

Ann. Naturhist. Mus. Wien	88/89	B	171-180	Wien, November 1986
---------------------------	-------	---	---------	---------------------

Zur Dynamik und Funktion von Vogelrevieren

VON ERICH RUTSCHKE¹⁾

Manuskript eingelangt am 2. Dezember 1985

Zusammenfassung

In der Ornithologie übliche Definitionen für „Revier“ und „Territorium“ betonen die mit diesen Begriffen verbundene statische Komponente. In der Sicht des Autors dominiert nicht Stabilität sondern Dynamik und Veränderung. Form, Größe und Begrenzung von Revieren wandeln sich sowohl innerhalb einer Fortpflanzungsperiode als auch in aufeinanderfolgenden Jahren. Nicht das beständige, sondern das sich ändernde Revier ist die Regel.

Territorialität bei Vögeln ist zwangsläufig Folge der Fortpflanzungsspezifika. Unterschiede in den Formen der Revierbildung lassen sich aus Verschiedenheiten der Nahrungsbeschaffung für die Jungvögel erklären.

Auffassungen über genetisch programmierte „mittlere Reviergrößen“ wird entgegengesetzt.

Summary

In ornithology the definitions used for "Revier" and "territory" emphasize a static component connected with these terms. From the authors point of view in territories of birds don't dominate stability but dynamics and changes. Pattern, size and borders of territories change during the breeding season as well as in following years. The rule is not the continuous but the changing territory.

Territoriality in birds is the constrained consequence of the speciality in reproduction. The differences in the manner of territories are caused by different foraging strategies during the breeding season.

There is no evidence for so-called genetic controlled sizes of territories.

1. Einleitung

Die Bindung vieler Vögel an ein bestimmtes Gebiet, ein Revier, in dem sie für längere Zeit immer wieder anzutreffen sind, ist ein dem Fachmann wie dem Laien gut bekannter Sachverhalt. Auf den ersten Blick ist daran nichts Besonderes zu finden. Das ändert sich, wenn man versucht, den Begriff „Revier“ oder den eng damit verwandten Begriff „Territorialität“ zu definieren. In der Ornithologie ist der Begriff Revier seit langem eingeführt und die Diskussion über Inhalt und Funktion, die auf ALTUM (1869) zurückgeht, wurde immer wieder aufgenommen (bspw. HOWARD 1920; NICE 1941; BROWN 1969; STEPHAN 1976; HINDE 1956; PETERS 1962). Trotzdem ist es bisher nicht gelungen, zu einer verbindlichen Definition zu

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ERICH RUTSCHKE, Zentrale für die Wasservogelforschung der DDR an der Pädagogischen Hochschule „Karl Liebknecht“ Potsdam, DDR-1500 Potsdam-Sanssouci, Villa Liegnitz.

gelangen. Bei SCHWERTFEGER (1968) heißt es: „Wir sprechen von Territorialverhalten, wenn ein Individuum oder eine Gruppe von Individuen einen bestimmten Raumausschnitt in Besitz nimmt und gegen Artgenossen verteidigt. Dieser Raumausschnitt wird als Territorium oder Revier bezeichnet. Nach der sozialen Gruppe, die das Revier beansprucht, lassen sich Individuen-, Familien- und Sippenterritorien, nach der Dauer ihres Bestehens permanente und temporäre Territorien unterscheiden.“

BERNDT & WINKEL (1977) setzen die Begriffe Revier und Territorium gleich: „Ein von einem Individuum oder einem Paar (Familie oder Sippe) bewohntes Gebiet, das gegen Artgenossen verteidigt wird.“ IMMELMANN (1982) definiert: „Verteidigtes Wohngebiet, Eigenbezirk. Als Revier oder Territorium wird ein ‚selektiv verteidigtes Wohngebiet‘ bezeichnet, d. h. ein Areal, in dem die Anwesenheit seines Bewohners die gleichzeitige Anwesenheit von gleichgeschlechtlichen Artgenossen (mit Ausnahme der eigenen Jungtiere) oder – bei Einzelrevieren – von allen Artgenossen (gelegentlich auch Artfremden) ausschließt. Die beiden Begriffe sind an sich gleichbedeutend, doch hat sich im säugetierkundlichen Schrifttum die Bezeichnung Territorium, in der ornithologischen Literatur dagegen der Begriff Revier stärker eingebürgert.“

IMMELMANN'S ausführliche Definition führt zu einer Einengung des Begriffs durch die geforderte Abwesenheit von gleichgeschlechtlichen Artgenossen oder Tieren der gleichen Art. In ähnlicher Weise wie durch IMMELMANN wird der Begriff durch BROWN & ORIAN (1970) gehandhabt. Bei BROWN (1975) heißt es: „Ein Territorium (im Sinne von Revier E. R.) ist ein begrenzter Ausschnitt des Lebensraumes, der mit Hilfe einer Kombination aus Markier-, Droh- und Angriffsverhalten gegen Eindringlinge verteidigt wird.“ KREBS & DAVIES (1981) sehen ein Revier als gegeben, „wenn Individuen oder Gruppen von Tieren weiter voneinander entfernt sind, als es von einem zufälligen Besatz des Habitats her zu erwarten wäre.“ Diese stark von den anderen abweichende Definition hat ihre Begründung in der hinter ihr stehenden soziobiologischen Denkweise der Autoren.

In den meisten Definitionen ist der zeitliche Aspekt, der temporäre Charakter des Revierbesitzes, vernachlässigt, was zu Mißverständnissen geradezu einlädt, denn aus kurz- oder langdauernder Bindung an ein Revier ergeben sich erhebliche Konsequenzen für die gesamte Lebensweise.

Der Extremfall lebenslänglicher, ganzjähriger Bindung an ein bestimmtes Revier ist bei Vögeln jedoch nur selten realisiert, beispielsweise beim Waldkauz (*Strix aluco*). In der Regel erfolgt die Bindung temporär. Nur ausnahmsweise reicht sie über mehr als eine Brutperiode hinweg und im Extremfall dauert sie nur wenige Tage wie bei Vogelarten mit Gruppenbalz (Kampfläufer, Birkhahn, Großtrappe u. a.).

2. Abgrenzung und Größe von Vogelrevieren

Der zu einem Vogelrevier gehörende Raum ist für uns unsichtbar, selbst die in Form von Duftmarken gezogenen Grenzen der Reviere vieler Säugetiere bleiben

uns verborgen. Nur durch die Beobachtung des Verhaltens lassen sich die Grenzen ermitteln, wobei dem Gesang und der Verteidigung besondere Bedeutung zukommen. Die reviermarkierende Wirkung des Gesanges ist experimentell erwiesen worden, indem männliche Kohlmeisen aus ihren Revieren entfernt und der artspezifische Gesang durch Lautsprecher imitiert wurde. Zur Kontrolle wurde nur ein neutraler Pfeifton abgespielt. Reviere, in denen der Kohlmeisen-Gesang ertönte, blieben wesentlich länger unbesetzt als die Kontrollreviere (KREBS & DAVIES 1981). Experimentiert wurde ferner mit Revierinhabern, die nach Durchtrennen der den Syrinx versorgenden Hypoglossalnerven stumm waren im Vergleich zu scheinoperierten Vögeln. Reviere mit stummen Besitzern waren schneller besetzt als die Kontrollreviere.

Trotzdem ist für viele territoriale Vogelarten nicht bekannt, wie sie ihr Revier markieren. Bei Bekassinen soll der „Meckerflug“ der Reviermarkierung dienen, weil regelmäßige Meckerflüge stets über denselben Flächen stattfinden. Nicht selten sammeln sich jedoch an bestimmten Stellen mehrere Tiere zu derartigen Flügen, was gegen Revierbegrenzung mit Hilfe des „Meckerfluges“ spricht. In den meisten Fällen ist die gut erkennbare individuelle Markierung eine Grundvoraussetzung für derartige Untersuchungen. Aus dem Gesang und aus Stimmäußerungen anderer Art sowie aus Kämpfen mit Artgenossen lassen sich zwar Anhaltspunkte für die räumliche Begrenzung eines Reviers gewinnen, dessen reale Beschaffenheit läßt sich jedoch nur ermitteln, wenn das Aufenthaltsgebiet in langwieriger Beobachtung des Vogels genau kartiert ist.

Die mit derartigen Untersuchungen verbundenen Schwierigkeiten resultieren nicht nur aus dem enormen zeitlichen Aufwand, sondern auch aus der extrem unterschiedlichen Strukturiertheit, die Vogelreviere haben können. Die relative Gleichförmigkeit von Goldammer-Revieren in einer offenen Landschaft sind Ausnahmen, nicht aber die Regel. Ganz anders strukturiert sind die Reviere des Mauerläufers (*Tichodroma muraria*). Sie erstrecken sich in horizontaler und vertikaler Richtung und sind der Struktur der Umgebung angepaßt (Felsen, Bachschluchten). Bei der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) fand GRULL (1981) Reviergrößen zwischen 1280 m² und 19.480 m², wobei die kleinen Reviere immer einen hohen Anteil nahrungsspendender Flächen haben. Die Abundanzwerte für den Weidenlaubsänger (*Phylloscopus collybita*) liegen zwischen 0,3 bis 2,5 BP/ha in Buchenwäldern und 15 bis 20 BP/ha auf Friedhöfen.

Die Flexibilität in der Reviergröße wird vielfach als Ausdruck unterschiedlicher Populationsgröße und damit verbundener Abundanzschwankungen aufgefaßt. Das ist zwar richtig, gibt aber keine Erklärung, zumal die von den Brutpaaren einer lokalen Population eingenommenen Territorien und Reviere auch dann unterschiedlich groß sind, wenn das zur Verfügung stehende Gebiet nur teilweise besiedelt ist. In der Regel wird mit Fortschreiten der Brutperiode ein immer kleinerer Teil des ursprünglichen Territoriums verteidigt.

Nicht das stabile, sondern das sich ändernde Revier ist der Normalfall. Ferner sind Verschiebungen von Reviergrenzen während der Brutzeit eher die Regel als die Ausnahme. Die damit verbundene Problematik ist von BERTHOLD (1976)

ausführlich besprochen und an zahlreichen Beispielen erläutert worden. Zum Problem der Dynamik der Reviergröße im Verlaufe einer Brutperiode tritt bei Arten, die in einer Saison mehrfach brüten, die Frage nach Übereinstimmung oder Verschiedenheit bei den Zweit- und Drittbruten. Veränderungen sind die Regel, und zwar gewöhnlich im Sinne einer Verkleinerung des ursprünglichen Reviers, weil die Gelegegröße bei Zweit- und Drittbruten und auch bei Nachbruten abnimmt, womit der Futterbedarf sinkt. Außerdem ist die Futterbeschaffung im Sommer für viele Arten unproblematischer als im Frühjahr, der Bedarf kann also in kleineren Revieren realisiert werden.

Aus dieser Problematik ergibt sich die Frage nach der Übereinstimmung der Größe und Übereinstimmung der in aufeinanderfolgenden Jahren eingenommenen Reviere. Leider konzentrierte man sich bei Untersuchungen mit farbberingten Tieren vorrangig auf das Phänomen der Orts- oder Reviertreue und ließ die räumliche Koinzidenz des Reviers vielfach unbeachtet.

Die territoriale Aufgliederung eines Biotops bleibt gewöhnlich nur während einer Brutperiode bestehen. In aufeinanderfolgenden Jahren kann die Reviergliederung sehr verschieden sein. Dafür kommen mindestens drei Ursachen in Frage: Veränderung in der Struktur (Requisitenangebot) des Biotops (niederschlagsbedingt, unterschiedlich abgestorbene Bäume und damit verändertes Höhlenangebot usw.), Zunahme oder Abnahme der Population und unterschiedliches Individualverhalten der revierverteidigenden Männchen.

Der vom Lebensraum kommende Einfluß auf Änderung in der Reviergliederung läßt sich nur dann hinreichend genau feststellen, wenn die bestimmenden Faktoren für die Ansiedlung der Art gut genug bekannt sind. Waldlaubsänger (*Phylloscopus trochilus*) kommen in Kiefernforsten nur an Stellen vor, wo sich Unterholz aus Laubbäumen befindet. Werden in einem Waldgebiet mit dem Absterben einzelner Bäume neue Bruthöhlen verfügbar (oder auch durch das Anbringen künstlicher Nisthöhlen), dann führt das in Meisenpopulationen zwangsläufig zu einer anderen Revieraufteilung, insbesondere dann, wenn das Angebot von Bruthöhlen limitierender Faktor ist.

3. Zur Vielschichtigkeit des Revierbegriffs

Allen Definitionen ist der Bezug zum Brut- und Nahrungsgebiet gemeinsam. Der Revierbegriff wird jedoch sehr häufig in Verbindung mit den verschiedensten biologischen Funktionen verwendet, was Probleme und Schwierigkeiten schafft. ENGLER (1980) unterscheidet zur Fortpflanzungszeit das Paarbildungsrevier (oft, aber nicht immer mit dem späteren Brutrevier identisch), das Brutrevier (dient der Balz, Brut, Jungenaufzucht), das Nestrevier (nächste Umgebung des Nestes; wird immer verteidigt) und das Jungenaufzuchtrevier (meist, aber nicht immer innerhalb des Brutreviers gelegen). Außer diesen mit dem Fortpflanzungsgeschehen verbundenen 4 Revier Typen werden außerhalb der Fortpflanzungszeit das Nahrungsrevier, das Überwinterungsrevier und das Übernachtungsrevier unterschied-

den. Zu den am Beispiel der Teichralle genannten 7 Reviertypen kommen bei Arten mit starker sozialer Differenzierung weitere.

Vielfach sind die Reviere des Männchens eines Brutpaares von dem der Weibchen verschieden. Beim Weidenlaubsänger befinden sich, bezogen auf Nahrungssuche und Gesang, die Reviere der Männchen von April bis Juni in der oberen Baumschicht. Die Futtersuche erfolgt zu 72–91% in dieser Schicht (KOPP 1970). Die Weibchen halten sich zur gleichen Zeit überwiegend in der bodennahen Kraut- und Strauchschicht auf. Erst wenn die Jungen geführt werden, begeben sie sich in die Straten der oberen Baumschicht, zuvor nur gelegentlich. Andererseits werden günstige Nahrungsquellen, so bspw. die sich zur Ahornblüte an den Blüten zahlreich ansammelnden Insekten auch zur Brutzeit gemeinsam genutzt. Das Revier des Weidenlaubsängers ist jedoch auch in anderer Hinsicht bemerkenswert: Es zeigt nämlich, daß das durch Singwarten begrenzte Revier mit dem verteidigten Revier nicht identisch ist. Niemand zweifelt daran, daß der durch Singwarten gekennzeichnete Eigenbezirk einem Revier entspricht. Im Sinne der eingangs genannten Definition bedeutet das jedoch eine zu weite Auslegung des Begriffs. Selbst beim Rotkehlchen, dessen Verhalten bei der Revierverteidigung zu den klassischen Beispielen der Verhaltenswissenschaft gehört, läßt sich der Revierbegriff schwerer anwenden als auf den ersten Blick zu vermuten ist. PÄTZOLD (1979) schreibt über das Revier dieser Art: „Meist deckt es sich mit dem Gebiet, in dem Nahrung gesucht wird, doch scheinen die Grenzen nicht so scharf gezogen zu sein, denn es sind zahlreiche Fälle bekannt, wo Rotkehlchen mit Minimalrevieren die Nahrung zur Aufzucht der Jungen zum Teil aus dem nachbarlichen Territorium besorgen.“ Das gleiche trifft für viele andere Singvögel zu, obwohl gerade sie es sind, die Reviere per definitionem bilden. Allerdings längst nicht alle, wie der Vergleich zwischen den revierbildenden schilfbewohnenden Rohrsängerarten und dem Seggenrohrsänger, bei denen die Weibchen lediglich die unmittelbare Nestumgebung verteidigen und die Männchen während der Brutzeit häufig umsiedeln, lehrt.

In das übliche Schema passen auch die Verhältnisse bei einigen Greifvögeln nicht. Es gibt Arten, bei denen die Umgebung des Horstes als „Horstrevier“ gut abgegrenzt ist, die Nahrungssuche jedoch in Gebieten erfolgt, in denen mehrere Brutpaare jagen. Das gilt in ausgeprägter Weise für den Rotmilan (*Milvus milvus*). Bei dieser Art kommt hinzu, daß einzelne Paare sowohl weit zerstreut brüten können, ohne daß es Überlappungen gibt, als auch „kolonieartiges“ Brüten vorkommt und die Horste in solchen Fällen weniger als 100 m voneinander entfernt stehen (WODNER 1975).

Obwohl hinlänglich bekannt, wird bei theoretischen Diskussionen immer wieder die die meisten Vogelarten betreffende temporäre Komponente der territorialen Gebundenheit (Revierbesitz) übersehen. Bei den meisten Arten ist Revierbesitz auf die kurze Phase der Fortpflanzungszeit beschränkt und ursächlich mit den Zwängen verknüpft, die aus Eibebrütung und stationärer Jungenaufzucht resultieren. Außerhalb der Fortpflanzungszeit entfällt diese Notwendigkeit und

dementsprechend ist nicht territoriale Gebundenheit, sondern Wechsel des Aufenthaltsortes und soziale Lebensweise die Regel.

4. Ursachen für Reviere und Territorialität

Über die Funktion von Vogelrevieren sind zahlreiche Vermutungen geäußert worden. BARASH (1980) führt folgende an: Bessere Ernährungsbedingungen, Verteidigung des Nestes und der Jungen, erleichterte Paarbildung, ungestörte Kopulation, Festigung der Paarbindung, verminderte Krankheitsübertragung, Begrenzung der Populationsdichte.

Revierbildung in Form der Inbesitznahme eines von einem Brutpaar verteidigten Ausschnittes des Lebensraumes tritt bei keiner anderen Tiergruppe so häufig auf wie bei den Vögeln. Die Ursachen dafür liegen in den Konsequenzen, die sich aus der Fortpflanzungsbiologie, nämlich der Bebrütung der Eier und der Aufzucht nesthockender Jungvögel ergeben. In dieser Phase sind die Tiere gezwungen, sich ortsfest zu verhalten, d. h. in Nestnähe zu bleiben. Das gilt für alle Vogelarten in gleicher Weise. Dieser „Zwang“ läßt von vornherein vermuten, daß mit dem Revierbesitz sowohl Vor- als auch Nachteile verbunden sind, jedoch immer ein Nettogewinn an Gesamtfitness (für die Population) vorausgesetzt werden darf (BROWN 1964). Dieser Denkansatz hat sich für die experimentelle Arbeit als überaus fruchtbar erwiesen. Zur Frage nach dem mit Revierbesitz verbundenen Nutzen gelangt man fast zwangsläufig, wenn man näher analysiert, wie groß die Reviere sind, welcher Aufwand zu ihrer Verteidigung getrieben wird und welche biologischen Funktionen mit ihrer Etablierung verbunden sind. Er erlaubt auch die Antwort auf die Frage, woran es liegt, daß bestimmte Arten Brutreviere bilden und andere nicht. Bei den Greifvögeln, Eulen und Singvögeln sind Arten mit Brutrevier die Regel, bei den Möwen und vielen Seeschwalben die Ausnahme. Wichtigste Ursache für die evolutive Begünstigung der einen oder anderen Richtung sind ohne Zweifel die unterschiedlichen Ernährungsbedingungen in der Phase der Bindung an das Nest. Durch die Unduldsamkeit gegenüber Artgenossen wird erreicht, daß der hohe Nahrungsbedarf zur Zeit der Jungenaufzucht in Nestnähe und ohne innerartliche Konkurrenz gedeckt werden kann.

Auf diesen Zusammenhang wird häufig hingewiesen (Lit. bei HAARTMAN, zit. in FARNER & KING 1971). Buchfinken (*Fringilla coelebs*) besiedeln nahrungsarme Nadelwälder in viel geringerer Dichte als nahrungsreiche. Selbst der Zeitpunkt der Revierbildung kann von der Verfügbarkeit von Nahrung beeinflußt sein. Damit kommen wir zum zentralen Punkt der gesamten Revierproblematik. Sie ist in einer der Besonderheiten der Fortpflanzungsbiologie der Vögel begründet, nämlich Nachkommen durch Bebrütung von Eiern erzeugen zu müssen. Diese erzwingt mit Notwendigkeit Territorialität, nicht jedoch Revierbesitz, wie die gesellig brütenden Arten zeigen. Revierbesitz wird vorteilhaft und notwendig, wenn Territorialität auch in der Frühphase der Jungenaufzucht erforderlich ist und die Nahrungsressourcen begrenzt sind. Das trifft für die Mehrzahl der Nesthocker zu. In den allermeisten Fällen bedeutet Revierbesitz Verfügbarkeit über Nahrungsressourcen

als Voraussetzung für erfolgreiche Jungenaufzucht. Erst die nach den Revierkämpfen zu Beginn der Brutphase abgeschlossene Aufteilung der Reviere zwischen den zeitlich in etwa synchron brütenden Paare ermöglicht die nahezu ungestörte Futtersuche in Nestnähe. Ständige Kämpfe um Revierbesitz nach dem Schlupf der Jungen würden die Zeit für die Nahrungssuche verkürzen und damit eine verschlechterte Versorgung der Jungen bewirken.

Wenn die Größe des von einer Vogelart beanspruchten Reviers positiv mit dem Nahrungsbedarf korreliert ist (SCHOENER 1968), dann folgt daraus, daß größere Arten mit größerem Energiebedarf auch größere Nahrungsreviere benötigen. Da für herbivore Arten die Nahrungsbeschaffung zur Brutzeit weniger problematisch ist als für omnivore und carnivore, sind ihre Reviere in der Regel kleiner (annähernd gleiche Körpergröße bei Vergleichsarten vorausgesetzt und Spezialisten ausgenommen). Andererseits erscheint es wenig ökonomisch, ein Revier zu verteidigen, das mehr Nahrungsressourcen beinhaltet als zur Versorgung der Familie erforderlich sind. In der Theorie ist davon auszugehen, daß die Reviergröße mindestens so bemessen sein muß, daß der Nahrungsbedarf gedeckt werden kann.

Die Revierbildung zur Brutzeit ist die evolutive Antwort auf das schwierige Problem der Nahrungssicherung für die Jungvögel. Trotzdem lassen sich feste Regeln für Beziehungen zwischen Reviergröße und Nahrungsbedarf nur schwer festlegen, weil die Verfügbarkeit von Nahrung von der spezifischen Habitatbeschaffenheit abhängt, diese aber und andere Umweltparameter außerordentlich variieren.

Die jährlich wechselnden Reviergrößen sind dementsprechend die Folge unterschiedlicher Ernährungsbedingungen. Das trifft auch für unterschiedliche Reviergrößen innerhalb des von einer Art besiedelten Areals zu.

Die ganze Skala unterschiedlichen Territorial- und Revierverhaltens läßt sich letztlich zwanglos durch die spezifischen Bedingungen der Energieversorgung erklären. Das Nahrungsangebot, bzw. die Spezialisierung auf eine bestimmte Nahrung sind auch von entscheidender Bedeutung für die Evolution in Richtung auf Kolonie- oder Einzelbrut mit zugeordnetem Nahrungsrevier. Die Kopplung von Brut- und Nahrungsrevier fehlt bei den koloniebrütenden Arten. In Vogelkolonien (Möwen, Lummern, Sturmvögel, Seeschwalben, Pinguine) stehen die Nester häufig so dicht, daß sich die Partner berühren können.

In der Nähe der Kolonien des Kormorans (*Phalacrocorax carbo*) und der nach Tausenden Brutpaaren zählenden Kolonien vieler Seevögel ist Futter reichlich vorhanden. Die Bewohner der nach Zehntausenden zählenden Kolonien von Kormoranen u. a. Guanovögeln auf den Galapagos-Inseln leben vom Überangebot an Kleinfischen im kalten Humboldt-Strom. Die Nahrungsbeschaffung ist für Koloniebrüter wenig problematisch; sie läßt sich mit relativ geringem Energieaufwand und im wesentlichen konkurrenzlos realisieren. Limitierend wirkt das Fehlen von Brutplätzen, so daß die Nester auf Klippen und an Felswänden häufig genug dicht bei dicht stehen. In diesen Fällen betrifft die Verteidigung nur noch das Nest,

womit das Minimum des Revierbesitzes erreicht ist. Kolonieweises Brüten ist für viele Kleinvögel aufgrund der Spezialisierung auf bestimmte Nahrung nicht möglich.

Wie eng Nahrungserwerb und Reviergröße gekoppelt sind, zeigt der Vergleich zwischen revierbesitzenden Klein- und Großvögeln. Die von Greifvögeln benötigten Mindestreviergrößen liegen zwangsläufig über denen von Singvögeln, weil die verfügbare Nahrungsmenge pro Flächeneinheit viel kleiner ist. Dieser Nachteil wird durch den relativ kleineren Energieverbrauch, längere Aufzuchtzeit für die Jungen und geringeren oder fehlenden Feinddruck, der Populationswachstum bei geringerer Fortpflanzungsrate zuläßt, ausgeglichen.

Letztlich ist es die aus der Stellung in der Nahrungspyramide resultierende Abnahme der Verfügbarkeit von Nahrung, die die großen Reviere und damit geringe Dichte erzwingt. Mindest-Reviergrößen sind nicht die Ursache, sondern die zwangsläufige Folge dieses ökologischen Sachverhaltes. Steigt das Nahrungsangebot, dann sinkt der Stellenwert der Reviergröße und andere Faktoren gewinnen an Bedeutung. Bei höhlenbrütenden Vögeln können das die Brutmöglichkeiten, bei unehigen die Weibchen sein. Meisen, die üblicherweise streng abgegrenzte Reviere bilden, gehen bei günstigen Ernährungsbedingungen zu nachbarschaftlichem Brüten über, wenn nämlich mehrere Bruthöhlen vorhanden sind. In einem Baum wurden nach LÖHRL (1976) 3 Kohlmeisennester in unterschiedlicher Höhe gefunden. STEINBACHER (1938) berichtet, daß an Efeuwänden im Zoologischen Garten in Berlin die Grünfinken so dicht zusammenrückten, daß die Nester nur noch 1 m entfernt standen.

5. Revier und Dichteregulation

Problematisch ist die vielfach diskutierte dichteregulierende Funktion des Revierbesitzes. Die Anhänger dieser Auffassung gehen davon aus, daß die Dichteregulation von Vogelpopulationen über genetisch determinierte durchschnittliche Reviergrößen erfolgt. Steigt die Dichte, dann wachsen die Auseinandersetzungen um die Reviere und nehmen schließlich so viel Zeit in Anspruch, daß der Bruterfolg sinkt, was nachlassende Dichte zur Folge hat.

Umgekehrt soll abnehmende Dichte die Inbesitznahme größerer Reviere bewirken, was einer besseren Verfügbarkeit über Ressourcen gleichkommt und damit den Bruterfolg verbessert. Auffassungen dieser Art werden besonders von WYNNE-EDWARDS (1962) vertreten, der die Theorie von der Selbstregulation in tierischen Populationen maßgeblich entwickelt hat. Als wichtiges Argument für die dichteregulierende Funktion von Revieren wird die rasche Auffüllung freiwerdender Plätze in gut besiedelten Habitaten gewertet. Der Sachverhalt ist durch Beobachtungen und experimentelle Entfernung von Revierinhabern gut belegt (bspw. ORIANS 1961; KREBS 1971). Ein zwingender Beweis im obigen Sinne ist damit jedoch nicht gegeben, weil nicht feststeht, woher die Tiere stammen, die freiwerdende Reviere besetzen und ob ihre Ansiedlung nicht auch an anderen Plätzen hätte erfolgen können (bspw. gestörte Brutvögel, späte Verpaarung,

Erstbrüter). Der Ersatz kann auch Revieren entstammen, die suboptimal sind, wie KREBS (1971) an einer Kohlmeisenpopulation gezeigt hat. Umsiedlungen aus wenig geeigneten in optimale Habitate legen auch die Untersuchungen von KLUIVER & TINBERGEN (1953) an Kohlmeisen nahe. Sie fanden, daß langfristig gesehen die Populationsdichte in dicht besiedelten Mischwäldern viel weniger schwankt als in Kiefernwäldern. Die Autoren schließen daraus, daß nach Jahren mit schlechtem Bruterfolg oder nach hohen Verlusten die im Laubwald entstehenden Revierlücken aus Bewohnern des Kiefernwaldes aufgefüllt werden, was einem „Puffer-Effekt“ gleichkommt.

Wie weit diesen Befunden und den daraus abgeleiteten Schlußfolgerungen allgemeine Gültigkeit beizumessen ist, sei dahingestellt. Auf keinen Fall sind die modellhaften Vereinfachungen angebracht wie sie bspw. KREBS & DAVIES (1981) geben.

Der beschriebene Zusammenhang zwischen dem Fehlen oder Vorhandensein von Revierbesitz und Nahrungsressourcen erlaubt eine eindeutige Beantwortung der Frage nach der dichteregulierenden Funktion der Reviere. Bei vielen Nesthokern, insbesondere Kleinvögeln, ist die zur Aufzucht der Jungen erforderliche Energiemenge nur beschaffbar, wenn diese mit geringem Aufwand, d. h. bei günstiger Weg-Zeit-Relation beschafft werden kann. Je geringer die intraspezifische Konkurrenz um die Nahrungsressourcen, desto größer ist der zu erwartende Reproduktionserfolg. Daraus folgt, daß eine artspezifische Mindestgröße zu erwarten ist, die nicht unterschritten werden darf. Selbstverständlich wird auf diese Weise die Populationsdichte limitiert. Falsch ist jedoch die Vorstellung, daß es eine genetisch vorprogrammierte artspezifische Reviergröße schlechthin, d. h. unabhängig von den Umweltbedingungen gibt. Diese Vorstellung schließt ein, daß auch Reviere besetzt werden, die größer als erforderlich sind. Für derartige Auffassungen, die ihrer Grundlage am ehesten im menschlichen Streben nach Besitzerweiterung auch über den Eigenbedarf hinaus haben, gibt es bei Vögeln keine Beweise und auch die von manchen Autoren vertretene Auffassung, daß mit absinkender Populationsstärke, bspw. nach kalten Wintern, die Reviergröße automatisch vergrößert wird, ist unbewiesen. PERRINS (1965) fand bei Kohlmeisen eine hohe Populationsdichte, d. h. geringere Reviergrößen, mit einer im vorangegangenen Herbst festgestellten hohen Überlebensrate der Jungvögel korreliert. Er folgerte daraus, daß die Reviergröße im Frühjahr durch die Populationsgröße im Herbst bestimmt wird. Das setzt natürlich ortstreue Populationen voraus, was für Kohl- und Blaumeisen in Südwestengland zutrifft, jedoch in kontinentaleuropäischen Meisenpopulationen nicht der Fall ist.

Die Verteidigung eines Reviers, das größer ist als zur Jungenaufzucht erforderlich, würde die zur Verteidigung erforderlichen Kosten sofort steigen lassen und damit die Nutzen-Kosten-Relation ungünstig beeinflussen, d. h. die Reproduktionsrate senken.

Genetisch fixiert sind allerdings die mit der Inbesitznahme und Verteidigung von Revieren zusammenhängenden Verhaltensweisen.

6. Literatur

- ALTUM, B. (1868): Der Vogel und sein Leben. – Münster.
- BARASH, D. P. (1980): Soziobiologie und Verhalten. – Parey Verlag (Berlin–Hamburg).
- BERNDT, R. & W. WINKEL (1977): Glossar für Ornitho-Ökologie. – Vogelwelt **98**: 161–192.
- BERTHOLD, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. – J. Orn. **117**: 1–69.
- BROWN, J. L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems. – Wilson Bull. **76**: 160–169.
- (1969): Territorial behaviour and population regulation in birds. – Wilson Bull. **81**: 293–329.
- (1975): The Evolution of Behaviour. – Norton (New York).
- & G. H. ORIANI (1970): Spacing patterns in mobile animals. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **1**: 239–262.
- ENGLER, H. (1980): Die Teichralle. – NBB 536, Ziemsen Verlag (Lutherstadt Wittenberg).
- FARNER, D. S. & J. R. KING (1971): Avian Biology. – Acad. Press (New York–London).
- GRÜLL, E. (1981): Untersuchungen über das Revier der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*). – J. Orn. **122**: 259–284.
- HAARTMAN, L. v. (1971): in FARNER, D. S. & J. R. KING.
- HINDE, R. A. (1956): The biological significance of territories of birds. – Ibis **98**: 340–369.
- HOWARD, E. (1920): Territory in bird life. – Collins (London).
- IMMELMANN, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. – Parey Verlag (Berlin–Hamburg).
- KLUIVER, H. N. & N. TINBERGEN (1953): Territory and the regulation of density in titmice. – Arch. Neer. Zool. **10**: 265–289.
- KOPP, F. (1970): Untersuchungen über die Stratifikation von 9 Vogelarten. – Luscinia **41**: 21–35.
- KREBS, J. R. (1971): Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major*. In: Ecol. Durham **52**: 2–22.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (1981): Öko-Ethologie. – Parey Verlag (Berlin–Hamburg).
- LÖHRL, H. (1976): Der Mauerläufer. – NBB 498, Ziemsen Verlag (Lutherstadt Wittenberg).
- NICE, M. M. (1941): The role of territory in bird life. – Amer. Midland Nat. **26**: 441–487.
- ORIANI, G. H. (1961): The ecology of blackbirds (*Agelaius*) social systems. – Ecol. Monogr. **31**: 285–312.
- PÄTZOLD, R. (1979): Das Rotkehlchen. – NBB 520, Ziemsen Verlag (Lutherstadt-Wittenberg).
- PERRINS, C. M. (1965): Population fluctuations and clutch-size in the Great tit, *Parus major*. – J. Anim. Ecol. **34**: 601–647.
- PETERS, D. S. (1962): Gedanken zum Revierproblem. – Orn. Mitt. **14**: 161–171.
- SCHOENER, T. W. (1968): Sizes of feeding territories among birds. – Ecology **49**: 123–141.
- SCHWERDTFEGGER, F. (1968): Ökologie der Tiere. Bd. II. – Hamburg.
- STEINBACHER, G. (1938): Zum Beginn der Brutzeit bei Großstadtvögeln. – Beitr. Fortpflbiol. **14**: 108.
- STEPHAN, B. (1976): Die evolutive Bedeutung der Territorialität bei Vögeln. – Falke **23**: 297–305.
- WODNER, D. (1975): Zur Vogelwelt des Eichsfeldes. – Eichsf. Heimathefte (Sonderausgabe) 44–45.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962): Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. – Oliver & Boyd (Edinburg).