

Die Evolution des Brutparasitismus beim Kuckuck

Cuculus canorus

Von Josef Reichholf

1. Einleitung

Knapp 1%, nämlich etwa 75 der heute existierenden 8 600 Vogelarten, läßt Eier und Junge von Wirtsarten bebrüten und aufziehen. Beim europäischen Kuckuck *Cuculus canorus* ist diese Form der Überlebensstrategie besonders weit entwickelt und absolut obligatorisch. Er kann selbst nicht mehr brüten und die eigenen Jungen versorgen. Es fehlt dem Kuckuck offenbar auch die Fähigkeit, ein Nest zu errichten. Andere Mitglieder der Kuckucksfamilie (Cuculidae) zeigen ein ähnliches Verhalten, das in allen Abstufungen von gemeinschaftlichem Brüten, beispielsweise bei den südamerikanischen Ani- und Guira-Kuckucken (Gattungen *Crotophaga* und *Guira*), bis hin zu vollständigem Brutparasitismus (echte Kuckucke Cuculinae) führt. Insgesamt brütet mehr als die Hälfte der Kuckucksvögel selbst. 52 Arten sind Brutschmarotzer.

Dieses Verhalten entwickelte sich aber bei ganz verschiedenen Vogelgruppen unabhängig voneinander; so bei den afrikanischen Honiganzeigern (Indicatoridae), bei einem Teil der amerikanischen Stärlinge (Icteridae) und bei der Unterfamilie der Witwen (Viduinae) aus der Familie der Weibervögel (Ploceidae).

All diese Artengruppen umfassen Nesthocker. Die einzige zu den Nestflüchtern zu rechnende Art ist die südamerikanische Kuckucksente *Heteronetta atricapilla*, die ihre Eier von anderen Arten bebrüten läßt. Da bei Nestflüchtern ungleich weniger Aufwand für die Jungenversorgung notwendig ist als bei Nesthockern, erfordert diese Form von Brutparasitismus der Kuckucksente keine besonderen Anpassungen. Unregelmäßig tritt ähnliches Verhalten auch bei manchen der heimischen Entenarten, besonders bei Tafel-*Aythya ferina* und Reiherente *Aythya fuligula* auf, wenn sie einzelne Eier in die Gelege anderer Arten unterbringen.

Die übrigen Brutparasiten lassen sich systematisch in zwei Gruppen aufteilen: in die Stärlinge und Witwen einerseits und in die Kuckucke und Honiganzeiger andererseits. Erstere parasitieren relativ nahe verwandte Arten, d. h. die Brutparasiten sind mit ihren Wirten ziemlich eng stammesgeschichtlich verwandt. Letztere dagegen parasitieren die ihnen systematisch ferner stehenden Wirte, vorwiegend oder ausschließlich Singvögel, während sie selbst zu den Nichtsingvögeln zählen. Der Brutparasitismus der Kuckucke und Honiganzeiger muß daher stammesgeschichtlich erheblich älter sein, als das entsprechende Verhalten von Stärlingen und Witwen.

Trotz umfangreicher Analysen des Brutschmarotzertums (HAMILTON & ORIANI 1965, MAKATSCH 1955 und NICOLAI 1970) liegt sein phylogenetischer Ursprung noch weitgehend im Dunkel der Unkenntnis verborgen.

2. Fragestellung

Beim europäischen Kuckuck oder seinen brutschmarotzenden Verwandten sehen wir das derzeitige Endstadium einer sehr langen Entwicklung. Um diesen Befund, die Tatsache, daß es das Brutschmarotzertum in so reich differenzierter Ausprägung gibt, zu erklären, bedarf es grundsätzlich zweier unterschiedlicher Fragestellungen, nämlich die Fragen nach dem Ablauf der Entwicklung (I) und ihrer Verursachung, dem Selektionsdruck, der zu dieser Entwicklung überhaupt führte (II).

Beide Fragen sind natürlich nur zwei Seiten des gleichen Grundprozesses, denn der Vorgang, der Entwicklungsablauf, würde sogleich abbrechen, wenn irgendwo im kontinuierlichen Prozeß der Herausbildung des Gesamtverhaltens ein Abschnitt käme, der keinen Selektionsvorteil, sondern einen Nachteil in sich trüge. Die Ursache muß also „nachwirken“ und den einmal eingeleiteten Vorgang auch weiterhin steuernd beeinflussen, sonst könnten die Kontinuität der Entwicklung und der fließende Übergang von einfachem zu komplexerem Verhalten nicht gewahrt bleiben.

Daraus folgt, daß die Ursache, mit der die Selektionsprozesse verbunden waren, als die Evolution des brutparasitischen Verhaltens begann, auch heute noch erkennbar und wirksam sein muß. Ist diese Annahme zutreffend, so erlaubt sie die Formulierung der Frage nach dem heutigen Selektionsvorteil des Brutparasitismus als Präzisierung von Frage II. Diese Fragestellung kann, ohne allein auf Spekulation und Wahrscheinlichkeitsaussagen angewiesen zu sein, mit naturwissenschaftlichen Methoden behandelt werden.

Ähnlich ausgerichtet erscheint die Frage I. Den phylogenetischen Verlauf der Herausbildung hochspezialisierter Verhaltensmuster rekonstruieren zu wollen, zwingt zu mehr oder minder starker Spekulation, wenn ausschließlich das eine Endprodukt der Entwicklung, beispielsweise unser europäischer Kuckuck, bekannt wäre. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr existiert auch heute eine breite Palette unterschiedlicher Intensitätsstufen des Brutparasitismus; sogar in Europa, wo der Häherkuckuck *Clamator glandarius* ein weitaus geringeres Spezialisierungsniveau aufweist – und beispielsweise die Jungen der Wirtsart nicht aus dem Nest entfernt! Zahlreiche, zum Teil sehr umfassend ausgearbeitete Befunde zu den verschiedenen Stadien der Entwicklung des Parasitierungsgrades liegen in der Literatur vor (MAKATSCHEV 1955, HAMILTON & ORIANI 1965 und andere). Sie sollen hier nicht weiter vertieft werden. Als entscheidender wird erachtet, daß die gründlichen Forschungen zur Biologie des europäischen Kuckucks, einer besonders hochentwickelten Art, von LÖHRL (1979) und WYLLIE (1981) ausreichend Ansatzmöglichkeiten bieten, um entscheidende Phasen und Schritte im Anpassungsprozeß zu rekonstruieren, ohne sich auf zu unsicheren Boden zu begeben.

3. Methodisches Vorgehen

Das Grundmuster des methodischen Vorgehens besteht in folgendem Ablauf: Zunächst wird die **Analyse** der speziellen Art, hier des europäischen Kuckucks, vorgenommen (Befunde zu Biologie und Ökologie). Dabei sollte sich zeigen, in welchen Bereichen der Anpassungsstrategie die Besonderheiten und die eigentlichen Veränderungen der Biologie der Art im Hinblick auf den Brutparasitismus liegen. Anhand der

Befunde wird im zweiten Schritt eine Hypothese formuliert, welche diese berücksichtigt, widerspruchsfrei einbaut und auf ihre Verträglichkeit mit einem langfristigen Entwicklungsprozeß überprüft. Auf diesen zweiten Schritt der **Synthese** folgt nun als dritter die **Prognose**. Aus der Theorie für den speziellen Fall sollte nämlich nun in mehr oder minder starkem Maße die Möglichkeit eröffnet sein, Voraussagen darüber zu machen, wie sich andere Arten im Umfeld des speziell behandelten Brutparasiten verhalten sollten, wenn sie bestimmten und bestimmbareren Rahmenbedingungen unterworfen sind. Damit wird die Hypothese überprüfbar und grundsätzlich auch falsifizierbar! Das methodische Vorgehen nimmt also folgenden Verlauf: Analyse – Synthese (Hypothesenbildung) – Prognose (Überprüfbarkeit).

Wie bereits erwähnt, umfaßt der Gesamtprozeß schwerpunktmäßig die Kausalkette, also die Ursachen für den Selektionsdruck in Richtung Brutparasitismus. Der deskriptive Teil des Ablaufes wird nur soweit berücksichtigt, als er für die Formulierung der Hypothese notwendig ist. Die zusammenfassenden Studien von LÖHRL (1979) und MAKATSCHE (1955) sprechen für sich und brauchen hier im Detail nicht wiederholt zu werden.

4. Befunde zur Fortpflanzungsbiologie des Kuckucks

Aus den umfassenden Studien von LÖHRL (1979) seien hier folgende Aspekte herausgegriffen:

- es scheint keine Paarbindung zwischen Kuckucks-♂ und -♀ zu existieren;
- das ♀ holt erst ein Ei des Wirtsvogels aus dem Nest, bevor es sich umwendet und innerhalb von nur 8 Sekunden ihr eigenes Ei hineinlegt;
- genaue „Überwachung“ der Wirtsvogelnester in ihrem Gebiet ist für das ♀ die Voraussetzung, zur richtigen Zeit zur Stelle zu sein;
- offenbar findet eine Teilprägung auf die Wirtsvogelart statt, da (nur) die eigene Wirtsvogelart die Eiablage beim ♀ stimuliert;
- der geschlüpfte Jungkuckuck besitzt einen rot gefärbten Sperrachen mit „Schließhemmung“, was verhindert, daß der oft viel kleinere Wirtsvogel beim Füttern erfaßt wird;
- die erfolgreiche Aufzucht eines Jungkuckucks erfordert etwa so viel Nahrung, wie sie 4 bis 7 oder mehr Junge der Wirtsart benötigen würden;
- die Kuckuckseier sind im Vergleich zur Körpergröße relativ klein (und entsprechen daher in der Regel ganz gut der Eiggröße der Wirtsarten!);
- der ausgewachsene Kuckuck erreicht einen Gewichtsbereich von 100 bis 150 g;
- Jungkuckucke haben Schwierigkeiten zugefett zu werden.

Nach WYLLIE (1981) legen Kuckucks-♀ durchschnittlich 9,2 Eier pro Saison. Ein konditionsstarkes ♀ kann es leicht auf 10–20, maximal bis zu 25 Eier bringen!

5. Befunde zur Ernährungsbiologie des Kuckucks

Dem Kuckuck wird meist eine „Vorliebe für behaarte Raupen“ unterstellt. LÖHRL (1979) konnte dies nicht bestätigen: „Es ist sehr wahrscheinlich, daß das häufige Erbeuten behaarter Raupen durch den Kuckuck vom Angebot beeinflusst wird, da be-

haarte Raupen von vielen Vögeln verschmäht werden und daher zahlreicher zur Verfügung stehen.“ Allerdings ist der Kuckuck in der Lage, die Magenaußkleidung mitsamt den darin feststeckenden, giftigen Raupenhaaren abzuheben und auszuwürgen. Auf diese ungewöhnliche Weise entledigt er sich ihrer.

Besonders interessant erscheint die Feststellung von LÖHRL (1979), daß nur die Kuckucks-♀ Eier fressen – und zwar erhebliche Mengen. „Die Eier stellen also beim Kuckuck eine geschlechtsspezifische, auf das ♀ beschränkte Nahrung dar. Eier können als hochwertige Kost in der frühesten Legeperiode im Mai bedeutungsvoll sein, weil in dieser Jahreszeit dem Kuckuck noch kaum Raupen oder andere größere Nahrungsobjekte zur Verfügung stehen.“

Grundsätzlich würden Kuckucke jegliche Form von Insekten annehmen. Sie erspähen die Nahrung üblicherweise von einem Sitzplatz aus und versuchen sie flatternd oder seitlich heranrutschend zu erbeuten.

Für den Nahrungserwerb besitzen sie weder spezialisierte Schnäbel noch besonders einsatzfähige Beine. Auch das Flugvermögen reicht nicht für schwierigere Jagdtechniken, da die Flügel eine verhältnismäßig große Flächenbelastung aufweisen. Sie laufen falckenartig spitz aus!

Nahrungsökologisch kann man den europäischen Kuckuck also als unspezialisierten Insektenfresser bezeichnen, der erhebliche Zusatznahrung in Form von Vogeleiern im ♀-Geschlecht benötigt (Generalisten-Typ).

6. Synthese

6.1 Abfolge der Stadien in der Evolution des Brutparasitismus beim Kuckuck

Der hierzu wichtigste Befund dürfte die Feststellung (LÖHRL 1979) sein, daß das Kuckucks-♀ zuerst ein Wirtsvogelei aus dem Nest holt und verschluckt, bevor es das eigene Ei hineinlegt! Dies zeigt, daß dem Eierfressen eine zentrale Rolle in der Evolution des Brutparasitismus beim Kuckuck zukommt. Es setzt nämlich voraus, daß das ♀ – sein Bedarf liegt bei mehr als 10 Eier (!) – eine ganze Reihe von potentiellen Wirtsvogelnestern suchen, finden und kennen muß, um diesen Bedarf zu decken.

Kuckucke sind Nesthocker. Sie bringen in ihrer ersten Jugendentwicklung nur sehr einfache Reflexbewegungen („Sperrn“). Da sie wenig entwickelt aus den (kleinen) Eiern schlüpfen, lernen sie ganz automatisch nach und nach ihre Pflegeeltern kennen. Die Wirtsprägung ist daher gewissermaßen schon „vorprogrammiert“.

Legebereite Kuckucks-♀ sollten wie andere Vogelweibchen auch von einem Gelege stimuliert werden. Sie geraten damit in eine ambivalente Situation, wenn sie ein Nest gefunden haben: Einerseits stellt dieses eine Nahrungsquelle, andererseits einen Anreiz dar, selbst ein Ei zu legen.

Singvogelnester, insbesondere die von Insektenfressern, treten nicht gehäuft, sondern in aller Regel mehr oder minder regelmäßig verteilt auf. Die verschiedenen Arten nisten zudem nicht synchron. Das Kuckucks-♀ wird daher bei der Eiersuche dann am effektivsten, wenn es ein größeres Gebiet für längere Zeit (mehrere Wochen) absucht. Im Rahmen eines festen Brutrevieres, welches der Kuckucksgröße entsprechend vielleicht ein bis zwei Hektar umfassen könnte, wäre das Angebot in einer kürzeren Zeit-

spanne vor dem eigenen Legebeginn so gering, daß sich die Eiersuche kaum lohnte. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, das strenge Revierverhalten, wie es bei nicht brutparasitischen Verwandten und den insektenfressenden Singvögeln die Regel ist, aufzugeben.

Entsprechend müssen natürlich auch die Kuckucks-♂ reagieren, was als weiteren Schritt die Verminderung der Paarbindung bedeutet. Solche Übergangsstadien finden sich bei den gemeinschaftlich brütenden Neuweltkuckucken.

Die ersten Schritte der Anpassung an den Brutparasitismus können durchaus synchron erfolgen, weil sie einander nicht entgegenstehen. Eierfressen, Verlegen der eigenen Eier in die aufgesuchten Nester, Verminderung der Paarbindung und Aufgabe der Territorialität sind miteinander als Ausgangsstadien des Brutparasitismus verträglich.

Je länger nun ein Kuckucks-♀ nach fremden Eiern sucht, die für die eigene Eiproduktion die bestmögliche Form der Ernährung überhaupt darstellen, um so länger kann es selbst Eier produzieren. Dieser Prozeß führt zu einer ganz beträchtlichen Vergrößerung der Eizahl und damit der potentiellen Nachwuchsproduktion. Der Mittelwert von mehr als 9 Eier pro Saison liegt fast fünfmal höher als der Wert für selbstbrütende Kuckucke und für Tauben vergleichbarer Körpergröße (pro Gelege) und gut doppelt so hoch, wie bei Bartvögeln, Spechten oder Turakos. Er erreicht das Nachwuchspotential kleiner Singvögel, nur mit dem Unterschied, daß ausgeflogene Kuckucke wohl erheblich höhere Überlebenschancen besitzen als Singvogeljung.

Wichtiger erscheint noch, daß ein Kuckucks-♀ für sich allein, angenommen es würde ein Nest bauen und 9–10 Eier darin bebrüten und die Jungen großziehen müssen, diese Leistung nie vollbringen könnte. Denn es fehlt ihm an Effizienz bei der Nahrungsbeschaffung, da es keine entsprechenden körperlichen Spezialisierungen besitzt. Vergleicht man „normal“ brütende Kuckucksvögel mit den echten Kuckucken (den Brutparasiten), so zeigt sich, daß sie nur wenige Eier erfolgreich schaffen (meistens 2). Schon beim gemeinsamen Nisten steigt die Eizahl, doch geschieht dies auf Kosten anderer Weibchen der Gruppe, die – weil vom dominanten Weibchen unterdrückt – keine oder nur unbedeutende Anteile eigener Eier im Gemeinschaftsgelege unterbringen können. Da sie aber untereinander eng verwandt sind, funktioniert dieses Gemeinschaftsnisten, auch wenn es offenbar nur eine recht enge Bandbreite offen läßt – und dementsprechend die Ausnahme bleibt.

Schlägt ein Kuckucks-♀ also einmal die Strategie des Verlegens seiner Eier in andere Nester ein, so gereicht dies sehr schnell zum Vorteil, weil es mehr Eier als andere Weibchen der gleichen Art produzieren kann. Es steigert damit in dem Maße die eigene, ganz individuelle Fitness (als Maß für den relativen Anteil an der nächsten Generation), wie es dieses Verhalten maximiert, d. h. je mehr es eigene Eier in fremde Nester legt. Die Voraussetzung hierfür ist natürlich, daß die Eier auch bebrütet und die geschlüpften Jungen bis zum Selbständigwerden versorgt werden.

Genau an diesem Punkt setzt nun die weitere Evolution ein. Denn das Verhalten des Kuckucks-♀ wird in dem Maße gefestigt, wie die Jungen in den fremden Nestern überleben. Es beginnt ein Prozeß, der zu einer „evolutionär stabilen Strategie“ (WILSON 1975) führt. Wird die Nahrungsversorgung der Jungkuckucke zum überlebensentscheidenden Engpaß, so kommen alle Verhaltensweisen zu raschem Durchbruch, die die Konkurrenten einschränken oder ausschalten. Der Jungkuckuck wird daher um so

besser überleben, je sicherer er die Wirtsjungen ausschalten kann. Die Entwicklung der bekannten Verhaltensweisen – Eier oder kleine Junge aus dem Nest werfen – ist die Folge. Dabei ist es unerheblich, ob der Jungkuckuck auch ein Ei der eigenen Art, etwa weil ein anderes Kuckucks-♀ ein zweites dazu legte, aus dem Nest entfernt, weil die Selektion am Individuum, nicht an der Art ansetzt. Das Auswerfverhalten setzt sich auf jeden Fall durch, auch wenn es mitunter die eigene Art trifft. Ist die Nahrungsversorgung des Jungkuckucks nicht der Engpaß, weil Kuckuck und Wirtsart größtmäßig einander in etwa entsprechen (z. B. beim Häherkuckuck und den Wirten Elster, Blauelster, Eichelhäher, Krähen), und deswegen die Altvögel genügend Nahrung für die eigenen Jungen wie für den Brutschmarotzer beschaffen können, fehlt die Entwicklung solcher Verhaltensweisen. Sie stellen daher bei unserem Kuckuck späte Anpassungsstadien dar, die als apomorph zu werten sind.

Die im Zuge der Aufzucht erfolgende Prägung auf die Wirtseltern ist nicht absolut, wie die Vielzahl der Wirtsvogelarten zeigt. Dem Wirtsnest kommt eine mindestens vergleichbare Bedeutung bei der Eiablage des Kuckucks-♀ zu, sonst würde es nicht die starken regionalen Unterschiede in der Wirtshäufigkeit, die im wesentlichen das „Angebot“ widerspiegeln, und das immer wieder zu beobachtende Fehllegen in Nester von Arten geben, die zur Kuckucksaufzucht gar nicht in der Lage sind (z. B. Hänflinge *Acanthis cannabina*, vgl. LÖHRL 1979). Dadurch kommt es auch nicht zur Isolierung solcher Wirtsvogel-Rassen, sondern der Genpool des Kuckucks bleibt erhalten.

Für die Wirtsvögel ist die Parasitierung durch den Kuckuck zunächst sicher tragbar, solange der eigene Fortpflanzungserfolg nicht wesentlich vermindert wird. Da auch bei ihnen der Selektionsdruck am Individuum ansetzt, aber „Gegenmaßnahmen“ in der Population manifest werden müssen, bedarf es eines erheblichen Fitness-Verlustes durch die Parasitierung, bis die Gegenreaktion Chancen hat, sich durchzusetzen. Wir sehen dies darin, daß eine ganze Reihe der Wirtsvogelarten Kuckuckseier ohne weiteres annimmt, bei anderen immerhin die Chancen für die Annahme 1:1 stehen und nur wenige obligatorisch ablehnen und ihr Gelege aufgeben, wenn ein Kuckucksei hineingelegt wurde (z. B. Fitis *Phylloscopus trochilus*). Bei diesen ist die Lebenserwartung meist gering und oft (wie beim Fitis) gibt es nur eine Brut pro Jahr, so daß der Verlust, den der Kuckuck verursachen würde, verhältnismäßig sehr hoch wäre. Da aber für die nächste Generation nicht die gescheiterten Bruten, sondern die erfolgreichen zählen, kann die Abwehr schwierig entwickelt werden. Denn die nicht parasitierten bringen ja ihre Brut (abzüglich der üblichen Verlustquoten) durch! Nur wenn die potentiell parasitierbaren aufgrund ihrer effizienten Abwehr mehr Junge als nicht parasitierte großziehen können, gelingt es dieser Gegen-Anpassung, sich in der Population durchzusetzen. Für die Wirtsvögel liegen daher die Verhältnisse bezüglich der „Gegenselektion“ erheblich ungünstiger als für den Kuckuck. Die Folge davon ist, daß der Kuckuck ein viel perfekteres Parasitierungssystem entwickeln konnte, als die Wirte ein Abwehrsystem. Tatsächlich setzt dieses auch in ganz anderen Bereichen, etwa beim „Hassen“ auf den Kuckuck an!

6.2 Direkte Auseinandersetzung zwischen Kuckuck und Wirten

Feinunterscheidungen der Eigröße, -form und -zeichnung sind außerordentlich schwierig. Davon kann sich überzeugen, wer Serien von Singvogeleiern vergleicht. Daß die Singvögel dies besser können sollten, setzte möglicherweise zu viel Unter-

scheidungsvermögen voraus. Nur ganz wenige Arten schaffen dies, und selbst bei jenen, die wie der Fitis Kuckuckseier ablehnen, ist nicht zweifelsfrei, ob dies allein wegen des Unterschiedes zu den eigenen Eiern geschieht, oder ob es beispielsweise doch auch in starkem Maße davon abhängt, daß das Eindringen des viel größeren Kuckucks in das backofenförmige Fitisnest an diesen Veränderungen hervorruft oder daß die Fittisse den Kuckuck direkt beobachten. Im Interesse der Nestfeindvermeidung können sich die meisten Vogelarten wohl eine gründliche „Überprüfung“, ob in ihrem Nest auch tatsächlich die eigenen Eier liegen, nicht leisten.

Die Auseinandersetzung zwischen Kuckuck und Wirtsvögeln setzt vielleicht deswegen an einer anderen Stelle an: an der Abwehr des Kuckucks aus dem eigenen Brutrevier. Die meisten Kleinvögel beginnen auf ihn zu „hassen“, sobald sie ihn entdecken. Das dürfte das Kuckucks-♀ von der intensiven Suche nach Nestern, die sich im richtigen Stadium befinden, abhalten. Nähert es sich einem Nest und wird bemerkt, so erfolgen in der Regel heftige Angriffe der Wirtsvögel.

Steht damit die ungewöhnliche Zeichnung des Kuckucks in Zusammenhang? Und vielleicht auch die Ausbildung einer braunen Phase, die zwar auch beim ♂ auftreten kann, in der Regel aber wohl beim ♀ vorherrscht, auch wenn sie gebietsweise recht selten sein kann.

Die „Sperberung“ des Kuckucks verstärkt zweifellos den greifvogelartigen Eindruck – und täuscht damit eine Gefährlichkeit vor, die überhaupt nicht gegeben ist. Der Kuckuck kann sich weder mit Krallen, noch mit dem Schnabel nennenswert verteidigen.

Im Vergleich zum ♀ verhält sich das ♂ nicht so scheu und zurückgezogen. Vielleicht lenkt es dabei die Angriffe der Singvögel auf sich und ermöglicht dadurch dem ♀ einen um so leichteren Zugang zu den Wirtsvogelnestern? Das wäre eine überprüfbare Möglichkeit und könnte den „Gegenzug“ gegen das Anhasen darstellen.

6.3 Ursache der Evolution des Brutparasitismus

Der bisher skizzierte, vorstellbare Verlauf der Entwicklung des Brutparasitismus beim Kuckuck beinhaltet weder „Sprünge“ noch Anforderungen, die von den Rahmenbedingungen her als unwahrscheinlich abgetan werden könnten. Das Modell steht in ganz gutem Einklang mit den Vorstellungen und Überlegungen anderer Autoren (HAMILTON & ORIAN 1965, PAYNE 1977). Der Übergang von nicht-parasitischem zu parasitischem Brutverhalten erfolgt in diesem Modell kontinuierlich und läßt phylogenetisch ein mehr oder minder langes, zeitliches Nebeneinander beider Formen der Fortpflanzung zu, bis sich der Brutparasit quantitativ durchsetzt und die nicht-parasitische Ausgangsform verdrängt. Das Modell setzt auch nicht voraus, daß der Beginn nur einmal (rein zufällig) stattfand, und alle weitere Entwicklung von diesem singulären Ereignis abhängt – im Gegenteil! Die Umstellung in der Kuckuckspopulation konnte auf breiter Front erfolgen, da keine diesbezüglich einschränkenden Rahmenbedingungen angenommen werden müssen.

Was war aber dann die Ursache dieser Umstellung? Warum konnte es überhaupt dazu kommen? Warum mußten gleich in den allerersten Phasen dieser Entwicklung damit Selektionsvorteile verbunden sein? Wäre dies nicht der Fall gewesen, hätte das zufällig entstandene Verhalten auch wieder nach den Zufallswahrscheinlichkeiten verschwinden sollen. Die „Überlebenswahrscheinlichkeit“ ohne massive Selektions-

vorteile wäre zu gering, standen doch den ersten sich so verhaltenden Kuckucken Zigtausende „normaler“ gegenüber! Das ist das eigentliche Kernproblem der Kuckucksevolution. Gibt hierzu das Modell, welches den möglichen Ablauf der Entwicklung skizziert, einen Anhaltspunkt? Ich meine ja!

Die Überlegungen setzen wiederum beim Eierfressen an. Warum macht das Kuckucks-♀ dies? Wahrscheinlich weil es diese zusätzliche Nahrungsversorgung nötig hat. Doch ist dies nicht ungewöhnlich für einen Vogel unmittelbar zu Beginn der eigenen Fortpflanzungszeit? Sollten die Weibchen nicht generell genügend Reserven zur Eiproduktion besitzen? Bei den Wirtsvogelarten ist dies ganz offensichtlich der Fall. Warum nicht beim Kuckuck?

Die Antwort findet sich in der Art der Nahrung. Die Kuckucke fressen die sonst von den Singvögeln verschmähten, dicht behaarten Raupen. Auch schlecht schmeckende oder giftige Schmetterlinge, wie die Weiße Tigermotte (*Spilosoma menthastris*), die immerhin pro Gramm Trockengewicht 700 Mikrogramm Histamine und 80–100 Mikrogramm Acetylcholin enthält (ROTHSCHILD 1963, REICHHOLF 1977), werden genommen. LÖHRL (1979) meint daher zurecht, daß die Kuckucke nach Angebot fressen und nicht etwa die behaarten Raupen bevorzugen. Aber warum machen diese dann einen großen Anteil in ihrer Nahrung aus? Warum verzehren sie nicht auch, wie andere Insektenfresser, die ungiftigen, nicht behaarten Raupen. Es handelt sich ja um die gleiche Jahreszeit, in der beide, der Kuckuck wie seine Wirte, die Nahrung suchen.

Liegt dies daran, daß der unspezialisierte, im Vergleich zu den insektenfressenden Singvögeln viel schwerere Kuckuck einfach nicht genügend von den „gut schmeckenden“ Insekten abbekommt, weil diese von den insektenfressenden Singvögeln ausgebeutet werden? Die Befunde von LÖHRL (1979) deuten sehr stark in diese Richtung. Auch die Feststellung, daß die flüggen Jungkuckucke Schwierigkeiten haben, zuzufressen, steht damit in Einklang.

Mit anderen Worten: Vermindert die nahrungsökologische Konkurrenz der Singvögel das für den Kuckuck noch verwertbare Nahrungsangebot auf ein so geringes Maß und drängt es ihn in solche Extrembereiche (behaarte Raupen, giftige Falter) hinein, daß das Angebot zwar noch für das eigene Überleben, nicht mehr aber für die erfolgreiche Jungenaufzucht ausreicht? Die Konkurrenten sind die Singvögel – und sie sind es auch, die mit ihrer artspezifischen Nahrung den Jungkuckuck großziehen! Jungkuckucke erhalten genau die Nahrung nicht, von der die Alten leben: haarige Raupen und giftige Schmetterlinge.

Dieser Befund erlaubt die Entwicklung eines zweiten Modells, welches die Ursache für die Evolution des Brutparasitismus bei den Kuckucksvögeln beschreibt. Es ist in Abb. 1 schematisch zusammengefaßt.

Die Kuckucke sind eine stammesgeschichtlich sehr alte Gruppe der Nichtsingvögel, die zusammen mit den Turakos die Cuculiformes bilden. Sie zählen zu den morphologisch am wenigstens spezialisierten Vogelgruppen überhaupt und dürften in vielen Merkmalen den ganz ursprünglichen Vögeln sehr nahe stehen. Sie waren (und sind es bis heute!) primäre Insektenfresser und Baumvögel! Solange es keine Singvögel gab, hatten sie keine Konkurrenz und ihre einfachen Fangmethoden zur Erbeutung der Insektennahrung reichten aus.

Mit der Herausbildung der Singvögel erhielten sie massive Konkurrenz ungleich besser angepaßter Insektenfresser; ebenfalls Baumvögel und mit erheblich höherer Effizienz beim Insektenfang (verminderte Körpergröße, verbesserte Turnfähigkeit im

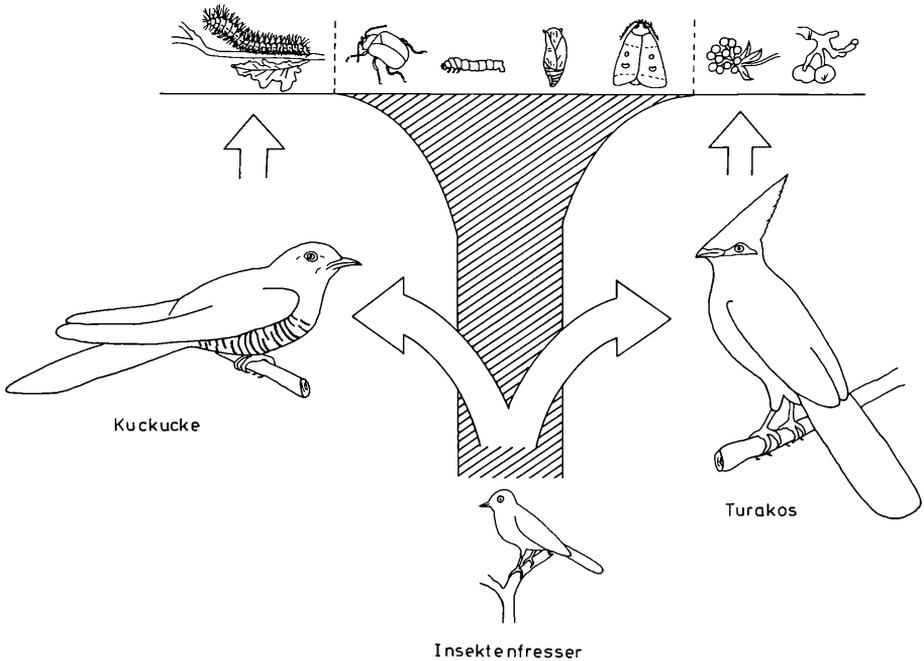


Abb. 1

Modell der Verdrängung der primär insektivoren Kuckucksvögel in die nahrungsökologischen Randbereiche harter und haariger Insekten (Kuckucke) und Früchte (Turakos) durch die aufkommenden insektenfressenden Singvögel. – *Model of competitive displacement of the originally insectivorous Cuculiformes by the modern oscines and splitting into the true cuckoos (Cuculidae), which prey upon hard and hairy insects, and the turacos (Musophagidae), which feed upon fruits.*

Zeichnung R. DIESENER.

Geäst, spezialisierte Beine und Schnäbel sowie Flugtechniken!). Die rasche Evolution der Singvögel drängte die Kuckucksgruppe in ihre nahrungsökologischen Extrembereiche auseinander: die Turakos zu den Früchten (sie blieben daher notwendigerweise auf den Tropenbereich beschränkt und konnten sich nicht in die saisonalen Klimate der gemäßigten Breiten ausdehnen!) und die Kuckucke zu den für die kleinen, empfindlichen Singvögel nicht zu bewältigenden Insekten mit harten Panzern oder langen, giftigen Haaren (die sich wegen dieses Schutzes auch verhältnismäßig langsam bewegen und leicht erbeuten lassen!). Ein wesentlicher Teil der Kuckucke (Cuculidae), nämlich mehr als die Hälfte der Arten, ernährt sich und ihre Jungen nach wie vor von diesen extremen Insektengruppen und erbeutet diese hauptsächlich in der offenen oder aufgelockert bewachsenen Landschaft („Bodenkuckucke“), aber nicht mehr in ihrer angestammten Heimat, den Bäumen. Nur bei relativ hoher Abundanz dieser Insekten und bei entsprechend dauerhaftem Angebot lassen sich damit – in Verbindung mit Enthäutungstechniken oder sonstiger Bearbeitung (vgl. LÖHRL 1979) – Junge großziehen. Oft scheint dazu die gemeinschaftliche Anstrengung mehrerer Gruppen- oder Schwarmmitglieder (Kommunales Brüten) notwendig zu sein. Andererseits weisen gerade die insektenfressenden Singvögel im tropisch-subtropischen Savannenbereich

nur geringe Häufigkeitsanteile (REICHHOLF 1980) in der Gesamtavifauna auf, während sie in den insektenreichen, sommergrünen Laubwäldern der gemäßigten Breiten ihr Maximum der Entfaltung (sowohl im Hinblick auf Artenzahl als auch auf die Gesamtsiedlungsdichte) erreichen. Hier sollte also die nahrungsökologische Konkurrenzsituation mit den Kuckucken am größten sein – und hier finden sich auch die ausschließlich parasitischen Arten!

Das Eiersuchen der Kuckucks-♀ bekommt unter diesen Aspekten die entscheidende Funktion, nämlich die eigene Eiproduktion zu sichern und zu fördern, nachdem das normale Nahrungsangebot hierfür kaum ausreicht oder die speziell benötigten Komponenten in der Nahrung in hinreichendem Maße zur Verfügung stellt. Es ist dies die einzige vorstellbare Methode, rasch genug an hochwertige Eiweißnahrung heranzukommen! Daher muß auch die geringe Eigröße des Kuckucks keineswegs von vornherein als sekundäre Anpassung an die Wirtsvogel-Eigröße interpretiert werden, sondern es könnte auch umgekehrt sein. Die geringe Eiweißversorgung ließ gar keine größeren Eier zu! Die reduzierte Eigröße läßt sich daher auch als Präadaptation verstehen.

Wenn nun unter diesen nahrungsökologischen Ausgangsbedingungen die frühen nichtparasitischen Kuckucke mit der Eigenversorgung der Brut in dem Maße in Schwierigkeiten kamen, in dem sich die Singvögel differenzierten und an Häufigkeit zunahmen, dann mußten zwangsläufig mit den in Singvogelnestern verlegten Eiern große Überlebensvorteile gleich von Anbeginn verbunden gewesen sein. Denn da aus den geschilderten Gründen ein sofortiges Abwehrverhalten der Singvögel äußerst unwahrscheinlich war, bekamen die geschlüpften Jungkuckucke eine qualitativ und quantitativ bessere Versorgung. Damit konnte die Entwicklung anlaufen und stets die Verstärkung über die Rückkoppelung erfahren, die sich aus jeder noch so feinen weiteren Anpassung in diese Richtung ergab. Nur mit dieser Methode konnten jene Kuckucksvögel, die in ihrem primären Lebensraum blieben, die Nahrungsversorgung der Jungen sichern und verbessern. Mit steigender Eizahl der Kuckucks-♀ steigerte sich entsprechend auch der Überlebensvorteil (Fitness), was wiederum nur möglich wurde durch die Abkehr von der Territorialität und die umfangreiche Suche nach Eiern durch das Weibchen. Der „Preis“ dieser Überlebensstrategie: Die Kuckucke und ihr Brutparasitismus müssen selten genug bleiben, um sich mit einer Überbeanspruchung der Wirtsarten nicht selbst auszulöschen. Der Brutparasitismus ist daher zwar eine evolutionär stabile, aber keine optimale Strategie.

Dieses nahrungsökologische Konkurrenzmodell der Evolution des Brutparasitismus erlaubt die widerspruchsfreie Kombination der vorliegenden Befunde zur Fortpflanzungsbiologie und zum Verhalten des europäischen Kuckucks und gibt, das erscheint als entscheidender Aspekt, einen stark genug wirkenden Selektionsdruck an, der die Entwicklung eines derartigen Verhaltens verursachen konnte. Wie die zitierten Befunde von LÖHRL (1979) zeigen, hält es durchaus auch der Überprüfung an wichtigen Punkten der Biologie von *Cuculus canorus* stand. Allgemein treten brutparasitierende Kuckucke dort besonders oder ausschließlich auf, wo sich die Domänen der Singvögel befinden. Bei den tropisch-altweltlichen *Chrysococcyx*-Kuckucken zeigt sich sogar eine Reduktion der Körpergröße auf das Niveau der insektenfressenden Singvögel (14–23 cm Körperlänge; vgl. FRIEDMANN 1968); ein Prozeß, der die Problematik der Versorgung mit Insektennahrung in den Tropen auch für Singvögel widerspiegelt. Dort ist während der Brutzeit das Nahrungsangebot an Insekten, die über wenige Schutz- und Abwehrstoffe verfügen, viel geringer als in den gemäßigten Breiten. Deshalb „lohnt“

sich auch für viele Arten und ungezählte Individuenmengen von Insektenfressern der weite Zug in die Brutgebiete aus den tropisch-subtropischen Winterquartieren!

7. Ausblick

Beide Teil-Modelle der Kuckucksevolution betreffen das Problem des Brutparasitismus ganz allgemein, und nicht allein die Entstehung von *Cuculus canorus*. Sie sollten daher Generalisierungen zulassen, die anhand anderer Arten und Situationen überprüfbar sind. Diese Überprüfbarkeit ist gegeben und die Modelle sind damit prinzipiell falsifizierbar.

Zieht man Vergleiche mit der Literatur (z. B. HAMILTON & ORIANI 1965, MAKATSCH 1955 und PAYNE 1977), so ergeben sich in der Tat interessante und aufschlußreiche Ansätze. Einer sei beispielhaft herausgegriffen, weil er ein ebenfalls besonders weit entwickeltes System von Brutparasitismus betrifft: die Honiganzeiger.

Diese Verwandten der Bartvögel ernähren sich neben verschiedenen Großinsekten und Früchten besonders von Bienenwachs, das sie mit Hilfe symbiontischer Mikroben (*Micrococcus*) verdauen können. Es wäre schwer vorstellbar wie Wachs sogleich an frisch geschlüpfte Jungvögel verfüttert werden könnte. Andererseits besitzen die Honiganzeiger – ähnlich wie die Kuckucke – keine spezialisierten Schnäbel (sie gehören zur Großverwandtschaft der Spechtartigen). Beim Schwarzkehl-Honiganzeiger ist Eirraub bekannt (BERNDT & MEISE 1960)! Die Entsprechung zu den Kuckucken ist offensichtlich und die Parallelität der Anpassungsstrategie nicht zu übersehen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Brutparasiten aus der Singvogel-Gruppe. Stärlinge und Witwen benutzen relativ enge Verwandte (insbesondere die Witwen) als Wirtseltern. Die Anpassungen entspringen daher dem gleichen oder relativ nahe verwandten Ausgangsbestand. Doch in beiden Gruppen zeigen sich erstaunliche Parallelen zur Kuckucksituation: Ihre Jungen werden von anderer Nahrung versorgt als die Altvögel. Die Stärlinge (Icteridae) benutzen auch etwas weiter entfernt verwandte, insektenfressende Singvögel als Wirte und können offenbar lokal deren Bestände vermindern (BRITTINGHAM & TEMPLE 1983). Die Witwen (Viduinæ) sind mit ihren Webervogel-Wirten sicher noch ziemlich nahe verwandt. Die Studien von NICOLAI (1970) zeigen die Feinheiten der Anpassung, die jedoch wohl nicht zuletzt deswegen so weit gedeihen konnten, weil sich die Parasit-Wirt-Arten systematisch so nahe stehen. Es wäre gewiß sehr aufschlußreich, die nahrungsökologische Situation dieser Brutparasiten-Systeme näher zu untersuchen.

Für die Beurteilung der Hypothesen zur Verursachung des Brutparasitismus sei abschließend noch ein kurzer Exkurs zu den anderen Waldvogelgruppen der Nichtsingvögel gestattet. Die Ordnung der Kuckucksvögel (Cuculiformes) ist fossil bekannt seit dem Oligozän. Systematische Beziehungen werden zu den Großfußhühnern, Fasanen und zum Hoatzin angenommen (BERNDT & MEISE 1960). Zur Gruppe der ursprünglichen Baumvögel zählen aber zweifellos auch die Tauben, die Spechte und die Racken.

Bei den Tauben lassen sich grob zwei Großgruppen unterscheiden, deren Evolution ebenfalls in Zusammenhang mit der Ausbreitung der Singvögel stehen könnte: die Fruchtfresser und die Körnerfresser. Die Fruchttauben blieben, ähnlich wie die Turakos, in den Wäldern, während die körnerfressenden Tauben in die offene Landschaft auswichen. Zur Versorgung ihrer nur 2(!) Jungen pro Brut produzieren sie eine beson-

dere Kropfmilch. Auch sie benötigten also im Zuge ihrer eigenen nahrungsökologischen Umstellung (man kann als sicher annehmen, daß die eigentlichen Urvögel Insektenfresser waren!) eine Ersatzmethode für die Jungenaufzucht. Die stärkereiche Samennahrung erlaubt die Kropfmilchbildung; ein physiologischer Vorgang, der wahrscheinlich mit der energieärmeren Großinsektennahrung nicht möglich wäre. Viele Tauben entsprechen mit ihrem undifferenzierten Körperbau (einfache Schnäbel und Füße, länglich-schlanke Körper der „Kuckucksgewichtsklasse“) den parasitischen Kuckucken!

Bartvögel und Spechte nahmen dagegen einen anderen Weg der Entwicklung. Sie spezialisierten sich im Körperbau und erschlossen damit nahrungsökologische Nischen, die den Singvögeln bis heute weitestgehend verschlossen sind. Die Racken wichen auf die offene Landschaft aus.

So etwa könnte man sich in sehr geraffter Form das Szenario vorstellen, das mit dem Auftauchen der Singvögel eine neue Phase der ökologischen Einnischung der Waldvögel mit sich brachte. Dieser Vorgang dürfte sich während des Miozäns abgespielt haben (BRODKORB 1971).

Woher die Singvögel selbst kommen, liegt noch völlig im Dunkel. Die Eiweißuntersuchungen (SIBLEY & AHLQUIST 1972) bieten wenig konkrete Ansatzpunkte und rücken die Singvögel, wie auch andere Autoren, in die Nähe der Spechte. Nun sind aber Spechte zweifellos stark abgeleitete Formen und bestimmt nicht als unmittelbare Vorläufer der Singvögel zu verstehen. Dazu ist ihr Spezialisierungsgrad viel zu hoch. Eher kann man sie als Parallelentwicklung ansehen (was mit dem oben angedeuteten Szenario des Auffächerns der primären Waldvögel in die verschiedenen Anpassungsgruppen beim Auftauchen der Singvögel in Einklang stünde!).

Vergleicht man die Angaben von BERNDT & MEISE (1960), so ergeben sich die meisten Übereinstimmungen mit den Kuckucksvögeln. Cuculiformes wie Oscines sind primäre Baumvögel, deren Junge sperren. Sie besitzen vier Zehen, die in gleicher Höhe am Lauf entspringen, tragen eutaxische Flügel und die Jungen sind Nesthocker, die mit geschlossenen Augen schlüpfen. Der aegithignathe Kieferbau der Singvögel gilt nicht als ausschließendes Merkmal, weil bei den Nachtschwalben beide Formen, Aegithignathie wie Desmognathie vorkommen (BERNDT & MEISE 1960). Der „Zweigsitzfuß“ beider Gruppen kann als plesiomorphes Merkmal gewertet werden (primäre Baumvögel). Bleibt die spezielle Entwicklung des Kehlkopfes, der Syrinx, bei den Singvögeln; ein hochgradig abgeleitetes Merkmal (Apomorphie bezüglich anderer Vogelgruppen), das aber zumindest akustisch bei den Kuckucken eine gewisse Entsprechung (wenn nicht „Vorgabe“) in der Fähigkeit zur Produktion klangvoller und klangreiner Rufe besitzt. Es erscheint daher durchaus denkbar, daß die Singvögel der gleichen Wurzel wie die Kuckucksvögel entspringen und mit ihnen vieles gemeinsam haben, was den langen Anpassungsprozeß erleichterte. Je näher verwandt, desto schärfer dürfte die nahrungsökologische Konkurrenz zu Beginn der evolutionären Auseinandersetzung gewesen sein. Weitere Forschungen über den Ursprung der Singvögel müssen zeigen, ob diese Annahmen haltbar sind.

Zusammenfassung

Neuere Ergebnisse zur Biologie des europäischen Kuckucks *Cuculus canorus* zeigen, daß für das Weibchen der Verzehr von Singvogeleiern eine wichtige, vielleicht unentbehrliche Zusatznahrung darstellt. Von diesem Befund und der sonstigen Nahrungswahl ausgehend wird zunächst ein Modell zum Ablauf der Entwicklung des brutparasitischen Verhaltens beim Kuckuck entwickelt. Als wichtigste erste Schritte werden die Suche nach fremden Nestern (primär um Eier herauszuholen), das Verlegen in solche Nester, die Unfähigkeit der betroffenen Singvögel, rasch genug darauf reagieren zu können und die mit diesem Verhalten des Kuckucks-♀ ansteigende Eizahl erachtet. Die übrigen Spezialanpassungen können dann Zug um Zug entwickelt werden. Von Anfang an verband sich mit solchem Verhalten ein großer Selektionsvorteil, weil die spezifische Nahrung der Altkuckucke für die Jungenaufzucht nicht geeignet ist. Im zweiten Modell wird die Nahrungskonkurrenz mit den Singvögeln um die bessere, energetisch günstigere Insektennahrung herausgearbeitet. Das Aufkommen der Singvögel im Miozän sollte den entscheidenden Selektionsdruck für die weitere Differenzierung der alten, primären Baumvögel (vgl. Abb. 1) hervorgerufen und die Kuckucke zum Teil aus dem Wald heraus in die offene Landschaft und auf harte, haarige Großinsekten abgedrängt haben, zum Teil aber (die Cuculinae) die rasche Entwicklung brutparasitischen Verhaltens als Alternativstrategie zur Jungenaufzucht mit geeigneter Nahrung verursacht haben. Die Singvögel selbst stammen möglicherweise aus einem primitiven Grundstock, dem auch die Kuckucksvögel angehörten.

Summary

Evolution of Brood Parasitism in the Cuckoo *Cuculus canorus*

Recent results concerning the biology of the European Cuckoo *Cuculus canorus* indicate a high importance of egg feeding in the nutrition of the female during the egg laying period. Based on this fact and the general type of food a first model for the evolutionary course of the development of brood parasitism is discussed. The most important primary steps should have been the search for songbird nests (in order to obtain eggs for food), the casual laying into such nests, the inability of the songbirds to react promptly, and the substantial increase in egg production of the females extending this kind of behaviour. The other special adaptations may have been developed later on step by step. Since the food of adult cuckoos is not suited for nestlings, already the first steps in the development must have been highly successful in increasing the female's fitness. The second model develops a scenario for the ultimate causes of the evolution of brood parasitism in the cuckoos. The arrival of the oscine songbirds on the scene early in the Miocene must have caused considerable changes in the general ecological positions of the different kinds of primary 'tree birds' (cf. fig. 1), which were split up into the fruit eating turacos (Musophagidae) and the cuckoos. The latter partly were driven out to the open woodland and savannas where they feed upon hard and hairy insects, the remaining less than half of the species, also restricted in their feeding niches to hairy caterpillars, became brood parasites because of their inability to feed their own young with the hardy type of food left over by the competitively superior insectivorous songbirds. They made the choice for the alternative strategy. Competition may have been, therefore, the real ultimate cause for the development of brood parasitism. The origin of the songbirds is still quite uncertain. Perhaps they arose from a primitive stock from which the cuckoos were also coming from. Many features indicate this old phylogenetic relationship.

Literatur

- BERNDT, R. & W. MEISE (1960): Naturgeschichte der Vögel. Bd. 2. Kosmos, Franckh'sche Verlags-
handlung, Stuttgart.
- BRITTINGHAM, M. C. & S. A. TEMPLE (1983): Have Cowbirds caused forest songbirds to decline?
BioScience 33: 31–35.
- BRODKORB, P. (1971): Origin and Evolution of Birds. Avian Biol. 1 (D. S. FARNER & J. R. KING eds.):
19–55. Academic Press, London et al.
- FRIEDMANN, H. (1968): The evolutionary history of the avian genus *Chrysococcyx*. United States
Nat. Mus. Bull. 265.
- HAMILTON, W. J. III & G. H. ORIANI (1965): Evolution of brood parasitism in altricial birds. Con-
dor 67: 361–382.
- LÖHRL, H. (1979): Untersuchungen am Kuckuck, *Cuculus canorus* (Biologie, Ethologie und Mor-
phologie). J. Orn. 120: 139–173.
- MAKATSCH, W. (1955): Der Brutparasitismus in der Vogelwelt. Neumann Verlag, Radebeul und
Berlin.
- NICOLAI, J. (1970): Elternbeziehung und Partnerwahl im Leben der Vögel. Piper Verlag, München.
- PAYNE, R. B. (1977): The ecology of brood parasitism in birds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 1–28.
- REICHHOLF, J. (1977): Mimikry beim Bärenspinner *Spilarctia lubricipeda* L. (Lepidoptera, Arctii-
dae). Spixiana 1: 41–44.
- — (1980): Komponenten des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna. Verh. orn. Ges.
Bayern 23: 371–385.
- ROTHSCHILD, M. (1963): Is the Buff Ermine (*Spilosoma lutea*) a mimic of the White Ermine (*Spilo-
soma lubricipeda*)? Proc. Roy. Ent. Soc. Lond. (A) 38: 159–164.
- SIBLEY, C. G. & J. E. AHLQUIST (1972): A comparative study of the egg white proteins of non-passe-
rine birds. Bull. 39. Peabody Mus. Nat. Hist, Yale Univ., New Haven, Conn.
- WILSON, E. O. (1975): Sociobiology. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- WYLLIE, I. (1981): The Cuckoo. Batsford, London.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1B, 8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [23_5-6_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef

Artikel/Article: [Die Evolution des Brutparasitismus beim Kuckuck *Cuculus canorus* 479-492](#)