

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen des Vereins Sächsischer Ornithologen

Neue Ergebnisse der Revierforschung

Meise, Wilhelm

1936

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-96644

Mitteilungen

des
Vereins sächsischer Ornithologen
im Auftrage des Vereins herausgegeben
von Rud. Zimmermann, Dresden

Band 5

Ausgegeben im Juni 1936

Heft 1

Neue Ergebnisse der Revierforschung

Von Wilhelm Meise, Dresden

Die wichtigsten neuen Stellungnahmen zur „Reviertheorie“	2
Teilfragen	3
Paarbildung und Revier	3
Ehe und Revier	6
Verteidigung des Reviers	6
Gesang und Revier	11
Jahreszeitlicher Wechsel und Wechsel von Jahr zu Jahr	12
Theoretisches	13
Revier und Lebensraum	13
Begriff des Reviers	14
System der Reviere	16
Funktion des Revierbesitzes	18
Literatur	21

Seit ich 1930 versuchte, unser Wissen vom Revierbesitz im Vogelleben zusammenzufassen (25¹⁾), sind in steigender Fülle Veröffentlichungen zur gleichen Frage erschienen. Ein neuer Ueberblick dürfte sich daher lohnen. Denn wenn es auch immer mehr üblich wird, bei feineren Brutbeobachtungen auf die Verteilung der Art innerhalb der bewohnten Fläche, auf die Errichtung, Verteidigung und Bedeutung der Reviere einzugehen, so ist doch weniger denn je eine Einigung über die Grundfragen erzielt. Wir wissen nicht eindeutig, welches die Funktion des Revierbesitzes ist, ja, wir finden die verschiedensten Begriffsbestimmungen für das, was die Engländer „territory“, die Franzosen „canton“, wir „Revier“ nennen.

Es ist nicht Aufgabe dieser Zeilen, eine Uebersicht des Verhaltens der einzelnen Vogelarten zum Revier zu geben. Wieder

1) Auf Seite 60 der zitierten Arbeit, Zeile 18, bitte ich „140“ statt „1,40“ zu lesen, auf Seite 66, Zeile 9, „dasselbe“ statt „sich“.

handelt es sich, wie 1930, um das Allgemeine, und ich beginne daher mit kurzer Erwähnung der m. E. wichtigsten theoretischen Arbeiten in zeitlicher Reihenfolge, ehe ich zur Ergänzung des damals von mir Gesagten auf Einzelfragen und Allgemeines eingehe.

Die wichtigsten neuen Stellungnahmen zur „Reviertheorie“

Die Reviertheorie ALTUMS²⁾ (HOWARDS und NICHOLSONS) läßt sich kurz so zusammenfassen: Die Besetzung, Bekanntheit und Verteidigung von Revieren durch die Männchen vieler Vogelarten ist für das Gelingen des Fortpflanzungszyklus nicht weniger wichtig als Paarung, Nestbau usw., da nur dieser Grundbesitz die Beschaffung der für die Familie notwendigen Nahrung sicherstellt. Der Trieb vieler Vögel, ein Revier zu behaupten, wurde in einer vorwiegend zustimmenden Uebersicht PALMGRENS³⁾ mit dem Herrschaftsbereich-Instinkt des Hundes (nach UEXKÜLL) verglichen, aber die Bedeutung für die Sicherstellung der Ernährung nicht ohne leisen Widerspruch mitgeteilt (38).

Ein Jahr später erschien die schärfste Kritik an der Reviertheorie, die mir bekannt geworden ist. D. und L. LACK behaupten, daß man von einem Revier höchstens bei den Männchen einiger Vogelarten sprechen könne, für die es nichts weiter sei als ein Balzplatz, ein Platz, die Weibchen anzulocken. Seine Behauptung durch Kämpfe sei daher nur für die Zeit bis zur Paarung notwendig, und mit der Ernährung der Jungvögel habe es nichts zu tun, wie es auch nicht bei Koloniebrütern und vielen anderen Arten vorkomme und nicht geeignet sei, die Dichte der Bevölkerung irgendwie zu begrenzen. Es gäbe überhaupt keine Art, die so unduldsam an Revieren festhalte, wie HOWARD es darstelle. Diese letzterwähnten Zweifel hat D. LACK aber später als unberechtigt erkannt (19).

Auf die ablehnende Kritik der LACKS hat Mrs. NICE geantwortet, und wenn wir ihre Darstellungen von 1933 und 1934 zusammennehmen, so ergibt sich, daß sie nach den genauesten Studien, die an einer häufigen Singvogelart überhaupt gemacht sein dürften, zu einer Auffassung kommt, die der von HOWARD

2) Noch ältere Andeutungen als NAUMANN über die Eifersucht der Männchen und ihre daraus folgende Isolierung gaben GILBERT WHITE OF SELBORNE 1772 und GOLDSMITH 1774 (zitiert in: 17, S. 197 und 35, S. 296). Im geschichtlichen Teil wäre weiterhin MOFFAT nachzutragen (28), der 1903 sagte, daß die Männchen um die Reviere, nicht um die Weibchen kämpfen (wie ALTUM vor ihm), und daß ihre Färbung eine Kriegsfärbung (Wardfärbung) sei. Die Bedeutung der Revierebesetzung liegt nach ihm in der Gleichhaltung der Zahl der Brutpaare, die immer wieder aus den vielen ohne Revier lebenden, sich nicht fortpflanzenden Vogelbeständen ergänzt wird.

3) Auch NICHOLSON (36), MOUNTFORD (29) und Verf. (25) stimmen im wesentlichen zu.

weitgehend gleicht. Freilich ist ihr der primäre Wert der Reviere als Nahrungsgaranten zweifelhaft — die Reviere bieten nach ihrer Meinung wohl Sicherheiten für die Ernährung in schlechten Jahren, aber außerdem für den ungestörten Ablauf des Paarungslebens. Ihre Verteidigung ist der Ausdruck der Eifersucht. Die kleinen Nestreviere, die viele kolonial brütenden Arten behaupten, schließt sie wie die LACKS aus dem Begriff des Reviers aus. Ihr ist der Begriff HOWARDS also zu weit gefasst und zu unklar. Vier Kennzeichen muß vielmehr ein Revier haben: Räumliche Absonderung (isolation), Bekanntmachung (advertisement), Festlegung (fixation) und Unduldsamkeit (intoleration) (32, S. 98; 33—35).

Als letzte wichtige Stellungnahme bleibt noch die von TINBERGEN 1936 (57) zu erwähnen, die freilich von dem Kämpfen der Vögel ausgeht und nach dessen Bedeutung fragt. Sie hält das Kämpfen um den Besitz des Weibchens, d. h. vor und während der Paarbildung, für die eigentliche Wurzel des Revierbesitzes (ähnlich wie MOUSLEY 1919 und 1921, zitiert bei NICE, 32, und MAYR, 24). Dieser erstreckt sich nach TINBERGEN nicht nur auf das kombinierte Nest- und Nahrungsrevier (NICE, MAYR), sondern oft auch auf ein sehr kleines Nestrevier, wenn es nur verteidigt wird (HOWARD, NICHOLSON, MEISE).

Teilfragen

Paarbildung und Revier

Alle neueren Beobachtungen bestätigen nur den seit ältester Zeit bekannten Satz, daß sich die Paare meistens erst an der Stelle ihrer Fortpflanzung zusammenfinden — abgesehen von vielen langlebigen Vögeln (Entenvögeln z. B.).

Der männliche Grauammer, *Emberiza calandra* L., besetzt in England nach einzelnen Besuchen (von März oder sogar von Februar an) erst in der zweiten Maihälfte ein Revier, ohne daß zunächst überhaupt Weibchen zu sehen sind. Diese scheinen das Revier oder das Männchen auszuwählen, und sobald sie auftauchen und vom Männchen angenommen werden, sieht man sie meistens in dessen Nähe (RYVES, 45, S. 6).

Balzreviere

Männliche Balzreviere hat uns in aller Ausführlichkeit CHAPMAN bei dem Pipriden *Manacus v. vitellinus* (Gould) geschildert. Der Balzplatz des Männchens auf Barro Colorado, einer Insel des Panama-Kanals, ist etwa 0,75 m lang und etwas weniger breit. Es ist einfach ein von Blättern gesäuberter Teil des Urwaldbodens, auf dem sich das Männchen auffällig benimmt, mit den umgeformten Schwingen Laute erzeugt und singt. Diese Balzplätze und ihre Umgebung bis in 15 m Entfernung (Balzreviere) werden gegen andere Männchen verteidigt. Sie liegen

gruppenweise zu 4 bis 7 zusammen. Durch Aufstellen ausgestopfter Männchen im Zwischenraum konnte CHAPMAN z. B. feststellen, daß die gemeinsame Grenze zwischen zwei Nachbarn 2,10 m vom einen und 1,50 m vom andern Balzplatz entfernt lag (5, S. 489—495). Das Ansprechen auf gestopfte Männchen beweist, daß für den Geschlechtskumpan Merkmale genügen, die nicht die lebendige Erscheinung des Vogel einschließen. Durch solche Gruppenbalz wird dem Weibchen anscheinend Gelegenheit geboten, mehrere Männchen gleichzeitig bei der Balz beobachten zu können und dann seine „Wahl“ zu treffen. Dabei bleibt es offen, ob jedes Weibchen der ersten „Wahl“ treu bleibt, was ihm wohl durch die Revierbesetzung seitens der Männchen nahe gelegt wird. Das Männchen nährt sich nicht oder kaum im Revier und kümmert sich nicht um die Brut, die das Weibchen in einiger Entfernung hochzieht.

Auch die Gruppenbalz des Auerhahns und Birkhahns, *Lyrurus tetrix* L., verläuft im Grunde ähnlich. Aber beim Auerhahn, *Tetrao urogallus* L., findet Ende April bis Mitte Mai eine gesellige Gruppenbalz statt, die kaum mit Kämpfen verbunden ist (z. B. 4 Hähne in voller Balz und 2 Hennen am 29. 4. im Schweizer Jura dicht beisammen). Erst Mitte Mai bis Ende Mai halten sich die Männchen in scharf abgegrenzten, gegen alle Männchen verteidigten, etwa 0,5 ha großen Balzrevieren (Be-gattungsrevieren) auf (HAINARD & MEYLAN, 9).

Versagen des Reviers als Paarungsvermittlers

Ungepaarte, singende Männchen, die Reviere besetzt halten, kennt jeder, der sich mit Bestandsaufnahmen befaßt hat (50. z. B. ZIMMERMANN, 63, S. 256). Man ist aber doch überrascht, wenn man die folgenden Zahlenangaben von PRICE für die Dichte von Zilpzalp und Fitis, *Phylloscopus collybita* und *trochilus*, auf 8 qkm überschaut (sie beziehen sich auch auf die Zeit des Brütens).

	gesamter Bestand (♂ und ♀)	ungepaarte singende ♂♂	Brutpaare
Zilpzalp			
1934	41	15	13
1935	33	11	11
Fitis			
1934	38	20	9
1935	44	16	14

Die ungepaarten Männchen wohnen z. B. zwischen den und am Rande der vollbesetzten Reviere, aber es gab außerdem Gebiete, in denen man während der ganzen Fortpflanzungszeit singende Männchen ohne ein einziges Weibchen feststellen konnte. Diese Männchen waren freilich nicht während der ganzen Singezeit und nicht alle platztreu (im Sinne von RÜPPELL, 44). Das Rätsel-

hafte daran ist nun, daß außer den ungepaarten Männchen auch ungepaarte Weibchen (z. T. in Gesellschaften, vorjährige Vögel?) da zu sein schienen (43).

Mögliche Beziehungen zwischen Paarbildung und Revier

1. Das Weibchen macht im Revier eines Männchen halt⁴⁾ und wird vom Männchen angenommen (gewöhnliche Art der Paarbildung). Das gilt auch für in Kolonien brütende Stare, bei denen die Männchen an den Nistkästen Fuß fassen und hier von den Weibchen gewählt werden, wobei der Kasten offenbar eine Rolle spielt (KLUIVER, 15, S. 25—30). Es gilt für den Fischreiher, *Ardea cinerea* L., dessen Weibchen nach den Beobachtungen VERWEYS (62, S. 28—31, 64 f.) ein Männchen wählt, das den Neststandplatz besetzt hält. NICE konnte nicht feststellen, daß die weiblichen Singammern, *Melospiza melodia* L., Männchen mit besserem Gesang oder schöneren Revieren oder mehrjährige Tiere vorzogen, obwohl diese jedes paarungsbereite Weibchen annahm (33, S. 33—35). Bei dieser Art der Paarbildung wird das Nest im männlichen Revier, aber bei nichteheligen Vögeln auch außerhalb, angelegt.

2. Das Männchen sucht ein Weibchenrevier auf, um sich dort zu paaren und das Revier zu besetzen. Einzelfälle dieser Art beschreibt das Ehepaar MICHENER für *Mimus polyglottos* (L.), die Spottedrossel (26). Das Weibchen behielt dabei sein Winterrevier, das angrenzende Männchen gewann mit dem Weibchen auch dessen Revier zu seinem hinzu. Oder ein ♂ ohne Revier wurde im Revier eines Weibchens ansässig. Einring, ein Weißer Storch, *Ciconia ciconia* L., eroberte sich am 14. April das Nest im Hofe der Vogelwarte Rossitten und damit das Weibchen Zweiring, das bereits einen Tag eher am vorjährigen Neste angekommen und am ersten Tage von einem benachbart wohnenden, gepaarten Männchen ohne Erfolg umworben worden war. Sein vorjähriges Männchen kehrte nicht zurück (SCHÜZ, 50). — In diese Gruppe gehört auch der allbekannte Ersatz eines verloren gegangenen Männchens durch ein neues.

Beim Plattschnäbligen Wassertreter, *Phalaropus lobatus* L., äußert das Weibchen seine geschlechtliche Aktivität fast ausschließlich in einem Revier, in dem es bis zur Ankunft des Männchens Balzflüge ausführt und ruft und dasselbe Imponiergehabe auch immer wieder vor weiblichen Besuchern zeigt, mag ihm die Vertreibung nun gelingen oder nicht. Im letzteren Falle sieht es dann so aus, als dulde es vorübergehend Gäste gleichen

4) Beim Singammer gibt sich das Weibchen durch gewisse Rufe als paarbildungslustig zu erkennen (33, S. 581). Meistens ist es uns unbekannt, wie das Weibchen seine Bereitschaft zur Verlobung kundtut.

Geschlechts bei sich. Die Nahrungssuche erfolgt auch aufserhalb des Reviers (56).

3. Das Weibchen paart sich aufserhalb des zum Brüten benutzten, aber immerhin in einem Revier mit dem Männchen.

a) Bei *Mimus* warb ein Männchen das Weibchen in dessen Winterrevier, und beide suchten erst dann das männliche, entfernt liegende auf.

b) Im Balzrevier des Männchens findet die Paarung statt, und das Weibchen allein baut etwas entfernt das Nest und sorgt für die Jungen (*Manacus*, Auerhahn).

4. Paarbildung ohne Beziehung zu Revieren.

Paarung während der geselligen Zeit, auf dem Zuge und bei anderen Gelegenheiten. Meist werden später Reviere besetzt (Flussseseschwalbe, *Sterna hirundo* L., 54).

Ehe und Revier

Besonders eingehende Beiträge zu dieser Frage erhielten wir von NICE (33, S. 29—36) über den Singammer, bei dem Brut-ehen (Ortsehen für eine Brutzeit) die Regel sind. Dauerorts-ehen gibt es auch bei den von KLUMVER (16, S. 149) untersuchten Staren kaum (Stare als Koloniebrüter, die zwar in dasselbe engere Gebiet zurückkehren, aber eher einmal benachbarte Brutplätze beziehen können als Einzelbrüter).

Ich erwähne, daß MILLER einen weiblichen *Icterus bullocki* (Sw.) (einen Stüring) kannte, der das Revier gegen fremde Weibchen mit verteidigen half, aber vor einem im Revier Halt machenden Männchen, obwohl selbst gepaart, balzte. Das Weibchen dieser Art benimmt sich von der Revierbesetzung bis zur Eiablage äußerlich wie das Männchen (27).

Verteidigung des Reviers

Zum Begriff des Reviers gehört unbedingt, daß es verteidigt wird, wenn Geschlechtsgenossen der gleichen Art für dauernd eindringen wollen. Sehr ausführlich schildert PICKWELL (41, S. 56) solche Grenzstreitigkeiten zwischen männlichen Ohrenlerchen, *Eremophila alpestris praticola* (Henshaw). Beide Männchen picken aufgeregt am Boden nahe der Reviergrenze. Das Auffliegen eines der Vögel ist Zeichen für einen Nahkampf in der Luft, dem ein Jagen hin und her über die Grenze folgt, wobei also der Spiels dauernd herumgedreht wird⁵⁾, bis schliesslich ein Vogel aufgibt und der andere in einem nahe der Grenze gelegenen Baume singt. Bei *Melospiza* ist der Eindringling laut,

5) Eine allgemeine Erscheinung bei solchen Grenzstreitigkeiten (s. LORENZ, 21, S. 363).

der Eigentümer ruhig. Es folgt eine Jagd. Kehrt der Fremde dabei immer wieder an den Platz zurück, so gibt es endlich einen Nahkampf auf dem Boden. Dann nehmen beide in ihrem Revier Platz und singen laut: „Hier ist mein Land, verboten für andere Männchen!“ Ihre Reviere werden bis ans Ende der Brutzeit behauptet, der Trieb dazu erfährt also nicht vor jeder Brut eine Verstärkung⁶⁾ (32, S. 94 f.; 33, S. 579–581).

Ganz besonders wichtig sind die Beobachtungen LACKS an den Männchenrevieren des Flammenwebers, *Euplectes h. hordeacea* L., (19) — ähnlich verhält sich dort der Samtweber, *E. capensis* (L.), — bei Amani in Deutsch Ostafrika. Er fand scharfe Grenzen bei 17,5 Revieren, die sich in verschiedener Größe (z. B. 570 und 1150 qm) auf einem 13500 qm großen Gesamtgebiet verteilten. Das Männchen hielt sich den ganzen Tag im Revier auf, flog vielleicht dreimal täglich für einige Minuten nach einer Wasserstelle in weiterer Entfernung, wo Friede herrschte, und zeigte im übrigen an auffälliger Stelle sein herrlich rotes, gesträubtes Rücken- und Brustgefieder, führte wohl auch einen langsamen Sturzflug aus. Benachbarte Männchen saßen sich oft in 30 cm Entfernung gegenüber, und wenn sie z. B. nach Abwehr eines Eindringlings besonders erregt waren und den Sturzflug gegen die Grenze ausführten, bremsten sie an dieser plötzlich ab. So kam es um diese Zeit, nach zweimonatiger Brutdauer, kaum zu Kämpfen zwischen Nachbarn; aber jeder Besucher, meist kein Nachbar, wurde zurückgewiesen. Und wenn ihn der Verteidiger über die Grenzen hinaus verfolgte, bekam er und nicht der Verfolgte es mit dem rechtmäßigen Inhaber zu tun und kehrte dann zurück, um seiner Aufregung in Imponierstellung und Revierflug Ausdruck zu geben. Das Fehlen von Kämpfen zwischen Nachbarn führt LACK darauf zurück, daß sich vom Beginn der Brutzeit her die Männchen an die Grenzen, die zuerst wohl (?) oft und viel umkämpft wären, gewöhnt hätten. (Das deutet für andere Arten schon NETHERSOLE-THOMPSON an, 31, S. 81.) Bei *Euplectes h. hordeacea* bleiben die Grenzen fünf Monate lang scharf, die Kämpfe gehen um den Raum und nicht um die Weibchen, werden doch alle fremden Weibchen durch das Männchen vertrieben. Die Weibchen erkennen keine Reviere an und kämpfen nicht, aber einmal jagte ein (eifersüchtiges) Weibchen, das Eier hatte, ein offenbar fremdes, vom Männchen begrüßtes Weibchen fort.

6) Doch ergibt sich eine Verstärkung z. B. aus dem Verhalten eines Eisvogelpaares (*Alcedo atthis ispida* Pall.), das in der Fütterungszeit einem anderen Paar das Ausgraben einer Höhle in seiner Nähe erlaubte. Bei der Rückkehr ans alte Nest zur zweiten Brut nach 12 Tagen wurden die 14 Tage alten Eier des neuen Paares zerstört (BROWN, 3).

Revierbesitz ohne Kämpfe

Nach RYVES gibt es beim Grauammer, *Emberiza calandra* L., keine ernsthaften Kämpfe, höchstens „Scheinkämpfe und Scheinjagden“ um den Grundbesitz. Das Männchen sei von seinen eigenen Angelegenheiten sehr in Anspruch genommen, es soll also kein Revier im eigentlichen Sinne des Wortes beanspruchen. Nun finden sich bei ihm bis zu sieben Weibchen ein. Man sieht es mit dem Partner zur Nahrungssuche fortfliegen, oft weiter als 500 m, kann also sagen, welche Tiere zusammen gehören. Wenn nun das Männchen nicht ein bestimmtes Gebiet als Eigentum beanspruchen würde, wäre nicht zu verstehen, warum seine sieben Weibchen alle in unmittelbarer Nachbarschaft brüten und sich kein zu einem benachbarten Männchen gehöriges dazwischen schiebt. Höchstens errichtete ein anderspaariges Weibchen sein Nest in nur 25 m Entfernung. Die Weibchen scheinen sich nicht zu bekämpfen, eins, das Junge hatte, besichtigte sogar die Jungen des Nachbarnestes in Anwesenheit der Mutter und des Vaters. — Die Nahrung wird größtenteils in gemeinsamen Nahrungsgebieten gesucht.

Ein Grauammer, der das Ende einer aus fünf Teilen bestehenden, zusammen etwa 800 m langen Revierreihe entlang der Küste von Cornwall einnahm, sang am ausdauerndsten von allen Männchen. Er bekam wohl nach dem Verlust seines einzigen Weibchens kein neues wieder, obwohl die vier übrigen Männchen jeder zwei, eins sogar 4 Weibchen hatte. Ohne Singrevier hätte er an anderen Orten sein Glück versuchen können. Angriffe auf Nachbarreviere scheinen keinen dauernden Erfolg zu versprechen, jedenfalls sind sie auch für solche Fälle krassester „Zurücksetzung“ nicht vorgesehen! Die Achtung vor dem Grundbesitz scheint dem Grauammer vielmehr angeboren zu sein, jedenfalls Platztreue zur Brutzeit. Jeder „kennt“ wohl des Nachbarn Unduldsamkeit längerem Besuch gegenüber. Daher sah RYVES keine Kämpfe (45, S. 7—8, 10, 21, 154, 159).

Mufs man nicht das geschlossene Gebiet des polygamen Grauammers mit dem Namen „Revier“ versehen? Auch RYVES nennt es so (Brutrevier).

Gilt der Kampf dem Revier oder dem Weibchen?

Dafs es gewöhnlich gleichgeschlechtige Tiere sind, die miteinander kämpfen, betont TINBERGEN, der diesem Zuge eine Bedeutung für die Erhaltung der Einehe zuschreibt. Er knüpft daran die Vermutung, dafs die Kämpfe nicht den Revierbesitz primär als Ziel haben, sondern den Besitz von „etwas, was für das Gelingen der Fortpflanzung notwendig ist“, also auch

den Besitz des Geschlechtspartners⁷⁾. Um den Raum werde nur gekämpft, weil er eine *conditio sine qua non* für die erfolgreiche Brut, weil ein Männchen erst mit Revier ein paarungsbereites Männchen sei (57). Dafs den Vögeln diese Zusammenhänge bewußt sind, darf man nicht annehmen. Daher gebietet wohl der Instinkt die Verteidigung von Revieren, lange ehe Weibchen da sind. Rein psychologisch gesehen, kämpft der Vogel doch wohl um den Raum⁸⁾, den er besetzt hat, auch wenn dieses Verhalten einst aus der Verteidigung des Partners entsprungen ist. Funktionell betrachtet, kämpft er oft um die Gewinnung eines Weibchens, aber nicht immer. Gibt es nämlich einerseits viele Arten und Individuen, die vor der Paarbildung unduldsam sind und nachher sehr friedlich werden, so kennen wir andererseits solche, die erst nach der Paarbildung mit dem Kämpfen um ein Revier beginnen. Am 31. Dezember waren von drei Bläfschuhnpaaren, *Fulica atra* L., Reviere besetzt worden, wohin die 28 im Schwarm lebenden Artgenossen keinen Zugang hatten. Am 1. Januar waren zwei Reviere mit Eis bedeckt und nicht mehr bewohnt⁹⁾, im dritten hielten sich die Eigentümer auf. Die beiden durch das Eis vertriebenen Paare schienen sich in dem Schwarm von 35 zu befinden, der die andere Hälfte des offenen Wassers bevölkerte. Sie hatten also mit der Preisgabe des Reviers auch den Drang zu seiner Verteidigung verloren, d. h. nicht der Kampf um einen Partner war der Anlaß zur Besetzung, sondern erst kam die Paarbildung, dann die Revierbesetzung und -verteidigung. Am 2. Januar, nach dem Tauen des Eises, gab es wieder drei Reviere, zwischen die sich bis zur Brutzeit noch ein viertes schob. Gröfse der vier endgültigen Reviere je etwa 2500 qm. (HUXLEY, 13; HOWARD, 12a, S. 79 f.).

Die oben gestellte Frage ist also artweise und vielleicht individuell verschieden zu beantworten, womit ich aber nichts über die genetische Herkunft des Revierkampfes gesagt haben möchte.

Einige Arten, z. T. auch ihre Weibchen, verteidigen Winterquartiere, was mit der Fortpflanzung nicht das Mindeste zu tun hat (MICHENER, 26).

7) Beim Wiesenpieper, *Anthus pratensis* L., der kolonial ohne Reviere in der Bretagne brütet, kämpfen die Männchen nur um den Besitz der Weibchen (LEBEURIER & RAPINE, 20).

8) Es ist wichtig, wenn es stimmt, dafs der Waldlaubsänger, *Phylloscopus sibilatrix*, vor der Ankunft der Weibchen fremde Männchen in seinem Revier duldet, sofern sie nicht singen, d. h. Raum beanspruchen. Mit Ankunft der Weibchen wurde das Revier hier kleiner, und beim Füttern der Jungen wurde die Grenze überflogen, was auch von Meisenpaaren galt, die zuerst getrennte Reviere hatten (MOUNTFORT, 30).

9) Der Höckerschwan *Cygnus olor* L., besetzt auch zugefrorene Wasserflächen (46).

Moralisches Plus

Die Verteidigung des Reviers endet meist mit dem Siege des Verteidigers, dessen körperliche Stärke also nicht die Hauptrolle spielen würde. (Nach NICE gewinnt aber beim Singammer der ältere Vogel, 33, S. 579—81). Ganze oder teilweise Eroberung des Nachbarreviers mit kinderlosen Schwänen, *Cygnus olor* L., durch solche mit Jungen beweist, daß der Kampftrieb bei Schwänen ohne Junge nicht so stark ist wie bei Eltern (PETERS, 40, S. 25). Man kann aber wohl sagen, der Inhaber des Reviers habe ein moralisches Plus, und ich kenne eine Sinngebung des Reviers überhaupt von McCABE, die hier gleich zitiert sei: Die Vögel halten Reviere, damit sie und ihre Familie von derberen Raufbolden nicht bedrängt und entehrt werden (23).

Einiges über die Grenze zwischen den Revieren

Die Notwendigkeit einer scharfen Grenzziehung wird bei sehr abgeschlossen lebenden Arten manchmal durch Einschlebung einer nicht beflogenen Zone vermieden. SCHNURRE beobachtete, daß zwischen den Revieren der Habichte, *Accipiter gentilis* L., und der Waldkäuze, *Strix aluco* L., Geländestreifen mit reichen Ernährungsmöglichkeiten liegen können, die von beiden Paaren gemieden werden; er nennt sie neutrale Gebiete (49, S. 213—5, 220; 48), womit wir sonst von mehreren Nachbarn ohne Kämpfe besuchte Plätze verstehen. Es sind also unbewohnte Zwischengebiete, nach SCHNURRE wohl das Ergebnis langjähriger Nachbarschaft (und vieler Kämpfe?).

Die Grenze kann aber auch auf Meter oder Dezimeter genau festgelegt sein, wie sich schon aus einigen oben gegebenen Schilderungen (*Manacus*, *Euplectes*) ergibt. Geringe Ueberschneidungen der Grenzstreifen ohne Verteidigung kommen vielfach vor, und bis zur Duldsamkeit gegenüber fremden Gästen im ganzen Revier (s. den vorigen Abschnitt) gibt es dann alle Uebergänge. Doch verdient die Grenzziehung weiterhin unsere Aufmerksamkeit.

Diese gelte auch der Frage, ob die Reviergrenzen sich an natürliche Grenzen anlagern, wie PETERS (40, S. 25) für einen Teil der Schwäne der Hamburger Aufsenalster feststellte, oder ob sie wie bei *Euplectes* in den Grasbeständen Ostafrikas keinerlei Anlehnung an solche verraten (LACK, 19).

Daß der Grenzverlauf selbst und die Schärfe seiner Beachtung mit den Jahreszeiten schwanken kann, werden wir im übernächsten Abschnitt noch sehen. Hier sei noch auf die Veränderlichkeit eingegangen, die mit Häufigkeitsschwankungen der Art zusammenhängt oder individueller Natur ist. Es mag geschehen, daß bei dichter Besiedlung die Reviere zusammengedrückt, also kleiner werden, wie es VON SANDEN für den Schwanenbestand eines ostpreussischen Sees ermittelte (46).

Uebereinanderlagerung der Grenzstreifen beobachtete PALMGREN beim Buchfink, *Fringilla coelebs* L., und VENABLES (61) fand vollkommene Deckung, also Koloniebildung dreier dicht zusammen brütender Paare des Provence-sängers, *Sylvia undata dartfordiensis* Lath., in Surrey. Alle sechs Vögel warnten gleichzeitig, während im benachbarten, 4 qkm grossen Gelände 36 andere Paare Einzelreviere inne hatten und einzeln den hindurch gehenden Fremdling warnend von Grenze zu Grenze begleiteten. Ob die Koloniebildung wirklich mit dichter Besiedlung zusammenhängt, ist hier übrigens nicht sicher zu sagen. Man kennt diese Art der Geselligkeit ja auch von vielen Raubvogelarten. Aber bei Nahrungsmangel kann ein Baumfalckenpaar, *Falco subbuteo* L., (wieder) feindselig gegen Eindringlinge auftreten (LACK 17, S. 81—83).

Die einzelnen Fälle des Ueberfliegens der Grenze haben H. und J. R. MICHENER für die Spottdrossel *Mimus polyglottos* zusammengestellt (26): Das gepaarte Männchen verlässt das Revier zeitweise zur Nahrungssuche, beim Verfolgen von Eindringlingen, zur Teilnahme an Kämpfen im Nachbarrevier, zur Beobachtung eines neuen Paares, beim Hassen auf Raubvögel, das ungepaarte Männchen verlässt es zur Werbung um ein Weibchen. Sie nehmen für dauernd Abschied infolge Nahrungsmangels oder Ausbleibens eines Weibchens. Einige Tiere fliegen gern hinaus, die meisten fast nie.

Gesang und Revier

Meinen damaligen Ausführungen habe ich nicht viel hinzuzufügen. In ähnlichem Sinne hat sich dazu SAUNDERS (47, S. 131) geäußert. JOUARD gibt (in 35, S. 286 f.) einige wichtige Bemerkungen über den „Herbst- oder Nebengesang“ (s. dazu auch NICHOLSON, 36, S. 49 ff.), den wir vielleicht besser Plaudergesang nennen. Er ist ihm auch vom Pirol, *Oriolus oriolus* (L.), und Wintergoldhähnchen, *Regulus regulus* (L.), bekannt. Der Plaudergesang ist gleichzeitig Hauptgesang beim Kernbeißer, *Coccothraustes coccothraustes* (L.), Gimpel, *Pyrrhula pyrrhula* (L.) und Grauen Fliegenschnäpper, *Muscicapula striata* (Pall.).

Den Uebergang des Plaudergesangs in den Hauptgesang hat M. M. NICE am Singammer festgestellt. Die jungen Männchen, die Anfang Februar zum ersten Mal den kurzen, scharf gekennzeichneten, lauten Erwachsenengesang hören lassen, können in den nächsten Tagen, sobald sie nicht den Revierbesitz anzeigen wollen, in den leisen, viel reichhaltigeren und langstrophigeren Jugendgesang zurückfallen (NICE, 32, S. 95 f.; 33, S. 574—576).

Einzelne Männchen besitzen zwar Reviere, singen aber zum Unterschied von den benachbarten Rivalen sehr wenig. Trotzdem können solche „singfaulen“ Amseln, *Turdus merula*

L., nach HEYDER (11, S. 120 f.) erfolgreich brüten und ihre Reviere verteidigen. Vielleicht ist bei ihnen der Gesang überflüssig, wenn sie beim Beziehen der Reviere schon gepaart sind oder sich ein Weibchen eingefunden hat, obwohl ja die meisten gepaarten Amseln weiter singen. Allerdings klagt man über eine Gesangsverschlechterung der Amsel in ihren dichtesten Siedlungen, den Großstädten. Sie auf gute Außenbedingungen zurückzuführen, mag schon richtig sein (FRIELING, 8). Die Länge der Verlobungszeit infolge des Ueberwinterns und die Dichte der Siedlung regen eben eine nicht zum Koloniebrüten neigende Art zu schärferem Wettbewerb, also zu ausgeprägterem, aber nicht so reichhaltigem Singen an. Die „Gesangsverschlechterung“ wäre dann für den Vogel nicht Rückgang, sondern Fortschritt.

Im Anschluss an meine Bemerkung, dass der Vielzahl von Arten in den eigentlichen Tropen eine relative Seltenheit der Stücke entspreche (25, S. 63), erinnert M. M. NICE daran, dass dort der laute Gesang der gemäßigten Zone fehle. Man wird noch feststellen müssen, wie weit die Imponierfunktion des Gesanges in den Tropen durch Färbung und Form und Balzbewegungen ersetzt und wie weit sie durch große unbeflogene Zwischenräume infolge der weniger dichten Besiedlung überflüssig wird.

Wenn der Gesang der Ausfluss verschiedener innerer Erregungen ist, so ist seine Funktion als Hauptgesang im Revier 1. Aufforderung zur Paarbildung, 2. Bekanntmachung der Besetzung des Reviers, was eine Warnung für Rivalen und damit eine Verteidigung bedeutet. Da manche Männchen unmittelbar nach der Paarung aufhören zu singen oder gar nicht anfangen, wenn sie gleich gepaart sind, wird diese zweite Funktion des Singens durch die einfache Anwesenheit des Männchens oder eben durch Kämpfen ersetzt. Welches ist aber die Funktion des Gesanges, wenn er nach Verlust einer Brut plötzlich wieder so laut und feurig wie vor der Paarungszeit erschallt? Soll er das Weibchen im Revier halten, oder soll er ihm einfach die Bereitschaft zur Begattung kundtun? Letzteres ist sonst nicht Funktion des Gesanges, daher weniger wahrscheinlich. Oder sollen die Rivalen abgeschreckt werden, die zu dieser Zeit sich dem vor neuem Legen stehenden Weibchen nähern wollen?

Jahreszeitlicher Wechsel und Wechsel von Jahr zu Jahr

Ausführliche Beobachtungen sind vor allem bei *Melospiza melodia* und *Mimus polyglottos* gemacht worden. Beim Singen erlischt nach NICE der Trieb zum Verteidigen gegen Ende der Brutzeit vollständig. Zur Mauserzeit der Alten im September und Oktober besetzen aber manche Jungvögel ihr Revier, um es Zeit ihres Lebens zu behalten. Sie werden teilweise bald darauf durch die alten Vögel wieder vertrieben, die ihre Mauser

beendet haben und bis Ende November teils mehr, teils weniger singen. Manche Jungvögel erwerben erst im Februar ihr Revier oder nach ihrer Rückkehr aus dem Wintergebiet. Doch könnte im letzteren Falle eine gewisse Platzwahl schon im Herbst getroffen worden sein. Die alten Vögel bleiben den Winter über, soweit sie nicht fortgezogen sind, in und bei ihren alten Revieren, wahrscheinlich einfach aus Gewohnheit, streifen aber in sechs- bis zehnmal so grossem Gebiet umher, bilden auch hin und wieder kleine Schwärme, in denen zugewanderte nördliche Vögel vertreten sind. Ende Januar beginnt der Gesang der Männchen wieder, und Ende Februar sind auch die jungen männlichen Standvögel in vollem Gesang. Mitte bis Ende Februar suchen die Weibchen ihre Männchen auf, die damit das Singen beenden. Die Rückkehr der Zugvögel erstreckt sich von Mitte Februar (einzeln) bis Anfang April, zuerst kommen vorwiegend Männchen. — Die Reviere der alten Männchen liegen in aufeinanderfolgenden Jahren manchmal an genau der gleichen Stelle, manchmal sind sie ohne erkennbaren Grund ein wenig oder eine ganze Strecke verschoben. Bei geringerem Gesamtbestand an Vögeln werden die Reviere nicht gröfser (3250—5525 qm, meist 3600—4125 qm). Die Weibchen paaren sich gewöhnlich so nahe wie möglich bei ihrem alten Revier wieder an, doch kommt auch hier manchmal ein grosfer Sprung vor. 12 junge Standvogelmännchen hatten sich 100—700, i. D. 300 m von der Geburtsstätte entfernt niedergelassen, auch die jungen Zugvogelmännchen entfernten sich mehr als 100 m von dort. Die jungen Weibchen schienen noch weiter zu streifen. (33, S. 9—27; 34; 35, S. 282—288).

Die Spottedrossel bezieht nach H. und J. R. MICHENER (26) Mitte September nach Abschluss der Mauser, während der die Reviere nicht recht verteidigt werden, Winterreviere, 350—2475 qm grofs, die sowohl von Paaren als von einzelnen Männchen und Weibchen beansprucht und verteidigt werden. Das Männchen kann sich dann z. B. auf einen Teil des Brutreviers nahe der Futterstelle zurückziehen und dem Weibchen den Rest überlassen. Die Verteidigung scheint viel hartnäckiger zu sein als im Frühling, es versuchen viele Vögel aus dem Norden Fufs zu fassen. Auch ist durch die Beendigung der Brutzeit gewonnen worden. Im Dezember und Januar beginnt wieder der Gesang der Brutzeit. Die dann bezogenen Reviere (in guten Nahrungsgebiet 1860—5580 qm grofs) verteidigt das Weibchen nur selten.

Theoretisches

Revier und Lebensraum

Die Beziehungen zwischen dem Tier und dem Raum sind nicht nur Gegenstand der Tiergeographie (Faunistik und Oekologie), sie erregen auch die Aufmerksamkeit der Biologen und

Physiologen, der Psychologen und Soziologen. Die Fähigkeit der Tiere, ihren Aufenthaltsort zu verändern, wird gewifs zu riesigen Wanderungen ausgenutzt, aber nur von vergleichsweise wenigen Tierarten. Die meisten Individuen sind mehr oder weniger ortsgebunden. Sie scheuen sich vor Ortsveränderungen, sie bleiben aus Gewohnheit in einem bestimmten Gebiet, das man ihren Lebensraum nennen kann. Das Gebiet der Art setzt sich also aus den Lebensräumen einzelner Individuen zusammen.

Von den Beziehungen zwischen Tier und Raum ist seit langem besonders anziehend auf die Forscher die gewesen, die zwischen den einzelnen Lebensräumen derselben Tierart besteht. Außer diesem „individuellen Wohnraum“ (SEWERTZOW, 52) kann man im Gesamtgebiet der Art die Wohnräume von Tiergesellschaften (z. B. einer Dohlenkolonie) und die Wohnräume beliebiger Populationen (z. B. der sächsischen Turmfalken) unterscheiden.

Die verschieden starke Isolierung der individuellen (und Gesellschafts-) Lebensräume fällt uns am ehesten auf, wenn wir verschiedene Tierarten miteinander vergleichen. Da gibt es Formen, deren Lebensräume vollkommen voneinander getrennt sind (viele Korallen z. B.), und andere, bei denen das einzelne Tier (und auch das Paar) überhaupt keinen Raum bewohnt, wohin nicht gleichzeitig und nicht nur vorübergehend auch andere Artgenossen kommen dürfen. Und dazwischen bestehen alle Uebergänge. Zum anderen entdecken wir große Unterschiede im Leben einer und derselben Art, wenn wir sie durch den Kreislauf des Jahres verfolgen (s. den vorigen Abschnitt) — abgesehen von individuellen Abweichungen. Von dem vollkommenen Ueber-einanderfallen benachbarter Wohnräume leitet eine kurze Uebergangszeit in der Regel zu einer fast vollkommenen Trennung aller individuellen (wenigstens der männlichen) Räume zur Brutzeit. Die Tiere werden zeitweise ungesellig, asozial, und sie versuchen ihre isolierten Lebensräume oder Teile ihres Lebensraumes zu verteidigen, wenn sie von Artgenossen für kürzere oder längere Zeit besetzt werden sollen. Die Untersuchung dieses ungeselligen Verhaltens ist eine wichtige Ergänzung zur soziologischen Erforschung der Tierwelt und fesselt auch die anderen oben genannten biologischen Forschungszweige.

Begriff des Reviers

Wegen der vielfachen Uebergänge zwischen der Beanspruchung isolierter Lebensräume und der vollkommenen Preisgabe jeden Raumbesitzes ist die Begriffsbildung erschwert. Ein Vogel, der seine Bewegungen zu gewissen Zeiten des Jahres auf einen klar begrenzten Teil seines Lebensraumes beschränkt und darin

keinen anderen Artgenossen (außer dem Geschlechtspartner) duldet, besitzt ein Revier (territory). Jeder würde wohl auch das verteidigte, um den Balzplatz des Pipriden *Manacus vitellinus* gelegene Gebiet als Revier bezeichnen, und ich möchte diesen Begriff wie HOWARD, FRIEDMANN, NETHERSOLE-THOMPSON, TINBERGEN u. a. auch auf einen kleinen verteidigten Nestplatz innerhalb einer Brutkolonie anwenden, weil mir eine begriffliche Grenzziehung nicht möglich erscheint. Aller Grundbesitz des Vogels scheint also Revierbesitz zu sein. Freilich möchte ich nicht so weit gehen und von Jagdrevieren auch beim Fischadler, *Pandion haliaëtus* L., sprechen, wenn sie bei ihm gar nicht isoliert sind.

Unter dem Revier verstehe ich ein umgrenztes, festliegendes Gebiet, in dem Artgenossen (gewöhnlich außer dem oder den eigenen Geschlechtspartnern) nicht oder höchstens ganz vorübergehend geduldet werden.

Diese Definition enthält nicht die „Benachrichtigung“ und die „Absonderung“ (wenn das volle Absonderung bedeutet), die M. M. NICE als Kennzeichen anführt.

Die Kennzeichnung HOWARDS für ausgeprägte Reviere lautet: Das Männchen isoliert sich, macht sich bemerkbar, wird unduldsam gegenüber anderen Männchen und beschränkt seine Bewegungen auf ein bestimmtes Gebiet (11a, S. 64), die vier Kennzeichen nach NICE dementsprechend: Absonderung, Bekanntgabe, Festlegung und Unduldsamkeit (32, S. 91).

Diese vier Merkmale bezeichnen das Brutrevier, das Nest- und Nahrungsrevier umfasst. HEYDER definiert (11, S. 118 f.): Als Brutrevier ergibt sich jener Teil der Wohnfläche, in dem das Paar (resp. das ♂) das alleinige Besitzrecht ausübt, in dem es fremde Artgenossen abschlägt oder in den sich jene überhaupt nicht hereinwagen. Unter Wohnfläche versteht HEYDER: gesamte verfügbare Fläche durch Zahl der darauf wohnenden Paare. MAYR (24) verwendet für den Begriff mit gleichem Umfang die Definition: „Das Revier ist ein Gebiet, das von einem Männchen einer Art besetzt und gegen das Eindringen anderer Männchen derselben Art verteidigt wird, und worin sich das Männchen bemerkbar macht“. Er meint damit offenbar das Brutgebiet im strengen Sinne des Wortes, aber es fallen auch Balz-, Nest- und Winterreviere darunter, und die Weibchen sind absichtlich fortgelassen. TINBERGEN gibt nach einer Kritik der eben genannten folgende Definition (57): „Revier ist ein Gebiet, das von einem kämpfenden Vogel kurz vor und während der Herstellung von geschlechtlichen Bindungen verteidigt wird“. Hiermit sind eigentlich die Balzreviere¹⁰⁾ bzw. die Brutreviere vor und während der Paarbildung definiert, aber die Fälle eingeschlossen, in denen das Weibchen ein Revier besetzt (*Phalaropus*).

10) Balz im Sinne von Werbung vor und während der Paarbildung (display).

System der Reviere

Man kann die Reviere einteilen

1. nach ihrem Gröfßenverhältnis zum gleichzeitig bewohnten Lebensraum. Das Revier umfaßt vom Lebensraum

- a) 100 Prozent. Das Revier ist ganz oder fast ganz so groß wie der Lebensraum (Habicht, *Accipiter gentilis*, Singammer, *Melospiza melodia*).

Zur Brutzeit = „Brutrevier“ (ohne neutrales Gebiet, also Balz-, Nest- und Nahrungsrevier umfassend). Im Winter = „Winterrevier“, Nahrungsrevier.

- b) etwa 30–90 Prozent. Das Revier umfaßt Neststand, Balzplatz und ein gewisses Nahrungsgebiet, doch liegt ein wesentlicher Teil des letzteren außerhalb (Amsel, *Turdus merula* L.). „Brutrevier“ (mit neutralem Revier, also Balz- und Nestrevier und Teile des Nahrungsgebiets umfassend).

- c) etwa 10–20 Prozent(?). Das Revier umfaßt den Neststand und seine nächste Umgebung, dazu einen besonderen Paarungsplatz (Grauammer, *Emberiza calandra*), zwischen beiden ev. unverteidigtes Gebiet. „Balz- und Nestrevier“ (kein nennenswertes Nahrungsgebiet umfassend).

- d) 1–2 Prozent (?). Das Nest und seine nächste Umgebung werden verteidigt oder nur der Balzplatz und seine nächste Umgebung (Saatkrähe, Lumme, Grünfink, *Manacus*-♂). „Nestrevier“¹¹⁾ oder „Balzrevier“. Soweit Nest und Balzplatz unmittelbar zusammen liegen, müssen wir „Nest- und Balzrevier“ sagen. (JOURDAIN, 14; NICHOLSON, 36, S. 29; LACK, 17; NICE, 32, S. 91; TUCKER, 59; MAYR, 24, u. a. nennen verteidigte Neststände und z. T. auch die unter b)–d) sonst aufgeführten Gebiete nicht Reviere).

- e) 0,0 Prozent. Der Vogel verteidigt keinen Teil seines Lebensraumes (außer dem Innern des Nestes, wenn vorhanden) und hat tatsächlich art- und geschlechtsgleiche Mitbewohner (*Ploceus philippinus* (L.) (1), *Philetairus socius* (Lath.) (7, S. 170–174, aber die Kolonie des Siedelwebers verteidigt vielleicht ein Revier), Kuhstärbling, *Molothrus ater*, NICE 33, S. 91 f., Kuckuck, *Cuculus canorus* L., Trappenmännchen, viele *Nonpasseres*) „Revierlosigkeit“.

2. nach der Dauer der Revierbehauptung (Vgl. FRIEDMANN, 6).

- a) Nur zur Balzzeit (Auerhahn).

- b) Vor und während der Paarbildung und bis nach der Ablage der Eier,

- c) ebenso, aber bis zum Schlüpfen und einige Tage später (Rebhuhn) (Beginn erst beim Nestbau, Kampfäufer ♀),

¹¹⁾ Unter Nestrevier versteht KLUYVER das Gebiet, in dem der Vogel nach dem Nestplatz sucht (Star) (16, S. 147).

- d) bis zum Ausfliegen der Jungen (gewöhnlicher Fall),
- e) bis zum Beginn der Mauser, allmählich nachlassend (Singammer),
- f) Sommer und Winter, ev. durch Mauserzeit getrennt (Rotkehlchen, Wasserramsel¹²), Spottdrossel, ev. im Winterquartier).

Auch die Dauer schwankt individuell: So hatten zwei *Phylloscopus collybita* L. erst nach dem 20. Mai ein festes Revier bezogen (PRICE, 43, S. 165).

3. nach der Zahl der sich dulddenden Vögel.

a) Einzelreviere (Balzreviere, manche Winterreviere, z. B. von *Pipilo maculatus* (58) und Weibchenreviere auch bei *Lanius ludovicianus gambeli* (s. NICE, 34, S. 249).

b) Paarreviere (einschließlich der Fälle von Vielehe)

c) Familienreviere. Die Familien des Fitis, *Phylloscopus trochilus*, bleiben 3—4 Tage nach dem Ausfliegen im Revier (PRICE, 43). — Die jungen Provence-Grasmücken, *Sylvia undata dartfordiensis*, warteten im Revier der Eltern den Schlufs der zweiten Brut ab und zogen dann mit Eltern und Geschwistern bis zum Herbst umher (VENABLES, 61). Junge Waldkäuze waren schon zwei Monate flügge, als sie am 22. 6. von den Eltern vertrieben wurden. Die Alten verschwanden (ausnahmsweise) erst beim Laubfall am 11. 11. aus dem Gesichtskreis (SCHNURRE, 48).

d) Revier von Kolonien. Wenig bekannt. Verteidigend gegenüber andersartigen Tieren. Vgl. Siedelweber (oben S. 16).

Ueber die Verteidigung des Nestrevieres innerhalb der Kolonie (des Reviers im Revier) bei der Saatkrähe, *Corvus f. frugilegus* L., vergleiche YEATES (62a, S. 38—42, 50—52) und CAMPBELL (4), für die Dohle, *Corvus monedula spermologus* Vieill., LORENZ (21, S. 360), für die Silbermöwe, *Larus a. argentatus* Pontopp., TINBERGEN (55).

4. nach der Funktion (Bedeutung).

MAYR hat ein System der Reviere nach ihrer Bedeutung gegeben (24, Sep. S. 11).

Wir ändern es nur unbedeutend ab: Das Revier ist

Balzrevier	Nahrungsrevier	Nestrevier	
+	+	+	(Laubsänger)
+	+	—	(Auerhahn)
+	—	+	(Star)
+	—	—	(Kampfläufer ♂)
—	+	+	(Schwan)
—	+	—	(Winterreviere)
—	—	+	(Haussperling)
—	—	—	(Winterschlafplatz des Staren, Verteidigung beobachtet?)

¹² Im Winter etwa die Hälfte schon paarweise in den Revieren, die übrigen einzeln, hier und da zu dritt (SERLE und BRYSON, 51).

Funktion des Revierbesitzes

Wir sollten hier lieber versuchen, nach den Methoden der Umweltforschung den Funktionskreis Revierbesetzung und -behauptung zu untersuchen. Es ergäbe sich dabei, daß zweifellos angeborene Schemata dafür vorhanden sind (vgl. LORENZ, 21). Triebhaft beansprucht der junge Singammer im Herbst oft ein Revier, dessen ungefähre Größe ihm „bekannt“ zu sein scheint. Aus den Beobachtungen gefangener Vögel wissen wir, daß außer einem Schema für die Größe des Reviers wenigstens noch andere für die Art der Bekanntgabe an Artgenossen und für die Verteidigung gegen Eindringlinge angeboren sein müssen. Solchen Fragen psychologisch und physiologischer Art wendet sich auch HOWARD in seinem letzten Buch (12a) besonders zu, aber es ist in keiner Weise gelungen — um nur einen Fall zu nennen — anzugeben, warum drei Blässhuhnpaare, *Fulica atra* L., schon am 31. Dezember drei Paarreviere auf einem englischen Teich besetzt hatten, und warum zwei von ihnen am nächsten Tage, als Eis ihre Reviere bedeckte, wieder zu dem über 30 Vögel enthaltenden Schwarm gesellt waren und nichts von der Angriffslust des vorigen Tages merken ließen, während das dritte Paar auf einem Teil der offenen Wasseroberfläche genau wie vorher kämpfte (s. oben S. 9). Das sei als Probe für die noch zu lösenden Fragen ausreichend.

1. Nahrung und Revier

Die auch von mir vertretene Auffassung, daß vor allem die Sicherung der Nahrung als biologische Aufgabe der Revierbehauptung angesehen werden müsse, ist scharf angefochten worden.

Erstens wird eingewendet, daß manche Vögel zwar Brutreviere besetzen, aber mit ihren kleinen Jungen, also in der Zeit größten Nahrungsbedarfes, auf neutralem Gebiet mit anderen Familien zusammentreffen. Tatsächlich wird ja auch vielfach Futter von außerhalb des Reviers geholt, obwohl dieses reich genug erscheint (*Euplectes hordeacea* nach LACK, 19).

Zweitens sagt man, daß die Größe benachbarter Reviere in durchaus gleichartigem Gelände so verschieden sein könne, daß die Nahrung unmöglich maßgebend wäre. Ein Haubentaucherpaar, *Policeps cristatus* (L.), beanspruchte gar ein Revier für sich auf dem gleichen Teich, wo 7 Paare gesellig nisteten (VENABLES und LACK, 60, dazu HOWARD, 12, LACK, 18).

Drittens fragt man, warum sich nahe verwandte Arten im gleichen Gebiet dulden, obwohl sie Nahrungskonkurrenten sind (NICE, 32, S. 97).

Zur Antwort würde man vorbringen:

Erstens: Wird nur eine begrenzte Zahl von Brutrevieren etwa am Ufer eines Sees geduldet, reicht die Nahrung im See selbst weiter, als wenn beliebig viele Paare zusammen nisten dürften.

Zweitens: Dafs man mit der Beurteilung des Nahrungswertes benachbarter Gelände vorsichtig sein mufs, betont NICHOLSON (37). Sollte es wahr sein, dafs jede Art zur Sicherstellung ihrer Ernährung in der Brutzeit ein gewisses Mindestrevier haben müsse (standard size nach TUCKER, 59), so böte das Verstehen gröfserer Mafse keine Schwierigkeit. Obwohl die Reviere des Singammers genügend Nahrung zu bieten scheinen, gingen in einem dünnen Jahre so viel Junge ein, das bei dichterem Wohnen eine Katastrophe zu erwarten gewesen wäre (35, S. 290).

Drittens: Tatsächlich versuchen gewisse Arten alle Konkurrenten zu vertreiben (32, S. 97). *Euplectes h. hodeacea* vertrieb nach LACK (19) auch Angehörige der im gleichen Gebiet brütenden verwandten, sich genau so ernährenden, ebenso großen, aber sechsmal so große Reviere beanspruchenden Art *E. capensis*, mit Ausnahme derjenigen Tiere, die mit ihnen das Revier teilten. Diese mußten also wohl persönlich bekannt sein. Auch die Schildwitwe, *Coliuspasser ardens* L., wurde befeindet und brütete nicht im gleichen Revier. Selbst wenn zwei Arten nebeneinander wohnen, ist die Zahl der Konkurrenten infolge des Revierbesitzes vermindert. Freilich ist letzterer nicht oder doch heute nicht mehr auf Nahrungskonkurrenz allein zurückzuführen, sondern längst ein erbliches Verhalten geworden, dessen Funktion nicht immer klar ersichtlich ist.

2. Bevölkerungsdichte und Revier

Die Streitsucht der Männchen soll die Dichte nicht begrenzen können, z. B. bei *Sylvia undata* (VENABLES, 61). M. M. NICE betont aber immer wieder, dafs die Dichte durch den Revierbesitz tatsächlich eingeschränkt werde (35). Wenn nun bei gröfserer Häufigkeit der Art oder bei günstigen Bedingungen kleinere Reviere oder gar Kolonien gebildet werden, so nötigt das nicht zur Ablehnung dieser Bedeutung. Geht es der Art infolge irgendwelcher Unglücksfälle, die u. U. mit der dicht gewordenen Siedlung zusammenhängen mögen, zeitweise schlecht, dann bleiben die überlebenden Tiere nicht etwa kolonieweise vereinigt, sondern verteilen sich wieder auf Reviere, also gleichmäfsiger, als es sonst möglich wäre. Dafs eine solche Umkehr bei lange geübter Geselligkeit nicht zu erwarten ist, versteht sich von selbst (Saatkrähe).

3. Bereitstellung eines Reservefonds

Ich bleibe bei meiner Darstellung (25, S. 63, vgl. auch die oben S. 4 gegebenen Zahlen von PRICE, 43). NICE hat nur Grundbesitzer unter ihren Singammern zur Brutzeit, aber verloren gegangene Tiere wurden doch inmitten der Brutzeit durch drei vorjährige ersetzt, die man weiß nicht woher kamen (33, S. 28 ff.). Die wenigen nicht brütenden Seeregenpfeifer, *Charadrius alexandrinus* L., sollen sich nach FRANK A. LOWE auf die einzelnen

Brutpaare verteilen, denn er sah mehrfach drei alte Vögel bei einem Nest (22, S. 52 f.). ZIMMERMANN (63, S. 256) meint, die ungepaarten Vögel könnten durch solche, deren Partner verloren gegangen ist, besonders leicht zur Paarung veranlaßt werden. Vgl. auch, was oben über ungepaarte Revierbesitzer gesagt wurde (S. 14 f.), neben denen es aber noch einen umherstreichenden „Reservefonds“ zu geben scheint.

4. Revier als Paarungsplatz

Vor allem LACK und MAYR betonen, daß dem Revier eine primäre Bedeutung als Paarungsplatz zukomme, daß die Eifersucht den Kampf gegen die anderen Männchen gebiete und die Gewinnung eines Weibchens der direkte „Zweck“ des Revierbesitzes sei. Um die verschiedenen Hähne für diesen Zweck zu isolieren (LACK, 19), braucht man aber keine Winterreviere. Und daß polygame Arten wie *Euplectes* besonders kämpferisch sein müßten, widerlegt der Grauanmer, *Emberiza calandra* L. Trotzdem ist natürlich die Förderung der Paarbildung eine wesentliche Aufgabe der Revierbesetzung vor der Brutzeit. „Alle seine (des männlichen Singammers) Posen gelten nur den männlichen Nebenbuhlern im Zusammenhang mit der Revierbesetzung oder -behauptung“ (33, S. 581). Aber er führt in der Verlobungszeit, die bis 2 Monate dauert, auch (nicht zu Begattungen führende) Stofs- oder Sturzflüge nach benachbarten Weibchen aus, so daß NICE meint, die getrennten Paarreviere wären auch nötig, damit sich die Tiere nicht „dauernd gegenseitig ins Gehege kommen“ (33, S. 581—84).

A. A. ALLEN kommt nach Beobachtungen bei *Bonasa umbellus* L. zu dem Schluß, daß Revierbesitz, Gesang, Kämpfen und Balz zur zeitlichen Gleichstimmung der Geschlechtszyklen bei Männchen und Weibchen dienen, was für diese Art offenbar stimmt. (1, s. a. 21, S. 337—39).

5. Abwehrmittel gegen Seuchengefahr (TAVISTOCK 53)

Nach TAVISTOCK (53) hat die Revierbesetzung die Aufgabe, Auftreten und Ausbreitung von Seuchen zu erschweren. Sie mag dabei helfen. Aber warum gibt es dann überhaupt soziale und zeitweise soziale Arten?

6. Selbstzweck

Es ist eine angeborene Eigenheit vieler Vogelarten, Grundbesitz zu beanspruchen, und da der biologische Wert oft nicht auf der Hand liegt, fühlen wir uns verführt, von einem Selbstzweck zu sprechen. Das ist zweifellos nur eine Notlösung.

Es ist klar, daß der Revierbesitz im Vogelleben eine große und wohl vielfältige Bedeutung hat. Er bietet zudem in seiner

Vielseitigkeit und in seinem Zusammenhang vor allem mit dem Fortpflanzungsleben reiche Anregungen für Beobachter und Theoretiker. Er ist auch für den Vogelschutz von praktischer Bedeutung. Selbst wenn die Reviertheorie ALTUMS nicht richtig oder nicht bewiesen ist, so hat sie doch als Arbeitshypothese in nicht leicht zu überschätzender Weise die Erforschung des Vogelgebens befruchtet und möge es noch recht lange tun.

Literatur

1. ALL, S. A., The nesting habits of the Baya (*Ploceus philippinus*). A new interpretation of their domestic relations. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 34 (1931) S. 947—964.
2. ALLEN, A. A., Sex rhythm in the Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus* Linn.) and other Birds. Auk 51 (1934) S. 180—199.
3. BROWN, R. L., Some breeding-habits of Kingfishers. Brit. Birds 28 (1934) S. 83—84.
4. CAMPBELL, J. W., Habits of the Rook. Brit. Birds 29 (1936) S. 306—9.
5. CHAPMAN, F. M., The courtship of Gould's Manakin (*Manacus vitellinus vitellinus*) on Barro Colorado Island, Canal Zone. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 68 (1935) S. 471—525.
6. FRIEDMANN, H., The size and measurement of territory in birds. Bird Banding 4 (1933) S. 41—45.
7. —, Bird Societies. A Handbook of Social Psychology (Worcester, Mass. 1935) S. 142—184.
8. FRIELING, H., Gesangsartung bei Stadtvögeln. Beitr. Fortpfl.-Biol. Vogel 12 (1936) S. 12—14.
9. HAINARD, R. & MEYLAN, O., Notes sur le Grand Tétrás. Alauda 7 (1935) S. 282—327.
10. HARRISSON, T. H. & BUCHAN, J. N. S., A Field Study of the St. Kilda Wren, with especial Reference to its Numbers, Territory and Food Habits. Journ. Animal Ecology 3 (1934) S. 133—145 (nicht gesehen).
11. HEYDER, R., Amselbeobachtungen. Mitt. Ver. sächs. Ornith. III, 3 (1931) S. 105—129.
- 11a. HOWARD, E., An Introduction to the Study of Bird Behaviour. (Cambridge 1929) 136 S.
12. —, Territory and food. Brit. Birds 28 (1935) S. 282 f.
- 12a. —, The nature of a Bird's world (Cambridge 1935) 102 S.
13. HUXLEY, J., A natural experiment on the territorial instinct. Brit. Birds 27 (1934) S. 270—277.
14. JOURDAIN, F. C. R., „Territory in Bird Life“ (review). Ibis (11) 3 (1921) S. 322—324.
15. KLUIJVER, H. N., Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den Spreeuw (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) gedurende zijn voortplantingstijd. Versl. en Med. Plantenziektenk. Dienst. Wageningen 69 (1933) 146 S.
16. —, Waarnemingen over de levenswijze van den Spreeuw (*Sturnus v. vulgaris* L.) met behulp van geringde individuen. Ardea 24 (1935) S. 133—166.
17. LACK, D. & L., Territory reviewed. Brit. Birds 27 (1933) S. 179—199 (mit Literaturverzeichnis).
18. —, D., Territory and food, with special reference to the Great Crested Grebe. Brit. Birds 28 (1935) S. 287 f.
19. —, Territory and polygamy in a Bishop-Bird, *Euplectes hordeacea hordeacea* (Linn.). Ibis (13) 5 (1935) S. 817—836.
20. LEBEURIER, E. & RAPINE, J., Ornithologie de la Brasse-Bretagne. L'Oiseau NS 5 (1935) S. 462—480.

21. LORENZ, K., Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journ. f. Ornith. 82 (1935) S. 137—213, 289—413.
22. LOWE, E. A., Days with rarer Birds. (London 1934) 148 S.
23. MC CABE, Besprechung von „Sex Rythm in the Ruffed Grouse“. News from the Bird-Banders 9 (1934) S. 35—38 (nicht gesehen).
24. MAYR, E., Bernard Altum and the Territory Theory. Proc. Linn. Soc. New York 45—46 (1935) Sep. 15 S. (Literaturverzeichnis).
25. MEISE, W., Revierbesitz im Vogelleben. Mitt. Ver. sächs. Ornith. III, 2 (1930) S. 49—68 (mit Literaturverzeichnis).
26. MICHENER, H. & J. R., Mockingbirds, their territories and individualities. Condor 37 (1935) S. 97—140.
27. MILLER, A. H., Notes on the song and territorial habits of Bullocks Oriole. Wilson Bull. 43 (1931) S. 102—108.
28. MOFFAT, C. B., The spring rivalry in Birds. Some views on the limit to multiplication. Irish Naturalist 12 (1903) S. 152—166 (zitiert nach NICE, 35, S. 278).
29. MOUNTFORT, GUY R., De l'influence du territoire sur la vie des Oiseaux. Oiseau NS 4 (1934) S. 335—349.
30. —, Manifestations visibles du développement sexuel des Oiseaux. Oiseaux NS 5 (1935) S. 494—505.
31. NETHERSOLE-THOMPSON, D., Some aspects of the territory theory. Oolog. Record 14 (1934) S. 15—23, 79—93.
32. NICE, M. M., The theory of territorialism and its development. Fifty Years' Progress of American Ornithology 1933, S. 89—100 (Literaturverzeichnis).
33. —, Zur Naturgeschichte des Singammers. Journ. f. Ornith. 81 (1933) S. 552—595; 82 (1934) S. 1—96 (Literaturverzeichnis).
34. —, Song Sparrow and territory. Condor 36 (1934) S. 49—57.
35. —, Les Oiseaux at le „cantonnement“. Alauda 6 (1934) S. 275—297.
36. NICHOLSON, E. M., How birds live. 2. Aufl. (London 1929) 150 S.
37. —, Territory in the Great Crested Grebe. Brit. Birds 28 (1935) S. 346 f.
38. PALMGREN, P., Fågeln och dess Häckningsrevir. Ornis fennica 9 (1932) S. 9—27.
39. —, Die Vogelbestände zweier Wäldchen, nebst Bemerkungen über die Brutreviertheorie und zur quantitativen Methodik bei Vogelbestandsaufnahmen. Ornis fenn. 10 (1933) S. 51—94.
40. PETERS, N., 10 Jahre Brutstatistik und Entwicklung der Hamburger Alsterschwäne. Abh. Naturw. Ver. Hamburg 23 (1931) 31 S.
41. PICKWELL, H. H., The Prairie Horned Lark. Tr. Ac. Sci. St. Louis 27 (1931) S. 1—153.
42. PORTJELJE, A. F. J., Ein bemerkenswerter Grenzfall von Polygamie bzw. accessorischer Promiskuität beim Höckerschwan, zugleich ein Beitrag zur Ethologie bzw. Psychologie von *Cygnus olor* (Gm.). Journ. f. Ornith. 84 (1936) S. 140—158.
43. PRICE, PH., Notes on population problems and territorial habits of Chiffchaffs and Willow-Warblers. Brit. Birds 29 (1935) S. 158—166.
44. RÜPPELL, W., Ueber Platztreue und Standortstreue. Ornith. Beobachter 32 (1935) S. 63—65.
45. RYVES, B. H., The breeding-habits of the Corn-bunting as observed in North Cornwall: with special reference to its polygamous habit. Brit. Birds 28 (1934) S. 2—26 (Supplement S. 154—164).
46. SANDEN, W. v., Beobachtungen an dem Schwanenbestand des Nordenburger-sees in Ostpreußen seit seiner Besiedlung mit *Cygnus olor*. Ornith. Monatsber. 43 (1935) S. 82—85.
47. SAUNDERS, A. A., Bird Song. New York State Mus. Handbook 7. (Albany 1929) 202 S.

48. SCHNURRE, O., Ernährung und Jagdweise des Waldkauzes im Berliner Tiergarten. Beitr. z. Fortpflanz.-Biol. d. Vögel 10 (1934) S. 206—213. (Nachtrag 11 (1935) S. 58—60.)
49. —, Ein Beitrag zur Frage der Reviergrenzen und Siedlungsdichte beim Habicht, *Accipiter gentilis*. Mitt. Ver. sächs. Ornith. IV, 5 (1935) S. 211—225.
50. SCHÜZ, E., Beobachtungen an beringten Störchen (*Ciconia c. ciconia*) zur Brutzeit. Beitr. Fortpfl.-Biol. d. Vögel 11 (1935) S. 61—68.
51. SERLE, W. und BRYSON, D., Distribution and number of the Dipper in the n. and s. Ecks (Midlothian). Brit. Birds 28 (1935) S. 327—31.
52. SEWERTZOW, S. A., Zur Frage der Vermehrungsbiologie der Tetraoniden im Staatlichen Waldschutzgebiet Baschkiriens. Zool. Journ. 14 (1933) S. 371—396.
53. TAVISTOCK, MARQUIS OF, The Food-shortage Theory. Ibis (13) 1 (1931) S. 351—354.
54. TINBERGEN, N., Zur Paarungsbiologie der Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo hirundo* L.). Ardea 20 (1931) S. 1—10.
55. —, Waarnemingen aan Zilvermeeuwen in de broedkolonie te Wassenaar. De levende Natuur 37 (1931) S. 214—223.
56. —, Field observations of East Greenland Birds. 1. The behaviour of the Red-necked Phalarope (*Phalaropus lobatus* L.) in Spring. Ardea 24 (1935) S. 1—42.
57. —, The function of sexual fighting in birds, and the problem of the origin of the „territory“. Bird-Banding 7 (1936) S. 1—8.
58. TOMPKINS, G., Individuality and territoriality as displayed in winter by three Passerine species. Condor 35 (1933) S. 98—106.
59. TUCKER, B. W., Some reflections on territory. Brit. Birds 28 (1935) S. 247 f.
60. VENABLES, L. S. V. & LACK, D., Territory in the Great Crested Grebe. Brit. Birds 28 (1934) S. 191—198.
61. —, Notes on territory in the Dartford Warbler. Brit. Birds 28 (1934) S. 58—63.
62. VERWEY, JAN, Die Paarungsbiologie des Fischreiher. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Phys. 48 (1930) S. 1—120 (Literaturverzeichnis).
- 62a. YEATES, G. K., The Life of the Rook. (London 1934) 95 S.
63. ZIMMERMANN, R., Ueber quantitative Bestandsaufnahmen in der Vogelwelt. Mitt. Ver. sächs. Ornith. III, 6 (1932) S. 253—267.

Von meinen Erfahrungen als Vogelstimmforscher¹⁾

Von Bernh. Hoffmann, Dresden

Bei der Auswahl dessen, was ich von meiner mehr als 50-jährigen Erfahrung auf vogelstimmlichem Gebiete hier mitteilen möchte, ist die Tatsache von besonderer Bedeutung, daß leider zahlreiche, sich widersprechende Darstellungen von Vogelstimmgeräuschen durch Laute unserer Sprache allmählich eine Strömung gegen diese Art des Kennzeichnens der Vögel hervorgerufen haben. Die Strömung ist neuerdings immer kräftiger geworden. Wir wollen versuchen, ihr das Wasser abzugraben, indem wir zuerst — nach dem Grundsatz der Römer: *facta loquuntur* — die Frage beantworten:

¹⁾ Vortrag, gehalten auf der 53. Jahresversammlung der D. O. G. in München (3.—7. Juli 1935).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Vereins Sächsischer Ornithologen](#)

Jahr/Year: 1936-38

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Meise Wilhelm

Artikel/Article: [Neue Ergebnisse der Revierforschung 1-23](#)