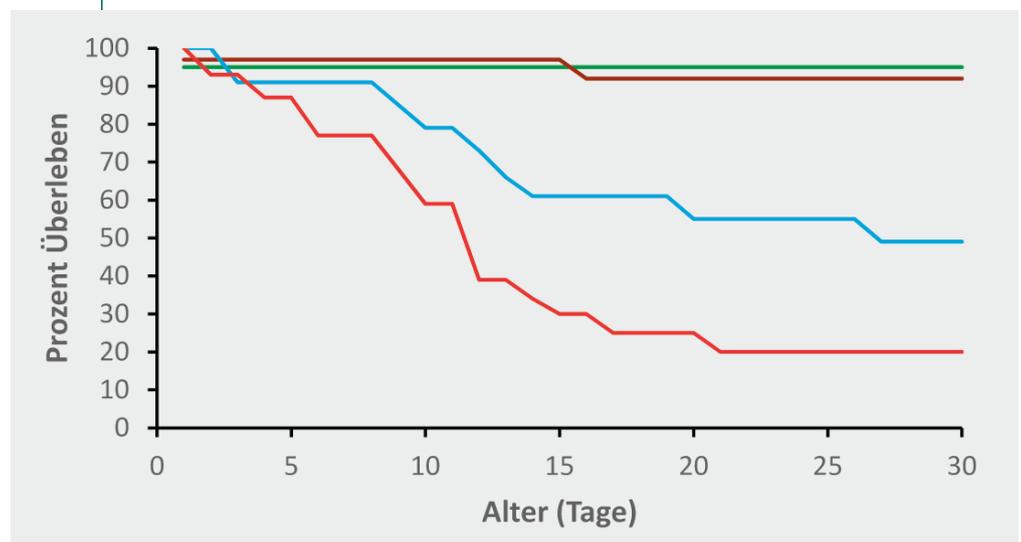
die Milch der Mutter. Da das Neugeborene kleiner, schwächer und weniger mobil ist als das einjährige Jungtier, hat es in der Konkurrenz um Zugang zur Milch der Mutter kaum eine Chance. Häufig verteidigt die Mutter das jüngere Kind gegen sein älteres Geschwister, indem sie das ältere abweist und manchmal sogar direkt beißt. Da das ältere Jungtier aber um die Ressource „Muttermilch“, die es für sein Überleben unbedingt benötigt, ausdauernd kämpft, lässt es sich meist nicht abweisen, sondern versucht immer wieder, an der Mutter zu trinken. Die Verteidigung des Neugeborenen durch die Mutter schiebt dann dessen Tod durch Unterernährung meist nur um wenige Tage oder Wochen auf [12] (Abbildung 6). Hier ist der Nutzen weiterer Versorgung durch die Mutter (sein eigenes Überleben) für das ältere Jungtier viel höher als die Fitnesskosten durch den Verlust des kleinen (Halb-)Geschwisters.

Gemeinsam sind Geschwister stark

Neben Konkurrenz tritt allerdings, wie theoretisch zu erwarten, auch oft Kooperation zwischen Geschwistern auf. Eltern passen ihren Aufwand für eine Brut an den Bedarf der Brut an. Kleine Bruten, die weniger Fitnessertrag bringen, werden dementsprechend weniger intensiv gefüttert. Mehrere Jungtiere sind dann eher in der Lage, die Eltern zu Höchstleistungen der Futterversorgung zu stimulieren. Sehr kleine Bruten werden deshalb manchmal – besonders am Beginn der Brutsaison – von den Eltern sogar aufgegeben, da eine gute Chance besteht, in einer Ersatzbrut mehr Jungtiere aufzuziehen.

Ausreichende Stimulation der Wirtseltern ist auch ein Problem des Kuckucks, der alle Wirtsjungen aus dem Nest wirft und nur aufgrund seines sehr großen Rachens und „übertrieben“ intensiven Bettelns die Pflegeeltern dazu bringen kann, ihn ausreichend zu füttern [13]. Nordamerikanische Kuhstärklinge, die bei über 100 Vogelarten parasitieren, sind toleranter [14]. Zwar werfen auch Kuhstärklinge oft ein Ei aus dem Wirtsnest, wenn sie ihr eigenes einschmuggeln, und auch die geschlüpften Jungvögel werfen regelmäßig einzelne der Wirtsjungen nach dem Schlüpfen aus dem Nest. Dennoch bleiben häufig Wirtsjungvögel am Leben (Abbildung 7) und fliegen gemeinsam mit den Parasiten aus. Hier lohnt sich Kooperation mit Nestgeschwistern, mit denen die jungen Kuhstärklinge ja nicht verwandt sind, weil eine größere Brut die Eltern zu vermehrtem Füttern stimuliert. Die jungen Kuhstärklinge wachsen in Nestern des Weißbauch-Phoebetryanns (*Sayornis phoebe*) am besten, wenn ein oder zwei Wirtsjunge

ABB. 6 | ÜBERLEBEN NEUGEBORENER GALAPAGOS-SEEBÄREN IM ERSTEN LEBENS MONAT



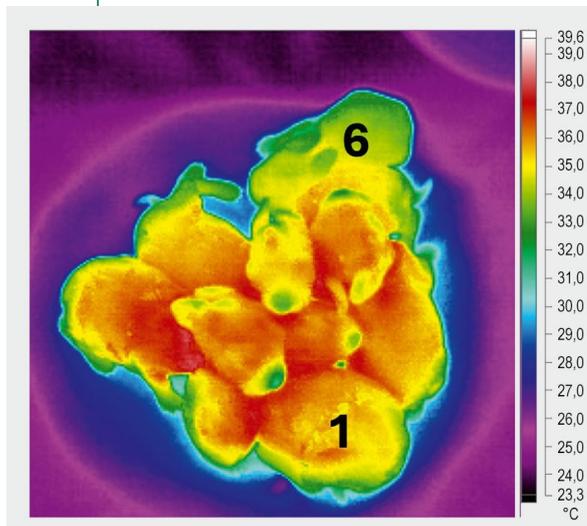
Gezeigt ist das Überleben ohne Geschwister (grüne Linie), mit einjährigem Geschwister in einem Jahr überdurchschnittlich kühler Meerestemperatur (braune Linie), in einem normalen Jahr (hellblaue Linie) und in einem warmen Jahr (rote Linie).

im Nest verbleiben und mit um Futter betteln. Allerdings drängen sich die Kuhstärklinge vor und erhalten so etwa 55 Prozent allen Futters, das die Eltern bringen, wenn sie mit zwei verbliebenen Wirtsjungen im Nest zusammen sind [14]. Begrenzte Kooperation durch gemeinsame Stimulation der Eltern kann also selbst für Stiefgeschwister durchaus entscheidend sein.



ABB. 7 Das parasitische Kuhstärkling-Junge ist bereits geschlüpft, das Wirtsjunge schlüpft gerade. Zwei Jungvögel im Nest stimulieren die Elternvögel zu höheren Fütterleistungen, als wenn der Parasit allein im Nest bettelte. Foto: Scott Forbes.

ABB. 8 | THERMOGRAFISCHE AUFNAHME EINES KANINCHENBAUS



Junge Kaninchen eines Wurfs drängen immer wieder in die Mitte des Jungtierklumpens, um sich warm zu halten. Das verbessert die Verdauung der Milch und maximiert dadurch auch das Wachstum bis zur Entwöhnung. Die Zahlen bezeichnen ein großes, warmes Jungtier (1) und ein kleines, kühles Jungtier an der Peripherie (6).

Abb.: A. Bautista and Y. Fernández.

Ebenso ist für das Überleben und schnelles Wachstum von jungen Kaninchen Kooperation wesentlich. Die Arbeitsgruppen von Hudson und Bautista [15, 16] haben das schön zeigen können. Kaninchenweibchen lassen ihre Jungtiere nach dem Wurf allein in der Höhle, die die Mutter zuvor gut mit ihrer Bauchwolle ausgepolstert hat, und kommen nur einmal am Tag vorbei, um die Jungtiere zu säugen. So müssen sich die Jungen von Geburt an selber warmhalten und schaffen das nur, wenn sie sich dicht beieinander halten und so gegenseitig wärmen (Abbildung 8). Dabei wühlen sich die außen Liegenden immer wieder nach innen und durch diesen Wechsel halten sich alle gegenseitig warm. Wer am längsten innen liegt (meist die Größeren), wächst am besten.

Es gibt aber auch – wie fast immer in der Biologie – unverständene Konfliktfälle. Ein extremes Beispiel bieten die Schopf-Pinguine (*Eudyptes* spp.). Hier legt das Weibchen zwei Eier, von denen das erste Ei deutlich kleiner ist als das zweite. Häufig werfen die Eltern das erstgelegte Ei aber bereits vor dem Schlüpfen aus dem Nest. Wenn das nicht geschieht, vernachlässigen sie das geschlüpfte kleine Junge immer, so dass es schnell umkommt [17]. Warum legen diese Arten ein Ei, das keine Chance bietet, zu einem selbständigen Jungtier zu werden? Möglicherweise sind diese Pinguine in der Evolution hin zu einem Einergelege und wir beobachten diesen Übergang. Eine wissenschaftlich überzeugende Erklärung für dieses Phänomen haben wir bisher jedenfalls nicht.

Eltern folgen also einer optimistischen Fortpflanzungsstrategie: Sie produzieren Gelege oder Würfe, die sie nur unter besten Nahrungsbedingungen aufziehen können. Sie überlassen es dann weitgehend den Jungtieren, die Brutgröße an die vorherrschenden ökologischen Bedingungen anzupassen. Das ist eine selektiv vorteilhafte Strategie, weil Eltern auf diese Weise mit geringem Aufwand zu einer Brutgröße kommen, die sie unter den gegebenen ökologischen Umständen erfolgreich aufziehen können. Der Streit zwischen den Geschwistern ist damit eine evolutive Anpassung an die Unvorhersagbarkeit der Nahrungssituation zum Zeitpunkt des höchsten Nahrungsbedarfs und wird durch die enge Verwandtschaft unter den Beteiligten nur geringfügig abgemildert. Andererseits ist Kooperation mit den Geschwistern z. B. durch gemeinsame Thermoregulation oder die Stimulation der Eltern zu Versorgungshöchstleistungen vorteilhaft und ermöglicht schnelles Wachstum bis zur Selbständigkeit sowie einen guten Start in das Leben unabhängig von den Eltern. Nur eine detaillierte Analyse der ökologischen Vor- und Nachteile der Brutgröße und der Interaktionen zwischen Nestgeschwistern führt im Zusammenhang mit der Dokumentation der unvorhersagbaren Variabilität im Nahrungsangebot der Umwelt zu einem Verständnis der selektiven Kräfte, die die Interaktionen in der Familie bestimmen.

Zusammenfassung

Überall finden wir in Familien Konkurrenz und Kooperation zwischen Geschwistern. Ökologische Faktoren (z. B. Nahrungsverfügbarkeit) selektieren darauf, ob Konkurrenz oder Kooperation überwiegen. Hamiltons Theorie zeigt, dass die Balance zwischen Kooperation und Konflikt von der genetischen Verwandtschaft innerhalb einer Brut mitbestimmt wird. Eltern produzieren oft „optimistische“ Brutgrößen, als ob reichlich Nahrung verfügbar wäre, und überlassen es der Konkurrenz innerhalb der Brut, die Jungtieranzahl an die herrschenden ökologischen Bedingungen anzupassen. An Beispielen von verschiedenen Vogel- und Säugetierarten wird deutlich, wie Geschwister um limitierte Ressourcen konkurrieren, die die Eltern bieten können (wie Nahrung oder Wärme). Das kann einerseits zu tödlichen Konflikten führen, andererseits können Jungtiere oft nur gemeinsam die Eltern zu Höchstleistungen in der Brutversorgung stimulieren. Deshalb lassen – anders als unser europäischer Kuckuck – manche parasitischen Vogelarten einige Wirtsjunge am Leben. Kooperation zwischen Geschwistern findet sich auch, wenn es darum geht, sich gegenseitig warmzuhalten, was für kleine Jungtiere überlebenswichtig ist. Um die Balance zwischen Kooperation und Konflikt oder das Vorherrschen einer dieser Interaktionsarten zu verstehen, muss man die ökologischen Gegebenheiten, die genetische Verwandtschaft innerhalb der Brut und die Fitnesskonsequenzen für alle Familienmitglieder verstehen.

Summary

Behavioural ecology and relationships between siblings

Competition and cooperation are ubiquitous among siblings in families. Ecological factors (e.g. the availability of food) drive selection and determine whether either competition or cooperation will prevail. The sociobiological theory shows that the balance between cooperation and competition is influenced by the genetic relatedness within a brood. Parents often produce “optimistic” brood sizes, as if plenty of food were available, and they leave it to competition within the brood to adapt the number of offspring to the prevailing ecological conditions. Examples from a variety of bird and mammal species demonstrate how siblings compete for limited resources which parents can offer them (like food or warmth). On the one hand, this can lead to deadly conflicts, on the other hand, young animals are only able to make their parents feed them sufficiently, if they do it together. Therefore – with the exception of the cuckoo – some parasitic bird species let a few host chicks live. Cooperation between siblings can be found, when it comes to keeping each other warm, which is vital for the survival of small young animals. In order to comprehend the balance between cooperation and conflict or the prevalence of one of these kinds of interactions, one has to understand the ecological conditions, the genetic relatedness within the brood, and the fitness consequences for all the family members.

Schlagworte

Verhaltensökologie, Soziobiologie, Konflikt, Kooperation, Eltern-Kind-Konflikt, Geschwister, Ressourcenkonkurrenz

Danksagung

Ich bedanke mich bei Barbara König für hilfreiche Hinweise zur klareren Darstellung. Many thanks to all the colleagues who generously provided pictures to illustrate the examples.

Literatur

- [1] R. L. Trivers (1974). Parent-offspring conflict. *Amer Zool* 14, 249–264.
- [2] D. W. Mock, G. A. Parker (1997). *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford Univ Press. Oxford, UK.
- [3] V. Gargett (1990). *The black eagle*. Acorn Books, South Africa.
- [4] D. W. Mock (2004). *More than kin and less than kind*. The Belknap Press of Harvard Univ Press. Cambridge Mass., USA.
- [5] D. W. Mock et al. (1987). Flexibility in the development of heron sibling aggression: an intra-specific test of the prey-size hypothesis. *Anim Behav* 35, 1386–1393.
- [6] J. J. Soler et al. (2022). Avian sibling cannibalism: Hoopoe mothers regularly use their last hatched nestlings to feed older siblings. *Zool Res* 43, 265–274.
- [7] S. Forbes (2010). Family structure and variation in reproductive success in blackbirds. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 475–483.
- [8] S. Forbes et al. (1997). Why parents play favourites. *Nature* 390, 351–352.
- [9] H. Hofer et al (2008). Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol* 62, 341–351.
- [10] P. P. White (2008). Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behav Ecol Sociobiol* 62, 353–361. DOI. 10.1007/s00265-007-0422-2
- [11] B. Wachter et al. (2002). Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Behav Ecol Sociobiol* 52,348–356.
- [12] F. Trillmich, J. B. W. Wolf (2008). Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behav Ecol Sociobiol* 62, 363–375.
- [13] N. B. Davies (1989). *Cuckoo. Cheating by nature*. Bloomsbury.
- [14] R. M. Kilner et al. (2004). Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. *Science* 305, 877–879.
- [15] V. Reyes-Meza et al. (2011). Possible contribution of position in the litter huddle to long-term differences in behavioural style in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 104, 778–785.
- [16] J. A. Zepeda et al. (2019). Sibling differences in litter huddle position contribute to overall variation in weaning mass in a small mammal. *Behav Ecol Sociobiol* 73, 165.
- [17] C. C. St. Clair (1996). Multiple mechanisms of reversed hatching asynchrony in rockhopper penguins. *J Anim Ecol* 65, 485–494.
- [18] W. D. Hamilton (1964). The genetical evolution of social behavior. *I. J. Theor. Biol.* 7, 1–16.

Verfasst von:



Fritz Trillmich, 1966–1972 *Biologiestudium an der Universität Freiburg*, 1973–1976 *Promotionsarbeit am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Wickler, Seewiesen*. 1976 *Promotion an der Ludwig-Maximilians-Universität München* 1976. 1976–1978 *Max-Planck-Postdoc in Galapagos*, danach bis 1990 *wissenschaftlicher Mitarbeiter am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Wickler*. 1982/83 *Gastwissenschaftler an der Scripps Institution San Diego, California*. Ab 1990 bis 2013 *Professor für Verhaltensforschung an der Universität Bielefeld*. Seit 2013 *im Ruhestand*.

Korrespondenz:

Prof. Dr. Fritz Trillmich
Verhaltensforschung
Universität Bielefeld
Konsequenz 45
33615 Bielefeld
E-Mail: fritz.trillmich@uni-bielefeld.de



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland.
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf.
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“.
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie.



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

