Hans Peter Kollar

Jagen und Sammeln aus öko-ethologischer Sicht

In den letzten zwei Jahrzehnten bildeten sich in der öko-ethologischen Literatur einige markante Schwerpunkte heraus, um die sich jeweils sehr rasch eine Schar von vorwiegend theoretischen Arbeiten sammelte. Viele dieser Arbeiten haben seither in zahlreichen Veröffentlichungen nicht nur öko- ethologischer Natur Erwähnung gefunden und beeinflußten sie als ausgesprochener oder nicht ausgesprochener Interpretationshintergrund. Einer dieser kontroversiellen Kristallisationskerne moderner öko-ethologischer Forschung ist auf dem Gebiet der Nahrungsökologie entstanden, und über diesen Fragenkomplex soll hier ein kurzer Überblick gegeben werden.

Als Zündfunke für das explosionsartige Anwachsen der Literatur auf diesem Fachgebiet der Öko-Ethologie fungierte in erster Linie die Optimalitätstheorie, die in Arbeiten von MacArthur & Pianka (1966), Schoener (1971), Krebs (1978) und anderen entwickelt wurde. Sie geht von der Überlegung aus, daß im Laufe der Evolution auf alle Organismenarten, die auf die Aufnahme organischer Verbindungen als Energiequelle angewiesen sind, ein starker Selektionsdruck auf effiziente Methoden des Nahrungserwerbs (und anderer Lebensfunktionen) gewirkt haben muß. Organismen, die mit möglichst geringem Aufwand, d. h. mit wenig Energieeinsatz, einen möglichst großen Effekt erzielen, hier also einen hohen energetischen Gewinn durch Nahrungsaufnahme, müssen durch Selektion begünstigt worden sein. Man stellte Kosten/Nutzen-Rechnungen auf: Was kosten verschiedene Methoden des Nahrungserwerbs, d. h. wieviel Zeit und Energie muß ich aufwenden, um unter dem Strich einen möglichst hohen Nettogewinn an Energie zu erzielen? Organismen, die dieses Kosten/Nutzen-Verhältnis günstig halten, also effektive Nahrungserwerber sind, haben einen Selektionsvorteil, pflanzen sich fort und leisten ihren Beitrag dazu, daß die Methoden des Nahrungserwerbs im Laufe der Evolution immer effizienter werden. Es entstehen spezialisierte Jäger auf der einen Seite, die ihr enges Beutesprektrum effizienter nutzen als jeder nicht darauf spezialisierte Konkurrent, und Generalisten auf der anderen Seite, die dank ihrer weiten ökologischen Bandbreite eine große Vielfalt an Nahrungsobjekten nützen können und so ihren Energiebedarf decken.

Individuen, aber auch mehr oder weniger abgegrenzte Fortpflanzungseinheiten von Gruppen über die Population bis zur Art, sind dauerndem Selektionsdruck ausgesetzt: einerseits durch die abiotischen Faktoren ihrer Umwelt, z. B. Klima, andererseits durch biotische Faktoren, z. B. Nahrungskonkurrenten. Da nun 2 Arten nicht die gleiche ökologische Nische besetzen können, d. h. nicht die gleichen Ressourcen von Nahrung bis Nistbiotop nutzen können (Konkurrenzausschlußprinzip), mußte es zur Entstehung einer sehr großen Vielfalt an Formen des Nahrungserwerbs kommen. Die Unterschiede liegen nun oft tatsächlich weniger in der Art der genutzten Nahrung, als vielmehr in der besonderen Methode, diese Energiequelle zu nützen, also meist im Verhalten. Die unterschiedliche Ausprägung des Verhaltens unter verschiedenen ökologischen Bedingungen ist der wesentliche Forschungsgegenstand der Öko-Ethologie.

Betrachtet man nun die Vielfalt an Formen des Nahrungserwerbs im Tierreich, so wird schnell deutlich, daß eine eindeutige Abgrenzung der Begriffe Jagen und Sammeln innerhalb des weiten Spektrums nicht so einfach ist wie in der Alltagssprache. Wenn etwa eine Blaumeise kleine Spinnen, Mücken und Blattläuse im Blattwerk eines großen Baumes aufpickt — jagt sie oder sammelt sie (auf)?

Jagen muß im ökologischen Zusammenhang als spezifische Form des Räubertums, (in der überwiegend englischsprachigen Literatur »predation«), angesehen werden. Ein Räuber (im Englischen »predator«) ist nach Begon et al. (1986) sowie Schaefer & Tischler (1983) dadurch gekennzeichnet, daß er seine Beute sofort tötet und in der Regel mehr als ein Individuum des Beutetiers für seine Entwicklung benötigt, wenn auch zwischen den einzelnen Freßakten eine gewisse Zeit ohne Nahrungserwerb verstreicht. Die Erlangung der Beute ist dem Räuber jedoch erschwert: durch Versteckheit (z. B. Wespennest im Wiesenboden/Wespenbussard), Wehrhaftigkeit (z. B. Igel/Fuchs) oder durch Beweglichkeit (z. B. Gazelle/Gepard). Diese zuletzt genannte Mobilität der Beute und ihre Überwindung, also das Fangen, kommen speziell für den Jäger hinzu. Die Definition von Koenig 1971: »Jagen ist das Fangen bewegter Beute, die zu entfliehen versucht« trägt dem Rechnung. Dem Räuber jedoch, nicht dem Jäger, muß der Sammler gegenübergestellt werden: Er nimmt eine größere Anzahl relativ gleichförmiger Nahrungsobjekte aus der Umgebung auf, ohne die einzelnen Objekte erst aufspüren, verfolgen und überwältigen zu müssen. Auch das Töten der Beute kann unterbleiben, oft wird sogar nur ein Teil der Nahrungsobjekte genutzt, z. B. bei Weidegängern. Den Räubern und Sammlern können als dritte Gruppe unter den Organismen, die sich von lebender Substanz ernähren, die Parasiten und Parasitoiden zur Seite gestellt werden. Parasiten gehen zumeist eine enge räumliche und zeitliche Verbindung mit einem oder wenigen Individuen ihres Wirtes ein und ernähren sich von dessen lebender Substanz, meist ohne den Wirt zu töten (z. B. Bandwurm). Parasitoide dagegen töten ihren Wirt immer, allerdings erst nach einer gewissen Zeitspanne, während der sie sich wie Parasiten von der lebenden Substanz des Wirtes ernähren. Viele Hymenopteren (Hautflügler: v. a. Bienen, Wespen) und Dipteren (Fliegen) gehören hierher: Die Weibchen dieser Arten legen ihre Eier in oder an die Wirtstiere (Insekten, Spinnen), und diese entwickeln sie dann in oder an dem Wirt, der sich üblicherweise selbst im Larvenstadium befindet, um ihn nach vollendeter Entwicklung zu töten.

All diesen Formen des Nahrungserwerbs ist ein Ziel gemeinsam: die Maximierung des Energiegewinns. Effiziente Nutzung der Nahrungsquellen hat 3 wesentliche Vorteile:

1. Sie macht konkurrenzstark in der unmittelbaren Auseinandersetzung mit Konkurrenten (in der Ökologie Interferenz genannt), etwa bei Territorialkämpfen (hier ist der Raum die verteidigte Ressource), aber auch im mittelbaren Wettbewerb um Ressourcen (z. B. Nahrung, Ausbeutungskonkurrenz, s. z. B. Pianka 1980).
2. Sie erhöht die Fortpflanzungsrate und vergrößert damit den genetischen Beitrag des betreffenden Individuums zur nächsten Generation.
3. Sie verkürzt die Zeit, die zur Deckung des Energiebedarfs benötigt wird, und läßt mehr Zeit für die Verhaltensweisen anderer Funktionskreise wie Fortpflanzung, Feindvermeidung, Komfortverhalten usw.

Nach dem Gesagten könnte man erwarten, daß Tiere, wenn sie einmal eine Nahrungsquelle entdeckt haben, diese vollständig nutzen, d. h. alles auffressen, was da ist, um den Energiegewinn zu maximieren. Das tun sie jedoch meist nicht. So zeigte z. B. Davies (1977), daß Trauerbachstelzen (*Motacilla alba yarrellii*) im Versuch aus einem Angebot an Futterfliegen mit verschiedenem Energiegehalt die mit dem höchsten Energiegehalt bevorzugten, die nächstenergiereiche Klasse an Fliegen jedoch signifikant vernachlässigten, obwohl mehr davon angeboten wurde. Warum? Warum fraßen die Vögel nicht einfach alles auf, was da war?

Die Theorie des optimalen Nahrungserwerbs versucht darauf eine Antwort zu geben: Es kommt ja nicht nur auf den Energiegehalt an, sondern auch auf den Aufwand, den man treiben muß, um in den Genuß dieses Energiegehaltes zu kommen — vgl. obige Kosten/Nut-

zen-Rechnung. Übersteigt der Aufwand den Gewinn, wird die Sache unrentabel und man sollte sich nach einem neuen Nahrungsobjekt umsehen. Anders ausgedrückt (nach MacArthur & Pianka 1966):

$$\frac{E_i}{h_i} \geqq \frac{\bar{E}}{(\bar{s} + \bar{h})}$$

E_i. . . Energiegehalt
h_i. . . »Hantierzeit«
} des nächst profitablen Beuteobjekts

$\bar{E}$. . . durchschnittlicher Energiegehalt
$\bar{h}$. . . durchschnittliche Hantierzeit
$\bar{s}$ . . . durchschnittliche Suchzeit
} der gegenwärtigen Beuteobjekte

»Hantierzeit« (engl. »handling time«) ist die Zeit, die zum Verfolgen, Fangen, Verzehren bzw. Aufnehmen des Beuteobjekts benötigt wird. Sie ergibt hier zusammen mit der Suchzeit ein Maß für den oben erwähnten »Aufwand«.

Damit nun ein Individuum von einem bestimmten Beuteobjekt auf das nächstprofitable übergeht, muß das Verhältnis von Energiegehalt zu Hantierzeit dieses nächstprofitablen Beuteobjekts größer oder zumindest gleich sein wie der *durchschnittliche* Energiegewinn, der am gegenwärtigen Beuteobjekt zu erzielen ist. Daraus folgt:

1. Sammler sollten eher Generalisten sein: Tiere, bei denen die Suchzeit im Vergleich zur Hantierzeit sehr groß ist, sollten jedes nächstbeste aufgefundene Beuteobjekt nutzen. Durch ein kleines h_i vergrößert sich ja E_i und erreicht sehr schnell den Wert von $\bar{E}$.
   Dies trifft z. B. auf Singvögel zu, die das Geäst der Baumkronen auf der Suche nach Insekten durchstreifen. Die Hantierzeit, also die Zeit, die zum Aufpicken des Insekts benötigt wird, ist relativ kurz im Vergleich zur Suchzeit, und jedes gefundene Insekt wird auch gefressen. In Summe erhöht sich der Energiegewinn für den Generalisten durch die Nutzung eines breiten Nahrungsspektrums, im Gegensatz zum Spezialisten.
2. Jäger sind häufig Spezialisten: Hier übertrifft die Hantierzeit die Suchzeit meist bei weitem. Um ein positives Verhältnis von $\bar{E}$ und $\bar{h}$ zu sichern, muß $\bar{E}$ möglichst groß gehalten werden: nur die profitabelste Beute sollte genutzt werden.
   Löwen leben mit ihrer Beute meist im selben Biotop zusammen, müssen also nicht lange suchen, wohl aber unter Umständen lange jagen, und auch die Verwertung selbst nimmt einige Zeit in Anspruch. Wenn es also schon so energieaufwendig ist, die Beute zu überwältigen, sollte sie möglichst energiereich sein. Andererseits sollte der Jäger bestrebt sein, die Hantierzeit, hier in erster Linie die Verfolgung, möglichst kurz zu halten. Viele Jäger bevorzugen also Opfer, die leichter zu fangen sind: die Jungen, die Kranken und die Schwachen (nach Begon et al. 1986). Der moderne menschliche Jäger geht übrigens umgekehrt vor: Er spezialisiert sich zumeist auf die erwachsenen, gesunden und starken Tiere mit der besten Trophäe.
3. Bei sinkendem Nahrungsangebot ist es für den Konsumenten günstiger, Generalist zu sein als Spezialist und umgekehrt. Dies ergibt sich logisch aus dem bereits besprochenen Wechselverhältnis von Such- und Hantierzeit und ist auch dem Hausverstand geläufig: Bei drohender Nahrungsknappheit wird gehamstert, im Überfluß dagegen wird man wählerisch. Mit anderen Worten: Sinkt das Nahrungsangebot, sammelt sich ein Organismus die Energie, die er zur Aufrechterhaltung seiner Körperfunktionen braucht, notfalls auch kleinweise

zusammen, während er bei einem Überangebot die besten, profitabelsten, schmackhaftesten oder imponierendsten Beuteobjekte zu erjagen trachtet.
Im Tierreich wurde diese Regel an so unterschiedlichen Lebensformen wie Kohlmeise (Krebs et al. 1977) und Sonnenbarsch (Werner & Hall 1974) nachgewiesen.

4. Das Umsteigen auf die nächst profitable Beute hängt *n i c h t* von deren Dichte ab. Entscheidend ist lediglich der Energiegewinn im Verhältnis zu Hantierzeit und Suchzeit der profitabelsten Beute (im Durchschnitt), nicht aber s_i. Die Antreffhäufigkeit, also die Dichte der nächst profitablen Beute sollte demnach unerheblich sein, ihre Nutzung hängt ausschließlich von ihrem Energiegehalt im Verhältnis zur Hantierzeit ab.

Diese Überlegungen der Theorie vom optimalen Nahrungserwerb lagen und liegen vielen Modellen und Hypothesen der modernen, z. T. recht quantitativen Öko-Ethologie zugrunde. Wie jedoch häufig kritisiert worden ist (und nicht zuletzt auch im deutschen Sprachraum), übertrifft die Zahl der Modelle bald die Zahl der empirischen Untersuchungen. Mehr Forschung am Objekt selbst wird daher gefordert, und in dieser Forderung begegnen einander die »klassische«, von der Vergleichenden Verhaltensforschung her kommende Öko-Ethologie und die moderne, meist als »behavioural ecology« bezeichnete Öko-Ethologie angelsächsischer Prägung. Insbesondere Freilanduntersuchungen finden wieder vermehrt ihr verdientes Interesse, so daß Theorien und Modelle eher aus der Forschung am Tier selbst resultieren und nicht umgekehrt. Es hat sich nämlich gezeigt, daß beim Nachprüfen einiger Modelle mittels empirischer Untersuchungen die Tiere nicht so gut funktionierten wie die Modelle. Dafür gibt es neben individuellen Varianten eine Reihe von Erklärungsansätzen, wie z. B. Krebs et al. (1983): Tiere verhalten sich im konkreten Fall eher nach einer Faustregel, in die Faktoren wie Erinnerungen, Erwartungen, aktuelle sensorische Fähigkeiten usw. eingehen.

Grundsätzlich können und sollen jedoch theoretische Überlegungen wie die beschriebenen das aktuelle Verhalten von Individuen nicht exakt darstellen, sondern Grundtendenzen der Evolution nachzeichnen, die wirksam sein müssen, wenn auch die Annäherung an das Optimalbild des Modells in der Realität sehr verschieden ausfällt. Das steht auch nicht zu der Tatsache im Widerspruch, daß viele Modelle zu starr sind und durch Variablen, die eben in der Natur wirksam sind, ergänzt werden müssen. So gehen z. B. Optimalitäts-Modelle wie das besprochene meist von einer konstanten Profitabilität, also einem konstanten Energiegehalt der Beuteobjekte aus. In der Realität jedoch kann diese Profitabilität dichteabhängig sein, etwa mit steigender Antreffhäufigkeit der Individuen einer Beutetierpopulation sinken, was das Umsteigen auf einen anderen Beutetyp erleichtert. Unter den vielen Faktoren, die auf die konkrete Ausprägung von Formen des Nahrungserwerbs einwirken, sind zudem die folgenden besonders erwähnenswert:

Räuberdruck: Verhaltensweisen potentieller Beutetiere, die dem Raubfeind die Annäherung an seine Beute sowie ihre Verfolgung und Überwältigung erschweren, beeinflußen auch das Verhalten im Dienst des Nahrungserwerbs. So sichern viele Tiere, die im offenen Gelände äsen, mehr oder weniger regelmäßig, um herannahende Gefahren rechtzeitig zu entdecken. Dieses Verhalten zeigen sowohl steppenbewohnende Huftiere als auch Großvögel wie Wildgänse oder Großtrappen. Sichern verkürzt die Freßrate im Zusammenwirken mit einer Reihe anderer Faktoren wie Truppgröße, Alter der Tiere, Sozialgefüge usw. (z. B. Bertram 1980, Hafner 1982, Metcalfe 1984, Underwood 1982). Weiter seien die bekannten Vogelschwärme, z. B. Stare, und Fischschulen erwähnt, die dem Raubfeind (Greifvogel oder Hecht) das Herausfangen und Isolieren eines einzelnen Beutetiers erschweren (s. z. B. Curio 1976).

Bestimmte *Inhaltsstoffe* wie Toxine, Zucker, aromatische Verbindungen, Säuren u. v. a. können die Wahrscheinlichkeit und den Grad der Nutzung bestimmter Nahrungstypen beeinflußen, wie z. B. Nektar im Zusammenwirken mit Zuckergehalt, Blütenfarbe und -morphologie usw. (s. z. B. Real 1981, Freeland & Janzen 1974).

Tiere können ein sogenanntes »*Suchbild*« entwickeln, d. h., sie lernen, einen kryptischen, also schwierig auffindbaren Nahrungstyp sicher zu entdecken und spezialisieren sich in der Folge darauf (Tinbergen 1960). Das Konzept des Suchbildes ist viel diskutiert worden, neuerdings hat z. B. Lawrence (1986) Suchbilder bei Kohlmeisen (*Parus major*) nachgewiesen.

Thermodynamische Faktoren wirken begrenzend und regulierend auf die Nutzung von Ressourcen ein. Hummeln z. B. können auch noch unter ungünstigen, kühlen und feuchten Witterungsbedingungen Pollen und Nektar sammeln, wenn die kleineren, weniger behaarten solitären Wildbienen und Honigbienen den Blütenbesuch einstellen müssen (Heinrich 1976). Durch solche und andere Mechanismen, etwa Aufteilung der Tiere auf verschiedene Nistbiotope und jahreszeitliche Flugzeiten, wird die Nischentrennung sichergestellt (vgl. Konkurrenzausschlußprinzip), wenn die Nischen einander auch überlappen können, wie hier im Falle der blütenbesuchenden Insekten.

Nahrung kann räumlich unterschiedlich *verteilt* sein. Sehr häufig ist Nahrung geklumpt verteilt. Das wirft die Frage auf, wie solche Nahrungsflecken (engl. »patches«) optimal genutzt werden können. Besonders bekannt geworden ist in diesem Zusammenhang das sogenannte Grenzertragstheorem (»marginal value theorem«) von Charnov (1976): Je länger ein Individuum sich in einem Nahrungfleck aufhält, desto mehr Energie verbraucht es darin bei der Nahrungsaufnahme. Der Ertrag daraus wächst jedoch nicht proportional zum Energieverbrauch, sondern erreicht nach einer gewissen Zeit ein Plateau — einen Grenzwert —, und kann sogar wieder absinken. Man kann also errechnen, wann das Individuum den Nahrungsfleck wieder verlassen sollte, obwohl noch Nahrung da ist (Diskussion z. B. in Huntingford 1984, Begon et al. 1986).

Eine weitere Komplikation ergibt sich dort, wo Tiere ihre Nahrung nicht an Ort und Stelle verzehren, sondern an einen bestimmten zentralen Ort (das Nest, den Bau usw.) transportieren. Auch dafür wurde ein Optimalitätsmodell entwickelt, das »Zentralstellen-Modell« bzw. »central place foraging«-Modell. Aus größerer Entfernung herangeschaffte Nahrungsobjekte sollten z. B. energiereicher sein, wobei verschiedene Faktoren wie Länge des Transportweges, energetischer Aufwand beim Transport u. a. in die Rechnung eingehen (Orians & Pearson 1979). Derartige Zusammenhänge wurden immerhin auch tatsächlich an so verschiedenen Lebensformen gefunden wie Insekten (soziale Faltenwespe: Kasuya 1982), Vögeln (z. B. Bienenfresser: Hegner 1982) und Säugetieren (Ratte: Killeen et al. 1981, Biber: Jenkins 1980). Wie aber erst kürzlich an Honigbienen gezeigt werden konnte, verhalten sich die Tiere auch hier nur bedingt modellgerecht — das grobe Grundprinzip des Modells stimmt jedoch (Schmid-Hempel 1986).

Zudem verlaufen auch die Suchwege nahrungssuchender Tiere nicht zufällig und ungerichtet, sondern tragen der räumlich unterschiedlichen Verteilung der Nahrungsobjekte Rechnung. Bei geklumpt verteilter Nahrung etwa, einem der häufigsten Fälle, würde eine Route, die innerhalb des Nahrungsflecks engere Wendungen vorsieht als außerhalb, erfolgversprechend sein, und blütenbesuchende Insekten können ihren Sammelerfolg dadurch erhöhen, daß sie sich in der Wiederkehrrate zu einzelnen Blüten an die wechselnde Nektarproduktion der Blüten halten. In jedem Falle sollte die Antreffhäufigkeit des Nahrungsobjekts, aber übrigens auch eines Wirts (bei Parasiten) oder eines Fortpflanzungspartners, maximiert werden. Daß dies

sehr häufig der Fall ist, wurde ebenfalls wieder quer durchs Tierreich nachgewiesen, z. B. bei Wanzen (Glen 1975), Schmetterlingsraupen (Jones 1976), Stichling (Thomas 1974) und Trauerschnäpper (Bibby & Green 1980). Am zuletzt genannten Trauerschnäpper z. B. konnten Bibby und Green an durchziehenden Vögeln in Portugal zeigen, daß die Vögel Gruppen von Bäumen in einem solchen Rhythmus nach Nahrungstieren (Ameisen, Wespen und Käfer) absuchten, daß ihre Wiederkehrrate zu einzelnen Bäumen der höchsten Wahrscheinlichkeit entsprach, dort Futtertiere anzutreffen. Bedenkt man, daß die untersuchten Trauerschnäpper in Portugal Fettreserven für ihren langen Flug über die Sahara sammelten, wird die große Bedeutung einer effizienten Nahrungssuche offensichtlich.

Schließlich treten bei einigen Arten *soziale Randbedingungen* auf und beeinflußen das Verhalten nicht nur beim Nahrungserwerb. Bei Primaten wird dies besonders deutlich. Ihr stark vergrößertes Gehirn, der beginnende aufrechte Gang und das damit verbundene zunehmende Freiwerden der Hände sowie die Differenzierung dieser Hände zu vielfältig einsetzbaren Greifwerkzeugen ermöglichte es höher entwickelten Primatenarten, neue Methoden des Nahrungserwerbs anzuwenden und sich neue, besonders nährstoffreiche Nahrungsquellen zu erschließen. Das durch die nach vorne gerückten Augen mit überschneidenden Sehfeldern entscheidend verbesserte Gesichtsfeld kam im Zusammenwirken mit hochentwickelten sensomotorischen Fähigkeiten dem Hantieren mit verschiedensten Objekten, ob Nahrung oder Werkzeug, zugute. Es bot sich nun auch die Möglichkeit, versteckte, in die Umwelt eingebettete Nahrungsobjekte nicht nur dank Raumintelligenz und sonstiger mentaler Leistungen aufzuspüren, sondern sie auch aus der Umwelt herauszulösen und zum Verzehr herzurichten. Mit Hilfe der Hände konnte im stereoskopischen Gesichtsfeld zerteilt, geschält, abgehobelt, zerrupft und zerpflückt werden. Die Primatengattungen, die beim Nahrungserwerb am intensivsten ihre Hände und Werkzeuge gebrauchen, haben das größte Gehirn (*Cebus, Pan* und *Homo*; Gibson 1986).

Mit einer hochentwickelten Großhirnrinde verbinden wir jedoch neben besonderen sensomotorischen Fähigkeiten auch ein erhöhtes Maß an Intelligenz. Diese bewährt sich nun nicht nur bei der Ressourcennutzung, sondern auch, und vielleicht in erster Linie, im sozialen Bereich. Sie ermöglicht es, persönliche Bindungen aufzubauen und ein soziales Gefüge mit all seinen Konflikten, Aggressionen und Bedrohungen von außen aufrechtzuerhalten. Verhaltensweisen aus verschiedenen Funktionskreisen werden in den sozialen Dienst gestellt, z. B. Körperpflegeverhalten, Feindvermeidungsverhalten und eben auch Verhaltensweisen des Nahrungserwerbs. Füttern und Nahrungteilen gewinnen soziale Bedeutung, Variationen und Innovationen bei Erwerb und Zubereitung von Nahrungsobjekten treten auf und werden vermittelt. Effizientes gemeinsames Jagen und, je nach ökologischem Bedarf, Sammeln wird möglich und notwendig.

Diese Zusammenhänge sind in Modellen wohl nicht mehr faßbar. Dennoch gelten auch für komplizierte Sozialgefüge grundlegende ökologische Gesetzmäßigkeiten, die einerseits als einfache logische Zusammenhänge ausgedrückt werden können (auch in Symbolschrift), andererseits aber auch ständiger empirischer Überprüfung in öko-ethologischer Feldforschung bedürfen.

Diese Forschungsarbeit gewissenhaft zu leisten, ihre Ergebnisse auf ihren Beitrag zum Verständnis der Evolutionsvorgänge zu überprüfen und, wo möglich, im praktischen Natur- und Umweltschutz anzuwenden, wird jedenfalls auch in Zukunft vorrangige Aufgabe der Öko-Ethologie bleiben.

Literatur

Begon, M., Harper, J. L., an C. R. Townsend (1986): Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh Palo Alto Melbourne. 876 pp.

Bertram, B. C. R. (1980): Vigilance and group size in ostriches. Animal Behaviour, 18, 278 - 286

Bibby, C. J., and R. E. Green (1980): Foraging behaviour of migrant Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. Journal of Animal Ecology, 49, 507 - 521

Charnov, E. L. (1976): Optimal foraging: The marginal value theorem. Theoretical Population Biology, 9, 129 -136

Curio, E. (1976): The Ethology of Predation. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York. 242 pp.

Davies, N. B. (1977): Prey selection and social behaviour in wagtails (Aves: Motacillidae). Journal of Animal Ecology, 46, 37 - 57

Freeland, D. J. and D. H. Janzen (1974): Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. The American Naturalist, 108, 269 - 286

Gibson, K. R. (1986): Cognition, brain size and the extraction of enbedded food resources. p 93 - 103, in: Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour, S. G. Else and P. C. Lee, eds., Cambridge University Press, 410 pp.

Glen, D. M. (1975): Searching behaviour and prey density requirements of *Blepharidopterus angulatus* (Fall.) (Heteroptera: Miridae) as a predator of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* (L.), and leafhopper *Alnetoidea alneti* (Dahlbom). Journal of Animal Ecology, 44, 115 - 134

Hafner, H., Boy, V. and G. Gory (1982): Feeding methods, flock size and feeding success in the Little Egret *Egretta garzetta* and the Sqacco Heron *Ardeola ralloides* in Camargue, Southern France. Ardea, 70, 45 - 54

Hegner, R. E. (1982): Central place foraging in the White Fronted Bee-eater. Animal Behaviour, 30, 953 - 963

Heinrich, B. (1976): Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. Ecology, 57, 874 - 889

Huntingford, F. A. (1984): The Study of Animal Behaviour. Chapman and Hall, London New York. 411 pp.

Jenkins, S. H. (1980): A size — distance relation in food selection by beavers. Ecology, 61, 740 - 746

Jones, R. E. (1976): Search behaviour: a study of three caterpillar species. Behaviour, 237 - 259

Kasuya, E. (1982): Central place water collection in a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*. Animal Behaviour, 30, 1010 - 1014

Killeen, P. R., Smith, J. P. and S. J. Hansen (1981): Central place foraging in Rattus norvegicus. Animal Behaviour, 29, 64 - 70

Koenig, O. (1971): Das Paradies vor unserer Tür. Verlag Fritz Molden, Wien München Zürich, 448 pp.

Krebs. J. R. (1978): Optimal foraging: decision rules for predators. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. (J. R. Krebs and N. B. Davies eds.), pp. 91 - 121. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Krebs, J. R., Eriksen, J. T., Webber, M. I. and E. L. Charnov (1977): Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). Animal Behaviour, 25, 30 - 38

Krebs, J. R., Stephens, D. W. and W. J. Sutherland (1983): Perspectives in optimal foraging. In: Perspectives in Ornithology (G. A. Clark and A. H. Brush eds.), Cambridge University Press, New York.

Lawrence, E. S. (1986): Can great tits (*Parus major*) acquire search images? Oikos, 47, 3 - 12

MacArtbur, R. H. and E. R. Pianka (1966): On optimal use of a patchy environment. American Naturalist, 100, 603 - 609

Metcalfe, N. B. (1984): The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? Animal Behaviour, 32, 981 - 985

Orians, G. H. and N. E. Pearson (1979): On the theory of central place foraging. In.: Analysis of ecological systems (D. J. Horn, R. D. Mitchell and G. R. Stairs eds.), 155 - 177. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA.

Pianka, E. R. (1980): Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. In: Theoretische Ökologie (R. M. May ed.), 87 - 128. Verlag Chemie, Weinheim. (Theoretical ecology — principles and applications (dt.), Blackwell Scientific Publications, Oxford 1976)

Real, L. A. (1981): Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behaviour of bees and wasps on artificial flowers. Ecology, 62, 20 - 26

Schaefer, M. und W. Tischler (1983): Ökologie. 2. Aufl. Wörterbücher der Biologie. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, UTB Wissenschaft 430, 354 pp.

Schmid-Hempel, P. (1986): Do honeybees get tired? The effect of load weight on patch departure. Animal Behaviour, 34, 1243 - 1250

Schoener, T. W. (1971): Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics, 2, 369 - 404

Thomas, G. (1974): The influences of encountering a food object on subsequent searching behaviour in *Gasterosteus aculeatus* L. Animal Behaviour, 22, 941 - 952

Tinbergen, L. (1960): The natural control of insects in pinewoods 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Archives neerlandaises de Zoologie, 13, 266 - 336

Underwood, R. (1982): Vigilance behaviour in grazing African antelopes. Behaviour, 79, 81 - 107

Werner, E. E. and D. J. Hall (1974): Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*. Ecology, 55, 1042 - 1052

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Matreier Gespräche - Schriftenreihe der Forschungsgemeinschaft Wilheminenberg

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 1989

Autor(en)/Author(s): Kollar Hans Peter

Artikel/Article: Jagen und Sammeln aus öko-ethologischer Sicht 259-265