

Welche ökologischen Faktoren bestimmen die Gruppengröße bei *Phoeniculus purpureus* (Gemeiner Baumhopf) in Südafrika? – Ein individuenbasiertes Modell

Christian Neuert, Morné A. du Plessis, Volker Grimm und Christian Wissel

Synopsis

The green (red-billed) woodhoopoe (*Phoeniculus purpureus*) lives territorially in small groups. The groups are organized strictly hierarchically. Only the males and females with the highest ranking position reproduce. In a 10-year comparative field study it turned out that mean group size depends significantly on the ecological situation within which a woodhoopoe population lives. In order to clarify how behavioural patterns and ecological factors determine mean group size, an individual-based model was developed. Simple rules are used for the description of the woodhoopoes behaviour. The propensity of lower ranking individuals to undertake scouting flights beyond the borders of their home territory, and the predation risk during the flights are the most important determinants of group size. Without scouting flights the population would sooner or later disintegrate into small isolated subpopulations which are not able to survive.

Vögel, Gemeiner Baumhopf, kooperatives Brüten, soziale Hierarchie, Gruppengröße, Territorien, Räuber, Metapopulation, individuenbasiertes Modell

Birds, green (red-billed) woodhoopoe, cooperative breeding, social hierarchy, group size, territories, predators, metapopulation, individual-based model

1. Einleitung

Der in Zentral- und Südost-Afrika verbreitete *green (red-billed) woodhoopoe* (*Phoeniculus purpureus*, Gemeiner Baumhopf), der bei einer Körperlänge von bis zu 40 cm ein Gewicht von über 80 g besitzt, ist in offener Savanne und Regenwaldgebieten anzutreffen. Beim *woodhoopoe* handelt es sich um territorial und kooperativ in Gruppen bis zu 10 Tieren lebende Vögel. In einer solchen Gruppe herrscht sowohl bei den adulten Männchen als auch Weibchen eine strenge Hierarchie vor, in der nur das jeweils ranghöchste Männchen und Weibchen zur Reproduktion kommen und sämtliche anderen Tiere als Helfer fungieren. Die Helfer sind dabei in sämtliche soziale Aktivitäten – bis auf das Brüten selbst – integriert. Für adulte Helfer gibt es zwei Strategien, um selbst

Brutposition zu erlangen. Zum einen besteht die Möglichkeit, daß ein solches Tier innerhalb der Gruppe, in der es geschlüpft ist, darauf »wartet«, daß in der Hierarchie vor ihm stehende Tiere sterben, um sich durch Nachrücken für jedes gestorbene Tier um jeweils einen Rang zu verbessern. Zum anderen können Helfer in unregelmäßigen Abständen Erkundungsflüge in die in der Nähe liegenden Territorien unternehmen, auf denen sie frei gewordene Brutplätze wahrnehmen und einnehmen können. Eine besondere Gefahr für die *woodhoopoes* auf Erkundungsflügen sind Raubvögel. Während einer 10 Jahre dauernden Feldstudie, in der diese Vögel in zwei südafrikanischen Regionen ausführlich untersucht wurden, konnten regionale, von der jeweiligen ökologischen Situation abhängige, signifikante Unterschiede in der mittleren Gruppengröße festgestellt werden. Da der Einfluß und das Zusammenwirken verschiedener Faktoren auf die Gruppengröße auf rein verbaler Ebene nicht geklärt werden können, wurde ein Modell unter folgender Fragestellung entwickelt: Welche Verhaltensmuster des *woodhoopoes* und welche ökologischen Faktoren beeinflussen die mittlere Gruppengröße einer *woodhoopoe*-Population?

2. Das Modell

Das hier vorgestellte Simulationsmodell beschränkt sich zunächst auf eine der beiden untersuchten südafrikanischen *woodhoopoe*-Populationen (DU PLESSIS 1989a, b, c, 1991, 1992). Diese Population lebt in relativ schmalen Wäldern in Flußtälern. Wir ordnen deshalb die Territorien im Modell linear an, wobei jedes dieser Territorien eine Gruppe von *woodhoopoes* beinhaltet. Jedes einzelne Individuum wird durch die Eigenschaften Geschlecht, Alter und soziale Stellung charakterisiert. Das Verhalten eines jeden Individuums wird anhand der folgenden Regeln beschrieben:

- (1) Juvenile Tiere haben eine geringere monatliche Überlebensrate ($l_j=0,976$) als adulte Tiere ($l_a=0,993$; ohne Berücksichtigung der Mortalität infolge von Räubern). Die Überlebensraten der Weibchen sind geringfügig kleiner als die der Männchen.

- (2) Ein Tier stirbt spätestens im Alter von 10 Jahren.
- (3) Männchen und Weibchen sind im Alter von einem Jahr geschlechtsreif.
- (4) Ein Brutpaar kann maximal einmal im Jahr Nachwuchs produzieren. Die Zahl der Nachkommen wird mittels einer Poissonverteilung bestimmt (Mittelwert $x_{m1}=0,71$ für ein Brutpaar ohne adulte Helfer; $x_{m2}=0,93$ für ein Brutpaar mit adulten Helfern).
- (5) Neugeschlüpfte Tiere stehen in der Hierarchie an hinterster Stelle.
- (6) Stirbt ein Tier, so verbessern alle rangniedrigeren Tiere ihre soziale Stellung um einen Rang.

Für adulte Helfer gibt es zusätzlich zwei Suchstrategien nach freien Brutplätzen:

Suchstrategie I

- (7) Außerhalb der Brutsaison können Erkundungsflüge unternommen werden. Die dabei zurückgelegten Entfernungen variieren zwischen 1 und 6 Territorien. Die Wahrscheinlichkeit, in einem Monat einen Erkundungsflug zu machen, hängt sowohl vom Geschlecht, Alter und sozialer Stellung des Tieres als auch von der Jahreszeit ab.
- (8) Entdeckte freie Brutplätze werden immer eingenommen, 2. Ränge mit geringerer Wahrscheinlichkeit. Dabei muß sich bei einem Territoriumswechsel die soziale Stellung des Tieres verbessern.
- (9) Bedingt durch Raubvögel unterliegt ein *woodhoopoe* auf einem Erkundungsflug einem erhöhten Sterberisiko. $p=0,02$ ist dabei die Wahrscheinlichkeit, auf einem Erkundungsflug getötet zu werden. Wird keine geeignete Brutposition gefunden, und fällt der Vogel keinem Räuber zum Opfer, dann kehrt er nach dem Erkundungsflug in sein Territorium zurück.

Suchstrategie II:

- (10) Ein freier Brutplatz wird unabhängig von Erkundungsflügen sofort vom Nachbarterritorium aus besiedelt, wenn ein geeignetes Tier zur Verfügung steht.

Alle angegebenen Parameter sind als individuelle Wahrscheinlichkeiten anzusehen, d.h. in jedem Monat wird für jedes Individuum auf dem Computer »ausgewürfelt«, ob es z.B. überlebt oder nicht. Für die statistische Auswertung des Modells müssen daher viele Einzelläufe gemittelt werden. Die Länge eines Zeitschrittes im Modell beträgt 1 Monat. Die Population lebt in einem 30 Territorien großen Gebiet. Für eine detailliertere Beschreibung des Modells siehe NEUERT (1994).

3. Ergebnisse

Für den oben genannten Satz an Modellparametern ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit grundlegenden empirischen Meßwerten (Abb. 1 und Tab. 1). Das ist nicht selbstverständlich, denn es hätte durchaus sein können, daß weitere Schlüsselfaktoren, die die Gruppengröße bestimmen, bisher übersehen wurden. Insbesondere war nicht zu erwarten, daß das – hier aus Platzgründen nicht dargestellte – Submodell, mit dessen Hilfe ein Modell-Vogel aufgrund seines Alters, seines Geschlechts und seiner sozialen Stellung »entscheidet«, ob er einen Erkundungsflug unternimmt oder nicht, zu vernünftigen Ergebnissen führt. Die gute Übereinstimmung zwischen Modellergebnissen und empirischen Meßwerten erlaubt zwar nicht den logischen Schluß, daß das Modell in allen Aspekten »realistisch« ist, aber die grundlegenden Züge der untersuchten *woodhoopoe*-Population scheinen richtig beschrieben zu sein. Das Vertrauen in das Modell reicht somit aus, um zum eigentlichen

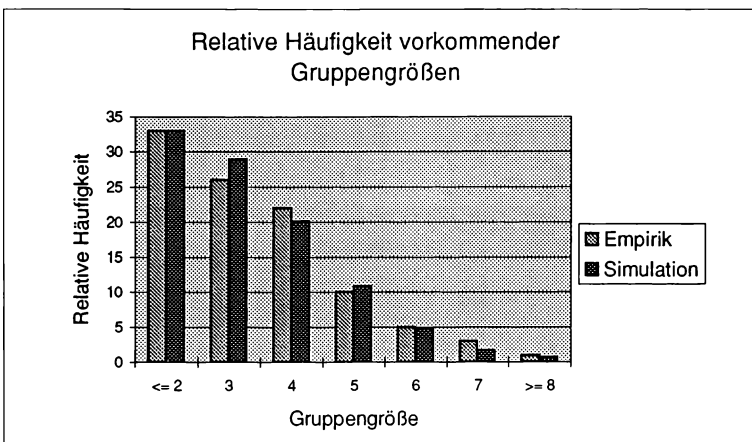


Abb. 1
Relative Häufigkeit vorkommender Gruppengrößen. (Gemittelt über 10 Läufe zu je 1000 Jahren.)

Fig. 1
Relative frequency of occurring group sizes. (Averaged over 10 runs of 1000 years per run.)

Meßgröße	Simulation	Empirische Messung
monatliche Überlebensrate:		
adulte Männchen:	0,986	0,986
adulte Weibchen:	0,990	0,988
Gruppengröße:		
Mittelwert:	3,30	3,41
Standardabweichung:	1,39	1,38
Geschlechterverhältnis:		
(adulte Männchen/adulte Weibchen):	0,93	0,97
Verhältnis erfolgreicher Territoriumswechsel:		
(Männchen/Weibchen):	1,42	1,14

Tab. 1
Vergleich der Modellergebnisse mit den Ergebnissen der Feldstudie.

Tab. 1
Comparison of model results with the results of the field study.

Zweck des Modells überzugehen. Wir sind jetzt nämlich in der Lage, die Frage nach den Faktoren, die die Gruppengröße bestimmen, zu untersuchen, indem wir verschiedene Szenarien ansetzen, d.h. innerhalb des Modells werden Modifikationen betrachtet, auf die man in der Natur keinen Zugriff hätte. Mit Hilfe des Modells werden gewissermaßen in der Realität undurchführbare Experimente am Computer durchgeführt. Als Beispiel betrachten wir die Frage, welche Auswirkungen es auf eine *woodhoopoe*-Population hat, falls von den Vögeln dieser Population entweder nur Suchstrategie I oder ausnahmslos Suchstrategie II Verwendung fände.

Unter der Annahme, daß allein Suchstrategie I angewendet wird, ergeben sich nur minimale Abweichungen von den oben dargestellten Ergebnissen. Falls aber nur Suchstrategie II Anwendung findet, lassen sich einige interessante Phänomene beobachten. Zum einen ist eine deutlich erhöhte mittlere Gruppengröße von 3,97 mit einer Standardabweichung von 2,16 zu beobachten. Des weiteren stellt sich heraus, daß die Gesamtpopulation bald in voneinander isolierte Subpopulationen zerfällt (Abb. 2). Die Subpopulationen sind aber zu klein, um überleben zu können, so daß die Überlebenszeit der Gesamtpopulation klein ist, während sie im Referenzmodell (s. oben) praktisch unbegrenzt war. Auf diese Weise wird deutlich, daß es bei der *woodhoopoe*-Population einen *Metapopulations*-Aspekt gibt, der erst durch die Erkundungsflüge der sozial niederen Vögel zum Tragen kommt.

4. Diskussion

Mit Hilfe des Modells ist es gelungen, die in der Natur auftretenden komplexen sozialen Strukturen und die komplexe raum-zeitliche Dynamik, die einer Population von *woodhoopoes* zugrunde liegt, auf eine Art und Weise zu modellieren, die eine »vernünftige« Beschreibung gewährleistet. »Vernünftig« insofern, daß für einen speziellen, biologisch plausiblen Parametersatz eine gute Übereinstimmung zwischen empirischen Werten und Simulationsergebnissen erhalten werden konnte. Bei der Modellierung wurde Wert darauf gelegt, das Modell so einfach wie möglich zu halten, um einen Verständnissgewinn über einige grundlegende Fragestellungen zu erlangen (WISSEL 1989). Die aufgrund der empirischen Untersuchung bereits vermutete Bedeutung der Erkundungsflüge konnte bestätigt und quantifiziert werden (Suchstrategie I). Zum einen wird aufgrund der auf diesen Flügen lauernden Räuber die Grundlage dafür geschaffen, daß die mittlere Gruppengröße nur geringfügig über 3 Tiere anwachsen kann, zum anderen wird aber erst aufgrund dieser Erkundungsflüge durch die daraus resultierende rasche Besetzung freier Brutpositionen das Fortbestehen einer Population über einen längeren Zeitraum hinweg gewährleistet. Mit Hilfe des Modells sind wir nun in der Lage, uns in einem nächsten Schritt (der aber über die vorliegende Arbeit hinaus geht) der anderen in Südafrika untersuchten Population zuzuwenden. Diese lebt in offenen Baum-Savannen, und ist somit während der Erkundungsflüge einem wesentlich höheren Räuber-

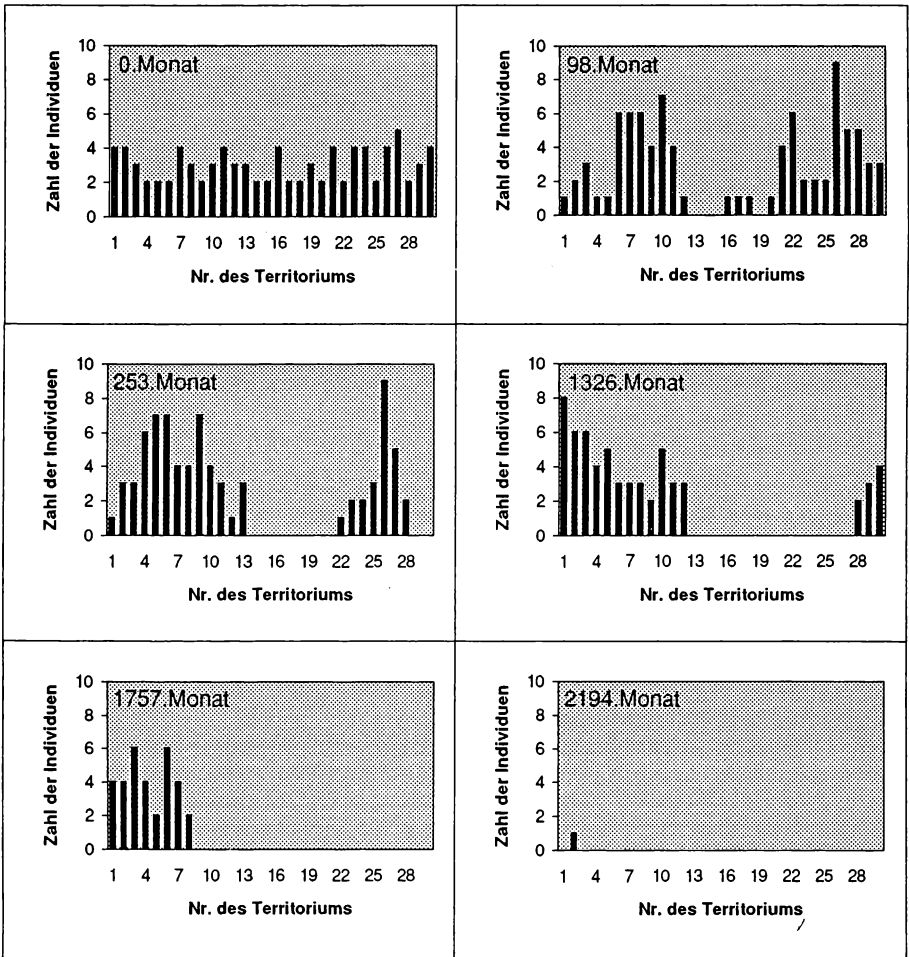


Abb. 2: Beispiel eines einzelnen Simulationslaufs: Zahl der Individuen in jedem der 30 zur Verfügung stehenden Territorien zu unterschiedlichen Zeiten. Nur Suchstrategie II wird von den Vögeln angewendet (keine Erkungsflüge).

Fig. 2: Example of one single simulation run: Number of individuals in each of the 30 available territories at different times. Only searching-strategy II is used by the birds (no scouting flights).

druck ausgesetzt. Außerdem sind hier die Territorien nicht mehr linear angeordnet, sondern füllen die Fläche aus. Die mittlere Gruppengröße ist dort um ca. ein Individuum größer als in dem Vorkommen, das wir in der vorliegenden Arbeit untersucht haben. Andere Vorkommen in Kenia (LIGON & LIGON 1983) mit noch größeren Gruppengrößen weisen weitere Unterschiede auf: Die Territoriengrößen hängen dort von der Gruppengröße ab, und die Vögel brüten in der Regel öfter als einmal pro Jahr.

Aber auch ein Aus- bzw. Umbau des Modells auf in einigen Punkten im Sozialverhalten ähnliche Vogelarten (STACY & KOENIG 1990) oder ganz

andere Arten wie z.B. Dachse (LANKESTER & al. 1991, VERBOOM & al. 1991) oder Löwen (STARFIELD & BLELOCH 1986) könnte eine lohnenswerte Investition sein und neue Erkenntnisse hervorbringen. Abschließend sei betont, daß es bei all den erwähnten Fragestellungen und Untersuchungsobjekten in unseren Augen keine Alternative zu dem von uns gewählten individuenbasierten Ansatz gibt (vgl. GRIMM & UCHMANSKI 1994).

Literatur

- DU PLESSIS, M. A., 1989a: Resource patchiness as a dispersal constraint: Consequences for philopatry and inbreeding. – In: M. A. DU PLESSIS: Behavioural ecology of the redbilled woodhoopoe *Phoeniculus purpureus* in South Africa. – PhD thesis. University of Cape Town: 37–72.
- DU PLESSIS, M. A., 1989b: Consequences of sociality for individual fitness. – In: M. A. DU PLESSIS: Behavioural ecology of the redbilled woodhoopoe *Phoeniculus purpureus* in South Africa. – PhD thesis. University of Cape Town: 159–197.
- DU PLESSIS M. A., 1989c: The influence of roost cavity availability on flock size in the redbilled woodhoopoe *Phoeniculus purpureus*. – Ostrich suppl. 14: 97–104.
- DU PLESSIS M. A., 1991: The role of helpers feeding chicks in cooperatively breeding green (red-billed) woodhoopoes. – Behav. Ecol. Sociobiol. 28 (4): 291–296.
- DU PLESSIS M. A., 1992: Obligate cavity roosting as a constraint on dispersal of green (red-billed) woodhoopoes: Consequences for philopatry and the likelihood of inbreeding. – Oecologia 90 (2): 205–211.
- GRIMM V. & J. UCHMANSKI, 1994: Dichteabhängigkeit und asymmetrische Konkurrenz zwischen Individuen: Ein individuenbasiertes Modell. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 23: 311–319.
- LANKESTER K., VAN APPELDOORN R.C., MEELIS E. & J. Verboom, 1991: Management perspectives for populations of the Eurasian badger *Meles meles* in a fragmented landscape. – Journal of Applied Ecology 28: 561–573.
- LIGON J. D. & S. H. LIGON, 1983: Reciprocity in the green woodhoopoe (*Phoeniculus purpureus*). – Anim. Behav. 31: 480–489.
- NEUERT C., 1994: Ein individuenbasiertes Simulationsmodell zu den komplexen sozialen und räumlichen Strukturen beim Gemeinen Baumhuf (Phoeniculus purpureus) in Südafrika. – Diplomarbeit, Fachbereich Physik, Philipps-Universität Marburg: 108 S.
- STACY P. B. & W. D. KOENIG (eds), 1990: Cooperative breeding in birds. – University Press, Cambridge: 615 S.
- STARFIELD A. M. & A. L. Bleloch, 1986: Building models for conservation and wildlife management. – Collier Macmillan, London: 253 S.
- VERBOOM J., LANKESTER K. & J. A. J. METZ, 1991: Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. – Biol. Journ. Linnean Society 42: 39–55.
- WISSEL C., 1989: Theoretische Ökologie – Eine Einführung. – Springer, Berlin Heidelberg New York: 299 S.

Adressen

- Dipl.-Phys. Christian Neuert,
Dr. Volker Grimm und Prof. Dr. Christian Wissel,
Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle (UFZ),
Sektion Ökosystemanalyse (ÖSA), Postfach 2,
D-04301 Leipzig.
- Dr. Morné A. du Plessis, Natal Parks Board, P.O. 662,
Pietermaritzburg 3200, RSA (Südafrika).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Grimm Volker, Wissel Christian, Neuert Christian, Plessis Morné A. du

Artikel/Article: [Welche ökologischen Faktoren bestimmen die Gruppengröße bei *Phoeniculus purpureus* \(Gemeiner Baumhopf\) in Südafrika? - Ein individuenbasiertes Modell 145-149](#)