Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 13, 1991: 187-191

Zeitabhängige Aggression im Kontext des Fortpflanzungsverhaltens beim Sandregenpfeifer *(Charadrius hiaticula)*

Timedependend Aggressive Behaviour during Courtship in Plovers *(Charadrius hiaticula)*

Von **Marcus Schütz**

Key words: Semipalmated Plover, mating behaviour, removal test, aggressive behaviour.

Summary

SCHÜTZ, M. (1991): Timedependend Agressive Behaviour during Courtship in Plovers *(Charadrius hiaticula).* — Ecol Birds 13: 187-191.
Plover *(Charadrius hiaticula)* are monogam and form pairs often over several breeding seasons. They occupy precisely measured territories. In the experiments which were carried out on the baltic sea island Hiddensee females were removed from the breeding territories. Now it was observed that up to a certain date (probably depending on a circannual-endocrinological state of the bird, which determines the cost-benefit-calculation) the males switched over to an aggressive behaviour. This showy behaviour — walking persistently side by side with the neighbouring male on their common territorial border — was noticed by unpaired females. When one single female arrived in the territory the males behaviour changed from aggression to that of courtship. So we could say that the aggressive behaviour has two components first to express that the territory is occupied and second as a signal to females. At this time the mating ceremoney with the new female does not take as much time as it took in early spring. When the time would no longer suffice to raise young able to migrate (approximately during the summer solstice) the behaviour patterns mentioned above could no longer be observed.

Zusammenfassung

SCHÜTZ, M. (1991): Zeitabhängige Agression im Kontext des Fortplanzungsverhalten beim Sandregenpfeifer *(Charadrius hiaticula).* — Ökol. Vögel: 187-191.
Sandregenpfeifer sind oft über mehrere Brutsaisons fest miteinander verpaart (monogam) und leben in streng abgegrenzten Revieren. Removalexperimente auf der Ostseeinsel Hiddensee, bei denen das Weibchen entfernt wurde, zeigten, daß bis zu einem bestimmten Zeitpunkt (die Aufwand-Nutzen-Kalkulation wird vermutlich circannual-endokrinologisch reguliert) das Männchen nach Weibchenverlust mit aggressiven Verhaltensweisen reagierte. Dieses auffällige Verhalten — ein ausdauernder Parallellauf mit dem Nachbarmännchen an der Reviergrenze — wurde von den Weibchen der Brutreserve registriert, so daß man dieses agonistische Verhalten auch als Bereitschaft für eine Neuverpaarung betrachten kann. Stellte sich ein neues Weibchen ein, folgte das Paarungsverhalten im Schnelldurchlauf — also nicht mehr mit der Intensität wie im Frühjahr. Ist der Zeitpunkt überschritten, d.h. wird die Wahrscheinlichkeit eines erfolgreichen Aufziehens der Nachkommen vor dem Herbstzug immer aussichtsloser, bleiben die beschriebenen agonistischen Verhaltensweisen beim Männchen aus.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Marcus Schütz, Kopernikusstraße 33, D-O-1034 Berlin

Aggression leitet sich vom lateinischen aggredior = sich nähern, angreifen, anklagen ab. Von LORENZ (1963) noch als Trieb bezeichnet, geht man heute von der Auffassung aus, daß Aggression keinen eigenen Funktionskreis (d.i. Klasse von Organismus-Umwelt-Beziehungen (TEMBROCK 1982), denen bestimmte Motivationen und Grundbedürfnisse inneliegen) vorstellt, sondern nur im Dienst der Funktionskreise steht — Aggression ist ergo anderen Motivationen zuzuordnen, also nur Werkzeug diese durchsetzen, zu befriedigen und damit Stabilität und Dynamik in der Population zu gewährleisten. In vorderster Linie ist Aggression selbstverständlich eine wichtige Komponente des agonistischen Verhaltens, das von SCOTT & FREDERICKSON (1951) als Wettbewerbsverhalten eingeführt wurde und nach HINDE (1971) den Komplex von Angreifen, Drohen, Unterwerfen und Flucht umschreibt. Der Soziologe WILSON (1975) hat die enge Beziehung zur Kompetition (Konkurrenz beispielsweise um Raum, Ressourcen, Fortpflanzungs-, Pflege-, Sozialpartner, Information, Status) betont.
Aufgabe des agonistischen Verhaltens ist unbestritten zuerst die Distanzregulation, so daß zwischen affinen — zur Distanzverminderung —, diffugen — zur Distanzvergrößerung und — ambivalenten — zur Distanzerhaltung — Verhaltensmechanismen zu scheiden ist.
Es sollen sich nun einige Bemerkungen zum intraspezifischen aggressiven Verhalten von männlichen Sandregenpfeifern während der Brutsaison anschließen. Die Beobachtungen wurden im Naturschutzgebiet »Bessin« auf der Ostseeinsel Hiddensee im Juni 1984 während eines Praktikums an der Vogelwarte durchgeführt. Das erste Removalexperiment (SIEFKE 1982) wurde am 20. Juni gestartet. Folgende Ausgangssituation zeigte sich zu Beginn des Versuches: Das für die Beobachtung ausgesuchte Paar (♂65332, ♀ 68-42) war bereits im Vorjahr verpaart. Das nördliche Nachbarpaar (♂ 94392, ♀ 68342) hatte sich in diesem Sommer neu verpaart, doch wurde das Gelege am 17.6. durch einen Predatoren (vermutlich Fuchs) zerstört. Seitdem wurde auch das Weibchen (68342) vermißt, und fand sich erst am Morgen des 21.6. im Revier wieder ein. Am 20.6. wurde die Balz zwischen ♂ 94392 mit einem unberingten Weibchen aus der Brutreserve (meist ein- und zweijährige noch unverpaarte Sandregenpfeifer) beobachtet.
Das Revier wurde im Westen durch eine Sandkante, im Osten durch das Ufer und sowohl nördlich als auch südlich durch Nachbarreviere abgegrenzt und war durch eine geröllige Bodenstruktur gekennzeichnet, die auch das Auffinden der Gelege für den Ungeübten beeinträchtigte.
Am 20.6. um 9.20 Uhr wurde das ♀ 68-42 mit einer Lebendfalle, die über dem Gelege montiert war, gefangen und vorübergehend in einem Käfig gehältert (Removel). Das Bebrüten des Geleges wurde vom Männchen (65332) noch bis zum nächsten Morgen (21.6.) um 5.50 Uhr fortgesetzt.
Insbesondere in den ersten vier Stunden nach dem Removal wurde das Bebrüten des Geleges von ausgedehnten Perioden des Nahrungserwerbes am Ufer, kurzen agonistischen Auseinandersetzungen mit dem Nachbarmännchen an der Reviergrenze im Norden und natürlich durch Suchphasen (kurzes Laufen, Stehen und Rufen) unterbrochen. Außerdem kam es in der Uferregion (Hauptnahrungserwerbsplatz der

Sandregenpfeifer) noch zum Verleiten, als sich das neue Nachbarweibchen in der Nähe des zu beobachtenden ♂ 65332 aufhielt. Damit wurde dieses Weibchen offenbar von ♂ 65332 noch als potentieller Feind oder zumindest Territoriumsverletzer kategorisiert, was auch darauf hindeuten könnte, daß sich das Männchen (65332) immer noch im Brutgeschehen befand, ergo das eigene Weibchen noch nicht aufgegeben hatte. Am ersten Tag des Versuches konnte also agonistisch motiviertes Verhalten beobachtet werden, das als einfachster ambivalenter Mechanismus im Territorialverhalten zu werten war.

Der 21.6. begann praktisch mit dem Verlassen des Geleges um 5.50 Uhr für immer. Das eingefangene Weibchen galt als verloren, damit erfolgte eine generelle Motivationsumschaltung, die nun von anderen Verhaltensmustern geprägt war. Konfrontierten sich nun das Männchen (65332) und das Nachbarweibchen am Ufer zur Nahrungsaufnahme, reagierte das Männchen immer noch mit Buckeldrohen (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1975), wie es bei agonistischen Auseinandersetzungen im Nahfeld zu beobachten ist, vor allem aber nun auch mit Muldendrehen und Übersprungspicken, wobei der Körper nach vorn gestreckt und der Schwanz gehoben wurde (Sexualverhalten ist ausführlich bei LAVEN [1940] nachzulesen). Es wird deutlich, daß aggressive Verhaltenselemente — gerade in ritualisierter Form — eine außerordentliche Rolle für das Sexualverhalten spielen (vgl. erst recht menschlichen Erfindergeist gerade in diesem Kontext (SCHÜTZ 1990)).Außerdem läßt sich aus dem Zusammenspiel von sexuellen und agonistischen Verhaltensanteilen die phylogenetische Herkunft der Balz erkennen (SIEWING 1980).

Im Laufe des Tages kam es zwischen den beiden benachbarten Männchen an der nördlichen Reviergrenze zu umfangreichen agonistischen Auseinandersetzungen: Männchen 65332 befand sich an der Reviergrenze in Ufernähe, um 6.12 Uhr kam das Nachbarmännchen angeflogen, landete, flog auf 65332 zu und pickte es in den Nacken. Daraufhin liefen beide Männchen mausartig und drohend nebeneinander her; überhaupt konnte im weiteren als häufigste agonistische Auseinandersetzung der Parallellauf zwischen beiden Männchen verfolgt werden. Z.B. aus der Nahrungsaufnahme heraus: beide Männchen standen sich gegenüber, plötzlich liefen sie aufeinander zu, man erwartete einen frontalen Zusammenstoß, doch wie LORENZ (1935) von einem Gleise spricht, welches sich an einer Weiche in zwei Richtungen gabelt, kamen sie unversehrt nebeneinander zum Stehen. Aus dieser Antiparallelstellung sprang ein Tier heraus, so daß sich nun beide Vögel nebeneinander befanden. Jetzt begann dieser Lauf meist vom Ufer aus landeinwärts, die Reviergrenze entlang. Diese Läufe waren durch Pausen — bewegungsloses Verharren — und kurze Nahrungsaufnahmen (Übersprungspicken) unterbrochen. Manchmal schien es so, daß ein Männchen auf das andere wartete, falls es zurückgeblieben war.

Fast immer war Männchen 65332 der Urheber eines Parallellaufes, der schon von LAVEN (1940) als Paarlauf beschrieben und mit Imponiergehabe des Sandregenpfeifers interprätiert wurde, da dieser Begriff jedoch ein getrenntgeschlechtliches Paarverhalten induziert und auch seine agonistische Komponente nicht widerspiegelt, halte ich Parallellauf für wertfreier.

Solche Parallelläufe dauerten im beobachteten Fall wenige Sekunden bis hin zu vielen Minuten — im Durchschnitt 8 Minuten. Als Maximalwert konnten erstaunliche 124 Minuten ununterbrochener Parallellauf registriert werden!
Ganz offensichtlich diente diese Verhaltensweise nicht nur der Revierabgrenzung. Sie war so auffällig, daß andere Tiere sie z. B. beim Überfliegen des Gebietes oder vom Ufer aus bemerkt haben müssen. Ich meine, dieser agonistisch gefärbte Parallellauf trägt offenbar auch Signalcharakter im Distanzfeld (Tembrock 1984) und signalisiert möglicherweise einen »Freier« mit Besitz eines Reviers, bzw. ist er Kennzeichen dafür, daß das normale Brutgeschehen in der Brutsaison unterbrochen ist.
Der Erfolg blieb auch nicht aus: am 22. 6. gegen 10 Uhr stellte sich ein noch unverpaartes Weibchen aus der Brutreserve ein. Ein erneutes Umschlagen der Motivation konnte beobachtet werden: die mit intraspezifischer Kompetition grundierte Motivationslage der vergangenen 28 Stunden hatte ihr Appentenzziel (Anlocken eines Sexualpartners) erreicht und wechselte nun zum Werbeverhalten, der Balz mit dem unberingten Weibchen über.
Doch schon 4 Stunden später tauchte das bereits wegen Haltungsschwierigkeiten am Morgen freigelassene alte Weibchen (68-42) wieder im Revier auf. In den folgenden Stunden überlappten erneut zeitgeraffte Paarung des Männchens 65332 mit dem alteingesessenen Weibchen 68-42, sowie agonistische Interaktionen des Paares mit dem gerade neueingestellten unberingten Weibchen aus der Brutreserve. Um 14.17 Uhr konnte dieses Weibchen das letzte Mal im Revier des Paares (♂ 65332, ♀68-42) beobachtet werden. Nebenher ist dieser Weibchenwechsel nach gerade stattgefundener Neuverpaarung ein weiteres Indiz für individuelles Kennen bei Sandregenpfeifern (vgl. auch Beobachtungen von Kneis 1980).
Am 5. 7. war das Nachgelege des beobachteten Paares mit 4 Eiern wieder voll belegt. Beobachtungen zu diesem Zeitpunkt bestätigten, daß ausgedehnte Parallelläufe mit dem Nachbarmännchen nicht mehr stattfanden. Es konnten lediglich agonistische Auseinandersetzungen mit fremden Sandregenpfeifern am Ufer nachgewiesen werden, solche Verhaltensweisen sind wichtigster unmittelbarer Regulationsfaktor für die spezifische Populationsdichte.
Es steht außer Frage, daß die Motivationsänderungen sich auch im endokrinen Status widerspiegeln. Das sei auch noch abschließend an einem zweiten Removelexperiment verdeutlicht. Am 29. 6. wurde ebenfalls auf dem »Bessin« das Weibchen des Paares (♂ 84352, ♀ 95382) entfernt. Hier zeigte das verbleibende Männchen die Reaktionen (insbesondere Parallellauf) nicht, wie sie bei ♂ 65332 beobachtet wurden. Auch Weibchen aus der Brutreserve, die im Revier auftauchten wurden nicht umworben. Als das alte Weibchen am 2. 7. wieder freigelassen wurde, erfolgte keine Wiederverpaarung mehr. Offenbar findet um die Sommersonnenwende eine Umschaltung im Biorhythmus des Sandregenpfeifers statt. Hier liegt eine Kosten-Nutzen-Rechnung zugrunde: ein neues Brutgeschehen garantiert in dieser Saison nicht mehr die Aufzucht der Brut zum kräftezehrenden Vogelzug im sich anschließenden Frühherbst. Der Vogel kann zu diesem Zeitpunkt seine Fitness nur durch vermehrte Nahrungsaufnahme steigern, um möglicherweise die Flugstrapazen besser zu überstehen, als sein Nachbar, der erfolgreich seine Nachkommen in dieser Saison großzog. Damit erhöht sich seine Chance für das nächste Jahr.

Danksagung

Für die Praktikumsmöglichkeit, die freundliche Einweisung in Removelexperimente an Sandregenpfeifern und die Einsichtnahme in den Vorjahren mühevoll zusammengetragenen Daten über die Sandregenpfeiferpopulation auf dem Bessin danke ich Prof. Dr. A. SIEFKE, Chef der Vogelwarte Hiddensee.

Literatur

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1975): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 6., Wiesbaden. — HINDE, R. E. (1970): Animal behavior. New York. — KNEIS, P. (1980): Eine Beobachtung zur Individualerkennung beim Sandregenpfeifer. Falke 27: 342-343. — LAVEN, H. (1940): Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers *(Charadrius hiaticula).* J. Orn. 88: 183-287. — LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Orn. 83: 137-413. — LORENZ, K. (1963): Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. Wien. — SCHÜTZ, M. (1990): Sexuelle Deviationen. Zur Überbewertung von Neigungen und Reizen. Sexualmed. 19: 640-642. — SCOTT, J. P. & E. FREDERICKSON (1951): The cause of fighting in mice. Physiol. Zool. 24: 273-309. — SIEFKE, A. (1982): Größe und Struktur eines Brutbestandes des Sandregenpfeifers, *Charadrius hiaticula,* in ihrer Beziehung zu Dismigration und lokalen Umwelteinflüssen (I.). Beitr. Vogelkde. 28: 89-106. — SIEWING, R. (Hrsg./1980): Lehrbuch der Zoologie Bd. I: Allgemeine Zoologie. Stuttgart, New York. — TEMBROCK, G. (1982): Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere. Bd. I., Jena. — TEMBROCK G. (1984): Verhalten bei Tieren. Wittenberg Lutherstadt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s): Schütz Marcus

Artikel/Article: Zeitabhängige Aggression im Kontext des Fortpflanzungsverhaltens beim Sandregenpfeifer (Charadrius hiaticula) 187-191