

VII. Territorialverhalten

1. Life-history⁴⁶ und hormonelle Steuerung von Aggression beim Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*): Eine Blockade der Wirkung von Testosteron dämpft die territoriale Aggression während simulierter Revierübergriffe nicht, verändert aber den Nachdruck des Gesangs.⁴⁷

Beate Apfelbeck, Kim G. Mortega, Sarah Kiefer, Silke Kipper und Wolfgang Goymann.

Zusammenfassung:

Einführung: Viele verhaltensendokrinologische Studien versuchen einen Zusammenhang zwischen der Verteidigung des Brutreviers und der Ausschüttung von Testosteron⁴⁸ herzustellen. Aber wie genau Testosteron und territoriales Verhalten zusammenhängen ist noch unklar und kann von der Ökologie einer Art abhängen. Das Ausmaß, des Einflusses von Testosteron auf territoriales Verhalten ist insbesondere bei Arten, die Reviere sowohl innerhalb als auch außerhalb der Brutzeit verteidigen, noch wenig verstanden. Mit dieser Arbeit schlagen wir vor, dass manche Arten, die Reviere auch in einem anderen Zusammenhang als der Reproduktion verteidigen, die unmittelbare Steuerung des Revierverhaltens durch Androgene⁴⁹ verloren haben – und das sogar während der Brutzeit. Bei solchen Arten könnten nur jene Komponenten des Territorialverhaltens während der Brut unter der Kontrolle der Geschlechtshormone sein, die gleichzeitig als sexuelle Signale wirken.

Ergebnisse: Wir erforschten den Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*), eine Art, die Revierverhalten sowohl innerhalb als auch außerhalb der Brutsaison zeigt. Wir behandelten Revier verteidigende Männchen mit einem Anti-Androgen und einem Aromatasehemmer während der Brutsaison, um sowohl direkte als auch indirekte Wirkungen des Testosterons auszuschließen. Zum ersten Mal drei und zum zweiten Mal zehn Tage nach der Behandlung wurden die behandelten Männchen durch einen simulierten Revierübergriff eines Konkurrenten herausgefordert. Die Behandlung verringerte nicht die territoriale Reaktion als solche, aber es änderte sich der Nachdruck, mit dem das Revier verteidigt wurde: Die behandelten Männchen investierten mehr in Verhaltensweisen, die direkt gegen den Eindringling gerichtet waren, während Männchen, die mit einem Placebo behandelt wurden, mehr Mühe darauf verwandten, mit Gesang zu reagieren. Das ist eine Komponente der Revierverteidigung, der hauptsächlich an den Geschlechtspartner gerichtet ist und weniger an den männlichen Gegner.

Schlussfolgerung: In Verbindung mit früheren Ergebnissen legen diese Daten nahe, dass ein dauerhaftes Territorialverhalten abgekoppelt ist vom Testosteron, zumindest beim Hausrotschwanz. Aber ein hoher Testosteron-Spiegel während der Brutzeit kann abhängig von der sozialen Situation eine Änderung im Gesang fördern.

⁴⁶ Für „life-history“ gibt es kein passendes deutsches Wort. Man kann darunter einen Überbegriff verstehen, der die Phasen eines Vogellebens zusammenfasst. Anm. der Redaktion.

⁴⁷ Ins Deutsche übersetzt von Hubert Schaller, gekürzt und autorisiert von Dr. W. Goymann. Die vollständige englische Originalfassung ist unter dem link abzurufen.

<https://www.dropbox.com/s/of6ewngjxc9z8jj/Hausrotschwanz%20Testosteron.pdf?dl=0> oder in *Frontiers in Zoology*, einem open access journal, nachzulesen.

⁴⁸ Männliches Geschlechtshormon

⁴⁹ Männliche Sexualhormone

Einführung

In Bezug auf die Fortpflanzung werden Testosteron und sein Metabolit⁵⁰ Östradiol als die entscheidenden Hormone betrachtet, die die Motivation für das Revierverhalten und die damit verbundenen Reviergesänge befördern; das gilt für einen weiten Bereich der Wirbeltiere. Insbesondere bei Vögeln sind die saisonalen Spitzen des Hormonspiegels eng verknüpft mit Perioden eines intensiven Wettbewerbs um Reviere und Weibchen. Außerdem spielen Testosteron und Östradiol eine bedeutsame Rolle bei der Aktivierung des Reviergesangs während der Brutsaison. [...] Dennoch kommt es ziemlich häufig vor, zum Beispiel bei Singvögeln, dass Männchen ihre Reviere auch außerhalb der Brutsituation verteidigen, wenn ihre Hoden zurückgebildet sind und der Testosteron-Spiegel niedrig ist. Wenn sich dieses Verhalten über einen längeren Zeitraum - über das Jahr hindurch oder in verschiedenen Lebensabschnitten zeigt, dann kann dieses Verhalten von der Steuerung durch die Hormone abgekoppelt sein. [...] Nur wenige Arten wurden in dieser Hinsicht untersucht. Diese Studien legen nahe, dass Testosteron eine Rolle bei der Regulation des Revierverhaltens während der Brutsaison spielt und zwar auch bei Arten, die ein Revier auch außerhalb der Brutsaison verteidigen. Dennoch scheint der Umfang, den Testosteron zum Revierverhalten beiträgt, bei verschiedenen Arten unterschiedlich zu sein. Die folgenden drei Szenarien mögen diese Unterschiede erklären:

Das erste Szenarium: Bei manchen Arten besteht ein Unterschied in der Intensität der Aggression, mit der das Revier verteidigt wird. Das ist abhängig davon, ob die Auseinandersetzung während oder außerhalb der Brutzeit stattfindet. Die Männchen zeigen außerhalb der Brutzeit nur eine schwache territoriale Aggression. Dieses schwach ausgeprägte Territorialverhalten kann unabhängig vom Testosteron sein, andererseits kann Testosteron beim Brutgeschäft das Revierverhalten verstärken. Das ist z. B. beim Kleiber *Sitta europaea* der Fall.



Kleiber ♂ verengt das Flugloch. Nur das aufmerksam beobachtende Weibchen wurde in der Nähe geduldet. 20.03.2014. Photo: H. Schaller.

⁵⁰ Metabolit: Zwischenprodukt bei einem biochemischen Stoffwechsel.

Das zweite Szenarium: Testosteron kann das Revierverhalten in und außerhalb der Brutzeit unterstützen. Aber die Quelle der Testosteron-Ausschüttung kann davon abhängen, in welchem Lebensabschnitt sich der Vogel befindet. Singammern *Melospiza melodia*⁵¹ zeigen eine ähnlich intensive territoriale Aggressivität sowohl während als auch außerhalb der Brutsaison. Außerhalb der Brutzeit, wenn der Testosteron-Spiegel niedrig ist, kann das Testosteron im Gehirn erzeugt werden durch enzymatische Umwandlung von Dehydroepiandrosteron, das nicht in den Keimdrüsen, sondern vor allem in den Nebennieren produziert wird.



Singammer. Song Sparrow. *Melospiza melodia*. 25.05.2012. Die „zutrauliche“ Annäherung an den Photographen könnte als Territorialverhalten verstanden werden. Bildunterschrift und Photo: H. Schaller.

Das dritte Szenarium: Während der Brutsaison können die sexuellen Steroide ausschließlich jene Teile des Territorialverhaltens aktivieren, die im Zusammenhang mit der Brut bedeutsam sind. Das Revierverhalten besteht aus verschiedenen Komponenten: Reviergesang, Rufe, Bewegung im Raum, z. B. Annäherung auf weniger als 5 m, Drohgesten und direkter Angriff. Ähnlich wie die Balz können diese unterschiedlichen Komponenten des Revierverhaltens auf unterschiedlichen hormonellen Wegen gesteuert werden. Während der Brutsaison kann Testosteron speziell jene Teile des Territorialverhaltens aktivieren, die auch eine Signalwirkung auf die Weibchen haben. Zum Beispiel können Manipulationen mit dem Testosteron beim Rebhuhn *Perdix perdix* speziell die Rufe – die an das Kreischen rostiger Tore erinnern - beeinflussen und damit die Signalwirkung für die Weibchen. [...]

⁵¹ Eine verbreitete nordamerikanische Art (Anm. der Redaktion)



Rebhuhn *Perdix perdix* ♂ lässt seinen rusty gate call hören. Das Rosenfeld ist deutlich zu sehen. 08.07.2012. Photo: G. Zieger.

Das Ziel dieser Studie war zu erforschen, welche Rolle das Testosteron und sein Metabolit Östradiol spielen, wenn es darum geht, wie das Revierverhalten während der Brutsaison reguliert wird. Als Studienobjekt wurde dafür ein Kurzzieher ausgewählt, der Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*. Wir gingen von der Annahme aus, dass bei dieser Art nur einige Aspekte des Revierverhaltens während der Brutzeit vom Testosteron gesteuert werden. Das würde das oben beschriebene dritte Szenarium stützen. Die Männchen dieser Art verteidigen ihr Revier im Frühling sehr energisch, wenn der Testosteron-Spiegel erhöht ist. Aber sie verteidigen ihr Revier auch im Herbst, unmittelbar vor dem Wegzug, wenn der Testosteron-Spiegel auf einem Basiswert liegt. [...] Anders als bei manch anderen Arten erhöht sich beim Hausrotschwanz der Testosteron-Spiegel nicht während einer feindseligen Begegnung mit anderen Männchen oder während eines simulierten Angriffs auf ihr Territorium mit der Attrappe eines Männchens.

Die aufgelaufenen Hinweise legen nahe, dass bei dieser Art das nicht-gesangliche Revierverhalten unabhängig ist vom Testosteron, während die Häufigkeit des Reviergesangs und die Struktur des Gesangs durch Testosteron oder seine Metaboliten reguliert wird. Hausrotschwänze antworteten in gleichem Maß aggressiv auf einen Revier-Eindringling, egal ob innerhalb oder außerhalb der Brutzeit. Aber sie waren außerhalb der Brutzeit weniger geneigt als Antwort auf eine Revierverletzung zu singen. Darüber hinaus änderte sich der Gesang strukturell bei einer simulierten Revierverletzung. Das schien abhängig zu sein

vom Testosteron oder Östradiol in der Brutzeit. Die Strukturen des Gesangs zeigen möglicherweise die männlichen Qualitäten an oder die Fähigkeit des Männchens und/oder die Bereitschaft, das Revier zu verteidigen; denn der Gesang der adulten Männchen ist charakteristisch – verglichen mit dem Gesang der einjährigen Männchen



Fütternder männlicher Hausrotschwanz – 2. Kalenderjahr - im Duldungskleid (cairei-Kleid). Es liegt nahe, dass wegen des Fehlens geschlechtsspezifischer Farbsignale ein Revierkampf nicht ausgelöst wird. Womöglich unterscheidet sich sein Gesang auch von dem eines Männchens im adulten Kleid. Bildunterschrift und Photo: H. Schaller.

Adulte Männchen haben gewöhnlich bessere Reviere und einen höheren Bruterfolg als einjährige Männchen. Zudem waren die Strukturen des Reviergesangs erweitert, wenn ein Revierkampf stattfand. Auf diese Ergebnisse aufbauend stellten wir die Hypothese auf, dass das Revierverhalten von der Steuerung durch sexuelle Steroide abgekoppelt sein sollte. [...] Wir behandelten männliche Hausrotschwänze mit dem Antiandrogen Flutamid (Flut) und dem Aromatasehemmer Letrozol (Let). Dann forderten wir sie durch einen simulierten Angriff auf ihr Revier heraus, und zwar mit Hilfe einer ausgestopften Attrappe und einem Gesangsplayback. [...] Wir testeten die Männchen drei Tage nach der Behandlung und 10 Tage danach [...].

Ergebnisse

Alle Männchen der Placebo-Gruppe und der mit Flut/Let behandelten Gruppe behielten ihre Territorien während der Periode, in der die Flut/Let-Behandlung wirksam war – ca. drei Wochen. Tatsächlich verteidigten die meisten Männchen ungeachtet der Behandlung dasselbe Revier auch im Herbst, also sechs Monate nach dem Experiment, bevor sie ins Winterquartier zogen. [...] Im allgemeinen unterschieden sich die mit Flut/Let behandelten Männchen und die Männchen der Kontrollgruppe nicht im Verhalten gegenüber dem simulierten Eindringling. Es gab keine bedeutenden Unterschiede in der Latenzzeit⁵², bis sie reagierten, sowie bei anderen agonistischen⁵³ Verhaltensweisen.

⁵² „Latenzzeit“: Zeitraum, in dem noch keine zu erwartende Reaktion erkennbar ist. Anm. der Redaktion.

⁵³ „Agonistisch“ ist abgeleitet von gr. agon = Kampf. Konkrete Verhaltensweisen: Unterschreitung der 5m-Individualdistanz zur Attrappe, Sträuben der Federn. Anm. der Redaktion.

Auch die Anzahl der Reviergesänge war bei den Gruppen annähernd gleich. Aber am 10. Tag sangen die Männchen beider Gruppen signifikant häufiger als am 3. Tag. [Das gilt in höherem Maß für die Männchen der Kontrollgruppe]. In den Maßeinheiten der Gesangsphasen [...] konnten wir keine direkten Auswirkungen der Behandlung finden[...]. Ein Hauptunterschied im Gesang zwischen Kontrollgruppe und den Männchen der Experimentalgruppe zeigte sich jedoch in der Struktur des Gesangs. Bei der Kontrollgruppe gab es einen positiven Zusammenhang zwischen Strophenlänge und Frequenzbreite, d.h. Männchen, die längere Strophen sangen, sangen diese Strophen auch in einem breiteren Frequenzband. Im Gegensatz dazu konnten Männchen aus der Experimentalgruppe entweder die Länge der Strophe maximieren oder das Frequenzband, aber nicht beides zugleich. Dies lässt darauf schließen, dass Testosteron einen Einfluss auf die Qualität des Gesangs hatte, was in erster Linie für die Weibchen interessant sein könnte und weniger für Konkurrenten. Dadurch hatte der Gesang der mit Flut/Let behandelten Männchen im allgemeinen eine vermutlich weniger konkurrenzfähige Wirkung als der Gesang der unbehandelten Kontrollgruppe, deren Gesang möglicherweise eine größere Wettbewerbsfähigkeit anzeigte.

Diskussion (in Auszügen)

Nun reagierten Hausrotschwänze ähnlich wie die meisten anderen Singvogel-Arten, bei denen die Behandlung mit Androgen-Blockern während der Brutzeit nicht das ganze territoriale Verhalten reduzieren, sondern nur einige Komponenten davon [...]. Das unterstützt die Ansicht, dass bei der Revierverteidigung Testosteron den Reviergesang verstärkt (sowohl in der Struktur als in der Häufigkeit). Zum Beispiel wurden männliche Rotschulter-Stärlinge *Agelaius phoeniceus* mit Androgenrezeptor-Blockern und einem Aromatasehemmer behandelt. Diese Männchen verwendeten mehr Zeit für ihre Revierverteidigung in Form von aggressiver Interaktion und Reviergesang – verglichen mit einer Kontrollgruppe von nicht behandelten Männchen. Aber dennoch verloren die behandelten Männchen Teile ihres Reviers.



Rotschulter-Stärling deckt die Farbsignale auf der Mittleren Armdecke auf und zu, um einen Revierkonkurrenten abzuhalten. Dazu stoßen beide Männchen krächzende Rufe aus. Im Hintergrund unscharf: der Eindringling. Sie wenden ihre rote Schulter dem Konkurrenten zu. Der Revierinhaber hat eine andere Sitzhaltung als der Eindringling. 20.05.2012. Alle Photos und Bildunterschriften: Hubert Schaller.



Der Eindringling hinter dem Revierinhaber – jetzt scharf abgebildet – benimmt sich deutlich weniger imponierend. Z. B. macht er sich nicht breit, seine Sitzhaltung ist unauffälliger. Sein Territorialverhalten ist etwas reduzierter. 20.05.2012. Nova Scotia.

Die rote Armdecke wird unter ständigem Krächzen auf- und zugedeckt – ohne Zweifel ein sexueller Schlüsselreiz. 20.05.2012.



Das Weibchen ist aktive Zeugin des Revierkampfes. Es beobachtet genau den Wettstreit der Farben und facht den allmählich erlahmenden Revierstreit der Männchen neu an, indem es ebenfalls die kleine Armdecke nach hinten abhebt und die rötliche mittlere Armdecke zur Schau stellt. Zudem fliegt sie provokant zwischen den Sitzwarten hin und her. Maximale Präsentation des Rotschulter-Stärklings: flach geduckt, Mittlere Armdecke vollständig aufgedeckt. Photos: H. Schaller.



Rotschulter-Stärling präsentiert beim Balzflug den Schlüsselreiz. 02.06.2013. Nova Scotia.



Durch häufiges Krächzen, Sträuben des Kopfgefieders, Flügelzittern und Schwanzzippen fordert das Rotschulter-Stärling-Weibchen nicht nur den Revierinhaber, sondern auch einen Eindringling zur maximalen Balz und Kopula auf. 02.06.2013. Nova Scotia.

Es ist unbekannt, warum männliche Rotschulter-Stärlinge, die mit Anti-Androgenen und Aromatase-Hemmern behandelt wurden, weniger fähig waren ihr Revier zu verteidigen. Aber es ist möglich, dass die Behandlung eine Auswirkung auf die Struktur und damit auf die Qualität des „Gesangs“ haben könnte. [...] Die Weibchen achten auf die Darbietung ihrer Männchen während der Revierkämpfe, was das weibliche Verhalten beeinflusst, das heißt, die Entscheidung, ob sie zu einer „außerehelichen“ Kopulation bereit sind oder nicht. [...] Wir haben an anderer Stelle gezeigt, dass männliche Hausrotschwänze keine Erhöhung des Testosteron-Spiegels zeigen während einer simulierten und realen Begegnung mit anderen Männchen [...]. Aber offensichtlich verhinderte das nicht, dass sie ihre Revierverteidigung bei späteren Angriffen verstärkten. Im Gegensatz dazu erhöht sich bei Singammern der Testosteron-Spiegel bei einem simulierten Angriff auf das Revier. Und dieser Anstieg scheint die Beharrlichkeit zu verstärken, mit der ein Eindringen ins Revier beantwortet wird, auch wenn der Anreiz nicht mehr gegeben ist.



Singammer. Song Sparrow. Bei der Störung im Revier flogen die Männchen zur Verblüfung des Photographen näher heran und „bezogen Stellung“. 24.05.2012. Nova Scotia. Bildunterschrift und Photo: H. Schaller.

Schlussfolgerungen:

Bei einigen Arten, die ein Revier während und außerhalb der Brutzeit verteidigen, kann das Territorialverhalten sogar während des Brütens abgekoppelt sein vom Testosteron oder seinen Metaboliten (Östradiol). Eher können Testosteron oder Östradiol Teile des Territorialverhaltens ändern, die von spezifischer Bedeutung für die Brutsaison sind. Testosteron kann den Nachdruck, mit dem das Territorium verteidigt wird, auf solche Komponenten lenken, die im Brutzusammenhang wichtig sind. Dabei können diese Verhaltensweisen den Signalwert verändern und die Qualitäten anderen Männchen - Eindringlingen oder Nachbarn - anzeigen, aber auch den weiblichen Zeugen des territorialen Konflikts. Solche von der Situation abhängigen Änderungen in der Struktur des Gesangs während der Brutzeit können durch den saisonalen Anstieg des Testosterons unterstützt werden. Es scheint daher fundamentale Unterschiede zwischen verschiedenen Arten zu geben, inwieweit territoriales Verhalten durch Testosteron oder dessen Metaboliten in unterschiedlichen Lebensphasen moduliert wird. Diese Unterschiede können direkt die Ansprechschwelle für die Interaktion der Männchen betreffen, welche wiederum von der Lebensphase des Vogels und den Umweltbedingungen abhängen kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch der Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft in Unterfranken Region 2](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [2015](#)

Autor(en)/Author(s): Apfelbeck Beate, Mortega Kim G., Kiefer Sarah, Kipper Silke, Goymann Wolfgang

Artikel/Article: [VII. Territorialverhalten 149-158](#)