Ber. Vogelwarte Hiddensee H. 7 (1986) S. 5–14

Regulative Prozesse in Vogelpopulationen *

E. Rutschke

Zusammenfassung

Bei den meisten Vogelarten unterliegen Dichte und Größe von Populationen ständiger Veränderung. Zur Erklärung der diese bewirkenden Ursachen und regulativer Prozesse gibt es verschiedene Denkansätze und Modellvorstellungen. In der Arbeit wird die Bedeutung der Umweltkapazität und der Umweltfaktoren Klima und Witterung sowie Nahrung für Stabilität und Dynamik von Vogelpopulationen anhand von Beispielen dargestellt. Diesen Faktoren wird entscheidende Bedeutung für Populationsveränderungen beigemessen. In einer kritischen Diskussion der mit dem Begriff „Selbstregulation" verbundenen Denkvorstellung wird dargelegt, daß es in Vogelpopulationen keine genetisch vorprogrammierten Populationsgrößen -(dichten) und damit auch keine „Selbstregulation" gibt.

Regulative processes in bird populations

The density and size of populations in most species of birds is changing permanently. There are different concepts and model designs for trying to explain the reasons and regulative processes of this. By means of examples this study deals with the importance of the "carrying capacity" and the environmental factors climate and weather as well as feed for the stability and dynamics of bird populations. These factors are deemed to be decisive on changes in the populations. In a critical discussion of the concept linked with the term "self-regulation" it is stated that there are no genetically pre-programmed population sizes (densities) and therefore no "self-regulation" in bird populations.

1. Einleitung

Tierische Populationen unterliegen ständiger Veränderung, befinden sich in stetigem Auf und Ab. Der Normalfall ist nicht die stabile, sondern die sich ändernde Population. Je länger der Zeitraum ist, über den hinweg Populationsabläufe betrachtet werden, und je umfänglicher das dazu herangezogene Areal ist, desto deutlicher tritt diese Erscheinung hervor, schwanken sowohl die Populationsgröße als auch die mit dieser korrelierte Dichte (Abb. 1). Das führt zur Frage nach den Ursachen und Mechanismen, die den Wechsel in Gang halten. Sie wird seit Jahrzehnten immer wieder neu gestellt und zahlreiche Theorien, Modelle und Anschauungen sind entwickelt worden. Die Skala der Autoren, die sich zu dieser Problematik äußerten, reicht von Praktikern, die eigene feldbiologische Befunde verallgemeinerten, über an Labormodellen arbeitenden Ökologen bis hin zu ausschließlich mit mathematischem Rüstzeug arbeitenden Theoretikern. Aus der Mannigfaltigkeit der Meinungen lassen sich zwei entgegengesetzte Ansätze herausschälen:

---

* Vortrag beim 3. Symposium „Dynamik und Umweltbeziehungen von Vogelpopulationen" in Neubrandenburg, 1985

a) Es wird davon ausgegangen, daß die bestimmenden Ursachen für Populationsveränderungen in der Umwelt zu suchen sind.

b) Es wird behauptet, daß tierische Populationen in der Lage sind, ihre Abundanz aus sich selbst heraus zu regulieren (Theorie der Selbstregulation).

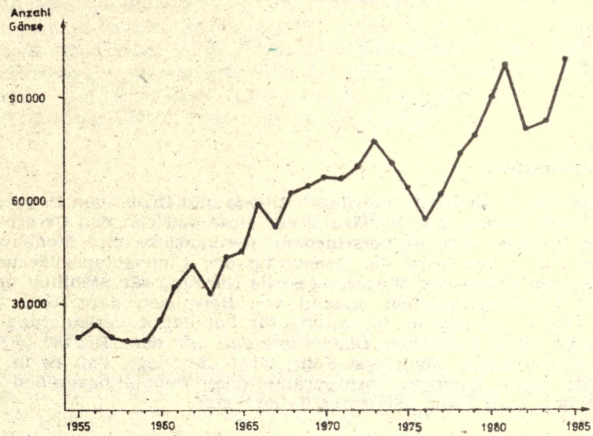

Abb. 1
Veränderung des Bestandes der Graugans (Anser anser) in Großbritannien im Zeitraum von 1955–1985. Trotz jährlicher Schwankungen vollzog sich insgesamt ein Populationsanstieg, verursacht durch Umweltveränderungen (bessere Ernährungsbedingungen, Schutz). Nach OGILVIE 1982, ergänzt und verändert.

2. Umweltkapazität und Populationsveränderungen

Geht man davon aus, daß sich Veränderungen der Populationsdichte, wie immer sie aussehen, nur innerhalb einer für die jeweilige Art spezifischen Umweltkapazität vollziehen und von dieser gesteuert werden, dann führt das sofort zur Frage nach dem Inhalt des Begriffs „Umweltkapazität". Es wird darunter mehrheitlich die Summe aller für die Existenz einer Population bedeutsamer Faktoren verstanden, und zwar bezogen auf das Gesamtareal (Brutgebiet, Wanderrouten, Rast- und Überwinterungsgebiet). Da es sich um einen theoretischen Begriff handelt, wird vielfach unterstellt, daß die Umweltkapazität eine mehr oder minder unveränderliche Größe ist. Gedanklich zugeordnet ist die Annahme maximaler Populationsgrößen, die bei voller Nutzung der vorgegebenen Umweltkapazität erreicht werden können. Dieses Denkschema wurde an Modellversuchen unter standardisierten Laborbedingungen, bei denen konstante Umweltbedingungen künstlich geschaffen wurden, entwickelt und bestätigt. Das Modell läßt unberücksichtigt, daß es unter Freilandbedingungen Wachstums- und Entwicklungsverläufe, die diesem Schema entsprechen, nur ausnahmsweise gibt, am ehesten bei erfolgreich verlaufenden Einbürgerungen und Wiederausbreitungen nach klimabedingten Populationszusammenbrüchen.
Faßt man den Begriff Umweltkapazität sehr weit und schließt in ihn adaphische Faktoren, Witterung, Predatoren und andere Formen der interspezifischen Konkurrenz, Nahrung und andere Ressourcen, das gesamte Angebot lebensnotwendiger Requisiten, alle diese verschiedenartigen, häufig in komplizierter Weise untereinander vernetzten Komponenten ein, dann erweist er sich als variable, sich ständig verändernde Größe.
Aus dieser Handhabung des Begriffs „Umweltkapazität" wird verständlich, daß über längere Zeit annähernd konstante Populationen sehr plötzlich wachsen oder schrum-

pfen können, wenn sich die Umweltkapazität ändert. So stieg der Bestand der Dunkelbäuchigen Ringelgans *(Branta b. bernicla)* von etwa 50 000 zu Beginn der 70er Jahre auf 170 000, also auf mehr als das Dreifache bis 1979 (PROKOSCH 1981), wofür besseres Nahrungsangebot, nachlassender Feinddruck und Einschränkung der Jagd verantwortlich waren (Abb. 2). Die neue Faktorenkombination bewirkte eine Vergrößerung der Umweltkapazität für die Population, die prompt mit Bestandszunahme darauf reagierte.

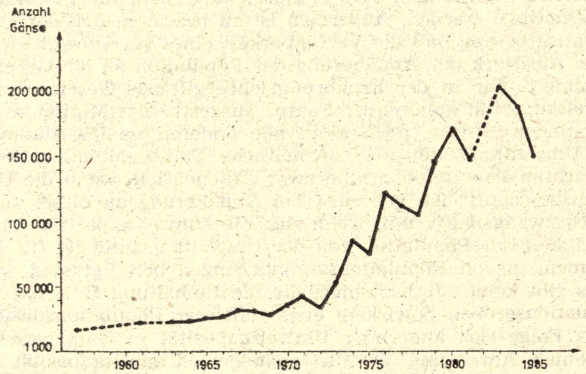

Abb. 2
Entwicklung des Herbst- und Winterbestandes der Ringelgans (Branta b. bernicla) im Zeitraum von 1960 bis 1985. Die Population reagierte auf veränderte Umweltkapazität (Wegfall der Bejagung, Schutzmaßnahmen, neue Nahrungsquellen) mit drastischem Populationsanstieg. Nach PROKOSCH 1981, ergänzt

Die bestimmende Rolle der Umweltkapazität für die Populationsentwicklung tritt besonders dann offenkundig hervor, wenn der Mensch sie verändert. In sehr anschaulicher Weise ist durch OWEN, NORDERHAUG (1977, in OWEN 1980) gezeigt worden, daß das in mehreren Abschnitten erfolgte Populationswachstum der Spitzbergen-Population der Weißwangengans *(Branta leucopsis)* durch menschliche Eingriffe verursacht wurde. Der erste Schub setzte nach der Einführung von Schutzbestimmungen für die auf einige hundert Individuen abgesunkene Population im Überwinterungsgebiet ein. Die schrittweise Einführung von Schutzmaßnahmen in den Brutgebieten bewirkte eine weitere Zunahme.
Bei höhlenbrütenden Vögeln läßt sich die Siedlungsdichte durch Anbringen von künstlichen Nisthöhlen beträchtlich steigern. In einem 80–100jährigen Tannen-Fichtenbestand in der Schweiz konnte die Siedlungsdichte der Kohlmeise gegenüber dem Ausgangsbestand auf das Dreifache und die des Trauerschnäppers *(Ficedula hypoleuca)* auf das Sechsfache gesteigert werden (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1963).
Der Anstieg der Mississippi-Population der Kanadagans *(Branta canadensis)* zwischen 1936 und 1967 von etwa 100 000 Individuen auf rund 450 000 läßt sich ebenfalls auf menschliche Einwirkungen zurückführen (REEVES et al. 1968).
Die Faktoren, die als Gesamtheit den Begriff Umweltkapazität bilden, sind von unterschiedlichem Stellenwert für die Populationsgröße, sie sind teilweise von dieser abhängig. Dem wurde mit dem Konzept der dichteabhängigen und dichteunabhängigen Faktoren Rechnung getragen. Als dichteabhängig werden Faktoren bezeichnet, deren Wirken sich in Abhängigkeit von der vorhandenen Populationsdichte ändert (Widersacher = Feinde, Parasiten, Krankheitserreger; Nahrung und Requisiten jeglicher Art und die damit zusammenhängende Konkurrenz). Als dichteunabhängig werden solche Faktoren bezeichnet, deren Wirken nicht von der jeweils vorhandenen

Populationsdichte abhängig ist (Witterung mit ihren verschiedenen Komponenten, Qualität der Nahrung, Umweltveränderungen).
Dieses Konzept, das vor etwa 50 Jahren entwickelt und in der Folgezeit präzisiert und auch in die von MÜLLER (1976) entwickelte Vorstellung der Regulation der Populationsdichte übernommen wurde, hat sich in der theoretischen Diskussion über Regulationsvorgänge in Populationen als fruchtbar erwiesen, doch die auf den ersten Blick eindeutige Klassifizierung verdeckt, daß sich einerseits unter natürlichen Bedingungen verschiedenste Faktoren in ihrer Wirkung kombinieren und andererseits dichtebeeinflussende Wirkungen von Faktoren ausgehen, die gewöhnlich als dichteunabhängig bezeichnet werden. Außerdem ist zu beachten, daß der Terminus dichteabhängig lediglich besagt, daß die Verfügbarkeit eines zur Umweltkapazität gehörender Faktor als Ausdruck der Annäherung der Population an die Grenze der Umweltkapazität abnimmt. Wie in der Ernährungslehre gilt das Gesetz vom Minimum. Ist ein zur Umweltkapazität gehörender Faktor ausgeschöpft (Minimum), dann begrenzt er das Populationswachstum, auch wenn alle anderen im Überfluß vorhanden sind. Solange die Umweltkapazität als ganzheitliche Faktorenkombination nicht ausgeschöpft ist, wachsen Populationen, und zwar exponentiell, wenn die Umweltkapazität nur wenig „ausgeschöpft" ist, gebremst bei Annäherung an diese, und die Entwicklung kehrt sich zwangsläufig um, wenn sich die Umweltkapazität verringert.
Diese Abhängigkeit der Population von der Umweltkapazität ist für das Verständnis der Mechanismen, die an Populationsveränderungen beteiligt sind, von allergrößter Bedeutung. Es gibt keine Mechanismen, die die Einhaltung fixierter, endogen vorgegebener Populationsgrößen bewirken, etwa mittlerer Populationsdichte, sondern nur solche, die als Folge sich ändernder Umweltkapazität in Gang gesetzt werden und letztlich zu einer Anpassung an die geänderte Umweltkapazität führen. Daran ändert die Tatsache nichts, daß es Fälle schwer verständlicher langfristiger Bestandsveränderungen gibt. So setzte in der Zeit zwischen 1950 und 1965 in Skandinavien und Mitteleuropa ein drastischer Rückgang der Hohltaube *(Columba oenas)* ein, der in Schweden messend verfolgt wurde. Eine Abhängigkeit von Klimaveränderungen erscheint möglich, ist aber nicht bewiesen (GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER 1980). Die beträchtlichen Abundanzverschiedenheiten vieler Arten, besonders sogenannter euryöke, sind lediglich Ausdruck wechselnder Umweltkapazität.
In der Darstellung der die Populationsdynamik bewirkenden Ursachen wurden bewußt zwei Aspekte in den Vordergrund gerückt: die führende Rolle der Umweltkapazität als Ganzes und die wechselnde Wirksamkeit der zur Umweltkapazität gehörenden Faktoren. Auf einige wird nachfolgend eingegangen.

3. Zur regulativen Bedeutung einiger Umweltfaktoren

3.1. *Klima und Witterung*

Klima und Witterung beeinflussen die Lebenserwartung der Individuen von Populationen und wirken dadurch und über die Reproduktionsrate auf Dynamik und Abundanz und damit die Größe von Populationen. Für Vogelpopulationen gibt es dazu ein umfängliches Schrifttum. Grundsätzlich gilt, daß Arten, die stark wechselnden klimatischen Bedingungen ausgesetzt sind, auf diese mit variablen Fortpflanzungsraten reagieren, wohingegen Arten, die unter konstanten klimatischen Bedingungen leben, auf feste Fortpflanzungsraten evolviert wurden.
Bei vielen Vogelarten ist die Gelegegröße positiv korreliert mit der geographischen Breite (CODY 1966). Der Zaunkönig *(Troglodytes aedon)* verdoppelt seine Gelegegröße zwischen Panama und dem zentralen Nordamerika. Die Zunahme in der Gelegegröße nach Norden ist allerdings negativ gekoppelt mit der Anzahl der Jahresbruten. Obwohl die Gelegegröße sowohl nördlich wie südlich des Äquators polwärts zunimmt, sind die Unterschiede auf der Nordhalbkugel ausgeprägter als auf der Südhalbkugel. Auch hierfür sind klimatische Bedingungen verantwortlich. Witterungseinflüsse können Populationen direkt beeinflussen, indem beispielsweise

plötzliche Temperaturstürze zum Absterben der Jungen führen oder bei Überschwemmungen Totalverluste der Bodenbrüter bewirken. Wenig auffällig, dafür jedoch weiter verbreitet sind die von Witterungsfaktoren ausgehenden indirekten Wirkungen, vor allem die das Nahrungsangebot beeinflussenden. Besonders gravierend ist der Einfluß der Witterung dann, wenn Grenzbereiche erreicht werden, in denen sich das Leben üblicherweise abspielt. So ist der Einfluß strenger Winter auf Populationen für den Steinkauz *(Athene noctua)* gut bekannt. Die strengen und schneereichen Wintern 1928/29, 1939/40, 1962/63 führten zu großen Verlusten, von denen sich die Population nur sehr allmählich erholte. Einheimischen Meisenarten gelingt es demgegenüber außerordentlich schnell, witterungsbedingte Bestandseinbußen auszugleich (WINKEL 1981). FIALA (1971) gelangte nach 10jährigen Untersuchungen von Entenpopulationen an Fischteichen zu der Auffassung, daß die Reproduktionsrate vor allem durch Witterungsfaktoren beeinflußt wird.
Bei der Beurteilung witterungsbedingter Einflüsse auf Reproduktionsraten führt die Verwendung von Durchschnittswerten leicht zu Fehlschlüssen. Die durchschnittliche Monatstemperatur zur Brutzeit kann durchaus normal oder sogar übernormal sein und günstige Brutbedingungen vortäuschen. Einige wenige extrem kalte Nächte zur Schlupfzeit, also in der Phase hoher Kälteanfälligkeit, können die Mortalität nachhaltig beeinflussen. Auf diese und weitere Schwierigkeiten, die sich bei der Beurteilung des Einflusses der Witterung auf das Brutgeschehen ergeben, gehen KLAFS et al. (1981) ein.

3.2. *Nahrung*

Für Vogelpopulationen ist das zeit- und ortsgerechte, dem jeweiligen Entwicklungsstadium angepaßte qualitativ passend zusammengesetzte Nahrungsangebot von überragender Bedeutung. LACK (1954), der sich intensiv mit der Bestandsregulierung in Vogelpopulationen beschäftigte, hält das Nahrungsangebot innerhalb der verschiedenen, die Bestandsentwicklung begrenzenden Faktoren für den wichtigsten und bezeichnet ihn als prädominant. Für die Richtigkeit dieser Auffassung gibt es zwar zahllose Beispiele, doch nur selten wurden experimentell gesicherte Fakten beigebracht. Beispielgebend sind die Befunde, die CODY (1979) an Grasmücken *(Sylviidae)* ermittelte. Die Dichte der in bestimmten Biotopen gemeinsam vorkommenden Arten hängt vom Nahrungsangebot ab, das durch die Struktur der Habitate bestimmt wird. Die Tafelente *(Aythya nyroca)* kommt als Brutvogel sowohl an natürlichen als auch an künstlichen Gewässern vor, erreicht jedoch unter gewöhnlichen Bedingungen nur geringe Siedlungsdichte. Die für den Fortpflanzungserfolg wichtige Gelegegröße liegt zwischen 6 bis 9 Eiern (BAUER, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968). RUTSCHKE et al. (1973) fanden bei Untersuchungen an Tafelenten, die an Fischteichen brüten, größere Gelege als in anderen Gebieten. Die Ursache dafür ist in den ungewöhnlich guten Ernährungsbedingungen (Karpfenmastfutter) zu suchen. Die Tafelenten spezialisieren sich auf das eiweißreiche, für die Karpfenmast bestimmte pelletierte Futter. Steigender Fortpflanzungserfolg bewirkt rasch einen Anstieg der Populationsdichte. Dabei häufen sich die Fälle, in denen mehrere Weibchen in ein Nest legen. Die zahlreichen Doppel- und Dreifachgelege (bis 40 Eier) können nicht mehr erfolgreich bebrütet werden, so daß die durchschnittliche Jungenanzahl pro brutfähiges Weibchen absinkt. Daraus wird ersichtlich, daß die optimalen Ernährungsbedingungen in Abhängigkeit von der vorhandenen Dichte der Population unterschiedlich auf diese wirken. Der nahrungsbedingte, über die Erhöhung der Gelegegröße erreichte Populationsanstieg kommt trotz weiterlaufender hoher Eiproduktion zum Stillstand, weil andere Kenngrößen der Umweltkapazität, in diesem Falle das Nistplatzangebot, limitierend werden. Bringt man überdachte, von fremden Weibchen schwer einzusehende Nisthilfen in einem Brutgebiet mit schon vorhandener hoher Dichte aus, dann läßt sich diese weiter steigern.
Bei günstigem Nahrungsangebot vor und während der Fortpflanzungsperiode steigt die Reproduktionsrate, wodurch günstige Voraussetzungen für das Populationswachstum bestehen. Realisiert wird dieses jedoch nur, wenn günstige Ernährungsbedin-

gungen über das Jahr hinweg erhalten bleiben. Treten Phasen ein, in denen es drastisch zurückgeht, dann kann das durch gestiegene Reproduktion hervorgerufene Populationswachstum schnell verlorengehen. Selbst kurzfristiger Nahrungsmangel kann sich verheerend auswirken. Als limitierende Ursache für die Populationsentwicklung des Haussperlings *(Passer domesticus)* in der Stadt Kiel sind nach FALLET (1958) und MEUNIER (1960) die schlechten Ernährungsbedingungen im Winter anzusehen.

Der Vergleich zwischen der Größe des Herbst- und Frühlingsbestandes zeigt, daß letzterer auch in Jahren mit hohen Herbstbeständen kaum über dem anderer Jahre liegt. Das in etwa konstante großstädtische Nahrungsangebot im Winter reicht nur aus, um eine bestimmte Anzahl Tiere über den Winter zu bringen. PULLIAM, PARKER (1978) untersuchten die Größe einer überwinternden Population von Sperlingsvögeln in Abhängigkeit von Nahrungsangebot und Niederschlag. Sie gelangten zu der Feststellung, daß die Populationsdichte bei geringem Nahrungsangebot durch dieses reguliert wird, bei sehr gutem jedoch das Verhalten (Zunahme der Aggression in den Trupps) dichteregulierend wirkt. Der Zusammenhang von Dichteregulation und Verhalten bei überwinternden Sperlingsvögeln ist besonders von CARACO (1977) herausgestellt worden.

In ähnlicher Weise bewirkte der in den 30er Jahren erfolgte Rückgang des Seegrases *(Zostera)*, der Hauptnahrung der an der Ostseeküste überwinternden Ringelgänse *(Branta bernicla)*, einen drastischen Rückgang der Population. Die Mangelernährung im Winterquartier wirkte sich voll auf die Entwicklung der Brutpopulation aus. Umgekehrt läßt sich der starke Populationsanstieg der Saat- und Bleßgänse *(Anser fabalis* und *Anser albifrons)* im letzten Jahrzehnt (RUTSCHKE 1985) aus den besseren Ernährungsbedingungen während der Überwinterung erklären. Diese beruhen auf Effekten, die mit der Intensivierung der Landwirtschaft und der Eutrophierung verbunden sind: gute Bestockung der Saaten im Herbst nach optimaler Düngung, Getreideverluste durch die Art der Ernteeinbringung, Aussaat von Getreide vom Flugzeug aus u. a. m.

Die Bedeutung optimaler Ernährung während der Überwinterung konnte an Weißwangengänsen *(Branta leucopsis)* nachgewiesen werden, die hoch nordisch brüten. Sie beginnen unmittelbar nach dem Eintreffen im Brutgebiet mit Nestbau und Eiablage, deshalb müssen sie mit Nahrungsreserven eintreffen, so daß die Zeit für die Nahrungssuche minimiert werden kann.

Die Bedeutung der qualitativen Beschaffenheit der Nahrung verdeutlicht auch Untersuchungen von KRAPU, SWANSON (1975). Sie prüften den Einfluß verschiedenen Futters, dessen Nährstoffzusammensetzung überwacht wurde, auf die Reproduktionsrate der Spießente *(Anas acuta)*. Dabei ergab sich eine erhebliche Verringerung der Reproduktion bis zum nahezu totalen Ausfall bei ausschließlich vegetablischer Ernährung (Weizen), selbst wenn dieser Austernschalen als Kalziumquelle zugefügt waren.

Befunde dieser Art legen nahe, daß Fälle drastischer Populationsabnahme, die sich angesichts progressiver Landschaftsveränderungen häufen, teilweise aus dem Verlust einzelner Nahrungsbestandteile, deren sie in bestimmten Lebensphasen obligatorisch bedürfen, erklärbar sind. Das gilt für oligophage Arten stärker als für polyphage. Umgekehrt besteht kein Zweifel daran, daß die extreme Populationszunahme bei einigen Arten auf optimalen Ernährungsbedingungen beruht, zumal es sich, soweit es Wirbeltiere betrifft, ausschließlich um polyphage Arten handelt. Für die Lachmöwe *(Larus ridibundus)*, deren Bestand sich in der DDR in wenigen Jahren verdoppelte, ergaben sich neue Chancen der Nahrungsnutzung während und vor der Brutzeit aus Intensivmaßnahmen der Landwirtschaft, denn die Äcker werden viel häufiger mit landwirtschaftlichen Geräten bearbeitet als in früherer Zeit, so daß ein Teil des Nahrungsbedarfs auf Äckern gedeckt werden kann, an den Müllkippen in der Nähe städtischer Siedlungen sind menschliche Speiseabfälle reichlich vorhanden, was für die ehemals nahrungsarme Spätherbst- und Winterperiode eine optimale Ernährung sichert. Hinzu kommt die vielerorts erfolgende direkte Zufütterung durch den Menschen im Frühjahr und im Sommer.

Vergleichbar ist die Situation für andere omnivore Möwenarten, den Feldsperling *(Passer montanus)* und den Star *(Sturnus vulgaris)*. Bei der Silbermöwe *(Larus argentatus)*, deren Bestände sich in den Kolonien längs der Ostseeküste vervielfacht haben, führten selbst drastische Eingriffe in den Bestand durch Senkung der Reproduktionsrate (Absammeln der Gelege, Fang brütender Tiere, Anstechen der Eier) lediglich zur Senkung der Wachstumsrate, nicht aber zur Bestandsminderung.

4. Zum Problem der „Selbstregulation" in Vogelpopulationen

In der Diskussion um die Regulationsvorgänge in Populationen nimmt die „Selbstregulationstheorie" einen besonderen Stellenwert ein (beispw. CHITTY 1967). Sie unterstellt, daß bei zunehmender Populationsdichte aus der Population heraus Mechanismen in Gang gesetzt werden, die das Populationswachstum bremsen und die Dichte dadurch letztlich auf ein mittleres „optimales" Niveau zurückführen. McARTHUR, CONNELL (1970) äußern sich wie folgt: „Das einfachste Schema ist die selbstregulierende Population; ist die Individuenanzahl groß, so nimmt die Population ab, ist sie dagegen gering, so nimmt die Population zu". Viele Anhänger der Selbstregulationstheorie postulieren interne, populationsspezifische Faktoren, die Bestandsbewegungen beeinflussen (WYNNE-EDWARDS 1962).
Der im Begriff „Selbstregulation" steckende Anthropomorphismus, der an sich genügt, um ihn abzulehnen, wurde von REMMERT (1980) mißbilligt, was ihn jedoch nicht davon abhielt, ihn trotzdem zu verwenden. REMMERT (a. o. O.) betont zu Recht, daß aus dem Begriff nicht auf „einsichtige" Reaktion geschlossen werden darf, doch seine Bemerkung „Der Ausdruck beschreibt nur einfach eine Situation" läßt Spielraum für jede Interpretation. Im Sinne einer „Selbstregulation" werden alle jene oft komplizierten Mechanismen gedeutet, die es Vogelpopulationen ermöglichen, Umweltveränderungen, denen lediglich eine sekundäre Rolle beigemessen wird, mehr oder minder schnell zu kompensieren.
Nimmt als Folge günstiger Umweltbedingungen die Dichte zu und sinkt darum als Folge verknappter Nahrung die Fortpflanzungsrate, indem beispielsweise bei höhlenbrütenden Vögeln die Anzahl der Zweitbruten zurückgeht und die durchschnittliche Gelegestärke absinkt, dann soll das „Selbstregulation" sein, was eine Verwechslung von Ursache und Wirkung bedeutet.
Die sinkende Gelegestärke in Meisenpopulationen bei hoher Dichte ist lediglich eine Reaktion auf die Verringerung der pro Brutpaar verfügbaren Nahrungsmenge. Der Körper der Meise reagiert auf den größeren Energieaufwand, der für die Nahrungssuche erforderlich ist, der also einem Netto-Energieverlust gleichkommt, mit verminderter Bereitstellung von Eiproteinen. Auslösend für die damit verbundenen komplizierten physiologischen Vorgänge ist primär der Nahrungsmangel, also der Umweltfaktor. In analoger Weise steigt die Jungensterblichkeit als Folge bei suboptimaler Ernährung. Über den hemmenden Einfluß mangelhafter Ernährung auf die Gonadentätigkeit liegen Befunde aus allen Tiergruppen vor, so daß der Kausalzusammenhang „schlechte Ernährung — sinkende Fortpflanzungsrate — sinkende Populationsdichte" nicht zu bezweifeln ist.
Besonderen Stellenwert haben Behauptungen, denen zufolge es Verhaltensweisen gibt, die den Angehörigen der Population die Populationsgröße anzeigen und die veranlassen, daß die Vermehrungsraten gedrosselt werden, wenn die Population zu stark wächst, so daß das Populationswachstum gewissermaßen durch freiwillige Selbstbeschränkung herabgesetzt wird. Als Beispiele werden die riesigen Schwärme der Stare beim Anflug auf Schlafplätze und die Intensität des Vogelgesanges angeführt. Abgesehen davon, daß die gesamte Argumentation, insbesondere die über die Anzeigefunktionen der Populationsgröße durch Gruppenverhalten, nicht bewiesen ist, stimmt auch die Prämisse nicht. Der Terminus „Selbstregulation" ist irreführend, mißverständlich und deshalb abzulehnen. SCHÄLLER (1984) weist darauf hin, daß die Umwelt-Organismus-Beziehungen als Rückkopplungsmechanismen zu verstehen sind, deren „exakter Wirkungsmechanismus noch nicht bekannt ist". Auch ein phylo-

genetischer Aspekt ist zu bedenken, der verstehen läßt, daß mit zunehmender Organisationshöhe der Organismen endogene physiologische Mechanismen entstehen, die immer differenzierter und sensibler auf Umweltveränderungen ansprechen.
Weitaus fruchtbarer und die Forschung anregender ist das Konzept der r- und K-Selektion. Bei r-selektionierten Arten haben sich im Verlaufe der Evolution Mechanismen herausgebildet, die es ihnen ermöglichen, gravierende Umweltveränderungen zu kompensieren. So reagiert die Schleiereule in Jahren mit Mäusegradationen auf das reichliche Beuteangebot mit bis zu 3 Bruten mit jeweils hoher Jungenanzahl. Schlechtere Mäusejahre werden mit nur einer oder fehlender Brut beantwortet. Noch ausgeprägtere Opportunisten sind Haus- und Feldsperling. Der Vergleich der Fortpflanzungsbiologie von Turmfalke und Wespenbussard lehrt, daß ersterer auf wechselndes Nahrungsangebot mit Änderung der Nachkommenanzahl reagiert und dementsprechend im Bestand fluktuiert, wohingegen letzterer auf 2 Jungvögel pro Brut als evolutive Antwort auf gleichmäßige Ernährungsbedingungen in der Periode der Jungenaufzucht festgelegt ist (= K-Selektion). Durch K-Selektion an relativ konstante Umweltbedingungen angepaßte Arten können drastische Veränderungen der Umweltkapazität nicht „verkraften" und dementsprechend Bestandseinbußen entweder nur in langdauernden Phasen allmählicher Erholung oder gar nicht aufholen. Sind solche Arten durch differenzierte Sozialstrukturen gekennzeichnet, dann sind nach Unterschreiten einer Mindestgröße die üblicherweise für das Funktionieren der Population notwendigen kommunikativen und verhaltensmäßigen Leistungen nicht mehr wirksam, was den Untergang der Population beschleunigt. Darauf ist es zurückzuführen, daß der Bestand des in Einzelpaaren lebenden Wanderfalken *(Falco peregrinus)* in Mitteleuropa durch Ausbürgerung in Gefangenschaft aufgezogener Tiere wieder angehoben werden konnte. Das Birkhuhn *(Lyrurus tetrix)* dagegen konnte in weiten Teilen seines ursprünglichen mitteleuropäischen Vorkommensgebietes den durch Umweltveränderungen bewirkten Populationsrückgang nicht kompensieren. Über viele Jahre hinweg waren in den Einstandsgebieten im Havelland noch einzelne Hähne und Hennen zu beobachten. Zur Fortpflanzung kam es nicht mehr. Die zur Gruppenbalz gehörenden komplizierten Verhaltensweisen erfordern eine Mindestmenge an Individuen. Ist diese auf einen kritischen Wert gesunken, dann fällt die Fortpflanzungsrate. Sie wird gleich Null, wenn die kritische Populationsgröße unterschritten ist. In der Mehrzahl der Fälle ist es nicht möglich, die „kritische Grenze" zu bestimmen, weil die Stärke des notwendigen sozialen Spannungszustandes nicht gemessen und vorausgesagt werden kann. Eine sachkundige Darlegung des Problems der Mindestpopulationsgröße findet man bei PLACHTER (1985).
Am Populationsrückgang der Großtrappe *(Otis tarda)*, einer Art mit ausgeprägter sozialer Organisation, läßt sich verfolgen, wie die Notwendigkeit zur Erhaltung der Mindestpopulationsgröße zu immer inselartigerer Aufsplitterung ehemals annähernd geschlossen besiedelter Areale führt. Restgruppen an bestimmten Plätzen halten nicht zäh an diesen fest, sondern vereinigen sich mit noch intakten Gruppen, wodurch diese stabilisiert werden.

5. Schlußbemerkungen

Bestandsuntersuchungen an Vogelpopulationen bilden gegenwärtig das Rückgrat ornithologischer Untersuchungen in der DDR. Es mehren sich Arbeiten langfristigen Charakters, womit Populationsschwankungen sichtbarer werden und eindeutiger belegt sind als je zuvor. Damit wächst das Bedürfnis, theoretische Erklärungen zu finden und zu geben. Das kann bei aller Verschiedenheit der art- und populationsspezifischen Details nur auf der Grundlage einer allgemeinen Theorie von den Regulationsvorgängen in Populationen geschehen. Die Ausführungen sollten sowohl dazu dienen, noch immer kontroverse Auffassungen und Standpunkte zu verdeutlichen und an einigen zufällig und durchaus subjektiv ausgewählten Beispielen zu zeigen, wie zwanglos sich die dem Beobachter und Untersucher aufdrängende Flut der Erscheinungen in gut begründete Konzepte einfügt.

Literatur

BAUER, K., GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1968):
Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 2. – Frankfurt/M.

CARACO, T. (1977):
Ecological regulation of social systems stochastic dynamics. – Ph. D. Diss., Rochester Univ., Rochester N. Y.

CHITTY, D. (1967):
The natural selection on self-regulatory behavior in animal populations. – Proc. Ecol. Soc. Australia 2, 51–78.

CODY, M. L. (1966):
A general theory of clutch size. – Evol. 20, 174–184.

CODY, M. L. (1979):
Ressource allociation patterns in palaearctic Warblers (Sylviidae). – In: „Population Ecology", Fortschr. Zool. (Fischer Verlag Stuttgart – New York) 25, 223–234.

FALLET, M. (1958):
Der Jahresrhythmus eines großstädtischen Bestandes des Haussperlings (Passer domesticus L.). – Schrift. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein 29.

FIALA, F. (1971):
Beitrag zur Populationsdynamik der Enten im Teichgebiet von Nemest n. Osl. – Zool. Listy 21, 263 bis 280.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1963):
Die Siedlungsdichte unserer höhlenbrütenden Kleinvögel in den natürlichen Waldgesellschaften und deren Beeinflussung durch das Angebot künstlicher Nisthöhlen. – Prakt. Forstwirtsch. Schweiz, März, 1–14.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U., BAUER, K. (1980):
Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9, Akad. Verl.-Gesellsch. Wiesbaden.

KLAFS, G., MÜLLER, H., WEBER, H. (1981):
Zum Einfluß der Witterung während der Brutzeit auf großräumige Abundanzänderungen waldbewohnender Singvogelgruppen. – Arch. Naturschutz Landschaftsforsch. 21, 227–240.

KRAPU, G. L., SWANSON, G. A. (1975):
Some nutritional aspects of reproduction in prairie nesting Pintails. – J. Wild. Manage. 39, 156–162.

LACK, D. (1954):
The Natural Regulation of Animal Numbers. – Oxford, Clarendon Press.

McARTHUR, R. H., CONNELL, H. J. (1970):
Biologie der Populationen. – BLV Verlagsgesellsch. München.

MEUNIER, K. (1960):
Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. – Z. wiss. Zool. 163, 397–445.

MÜLLER, H. J. (1976):
Kompendium der Allgemeinen Biologie. – Jena.

OGILVIE, M. A. (1982):
The status of the Greylag Goose Anser anser in Britain. – Aquila 89, 23–25.

OWEN, M. (1980):
Wild Geese of the World. – B. T. Batsford Ltd., London.

PLACHTER, H. (1985):
Schutz der Fauna durch Flächensicherung – Stand, Möglichkeiten und Grenzen. – Schrift.-Reihe Dt. Rat Landespflege 46, 618–630.

PROKOSCH, P. (1981):
Bestand, Jahresrhythmus und traditionelle Nahrungsplatzbindung der Ringelgans (Branta bernicla) im Nordfriesischen Wattenmeer. – Dipl.-arb. Math.-Nat. Fak. Ch. Albrechts Univ. Kiel.

PULLIAM, H. R., PARKER, T. H. (1979):
Population regulation of Sparrows. – In: „Population Ecology", Fortschr. Zool. (Fischer Verlag Stuttgart – N. Y.) 25, 137–147.

REEVES, H. M., H. H. DILL, HAWKINS, A. S. (1968):
A case study in Canada Goose management: Mississippi population. – Canada Goose, Madison/Wisc., Denbar Educ. Inc.

REMMERT, H. (1980):
Ökologie – Ein Lehrbuch. – Springer Verlag Berlin – Heidelberg – New York.

RUTSCHKE, E. (1983):
Zur Bestandsentwicklung der Wildgänse Europas. – Falke 20, 344–349.

RUTSCHKE, E. (1984):
Ökologie von Populationen. – In: Lehrbuch der Ökologie (Hrsg. R. Schubert), Jena.

RUTSCHKE, E., H. LITZBARSKI, SCHWEDE, G. (1973):
Untersuchungen zur Siedlungsdichte, Bestandsentwicklung, Biologie und Ernährung der Tafelente im Teichgebiet Peitz nebst Bemerkungen über das Vorkommen der Art in der DDR. – Beitr. Jagd-Wildforsch. 8, 257–308.

SCHÄLLER, G. (1984):
Probleme der Populationsökologie. – Wiss. Z. Fr.-Schiller-Univ. Jena 33, 215–223.

WINKEL, W. (1981):
Zur Populationsentwicklung von fünf Meisenarten (Parus ssp.) in einem Lärchen-Versuchgebiet vor und nach dem strengen Winter 1978/79. – Vogelwelt 102, 41–47.

WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962):
Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. – Oliver & Boyd, Edinburgh.

Verfasser: Prof. Dr. E. Rutschke
Zentrale für die Wasservogelforschung
der DDR an der Pädagogischen Hochschule
„Karl Liebknecht" Potsdam
Villa Liegnitz
Potsdam-Sanssouci
DDR-1500

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte aus der Vogelwarte Hiddensee

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 1986_7

Autor(en)/Author(s): Rutschke Erich

Artikel/Article: Regulative Prozesse in Vogelpopulätionen 5-14