

Über die Funktion des Reviers beim Höckerschwan *Cygnus olor*

Von **Josef Reichholf**

1. Einleitung

Die Fortpflanzungsstrategie des Höckerschwans *Cygnus olor* ist in mancher Hinsicht ungewöhnlich: Die Paare leben in Dauerehe jahrelang zusammen, verteidigen in der Regel ein großes Revier, aus dem sie alle anderen Schwäne verjagen, produzieren ein für einen Großvogel überraschend großes Gelege, betreuen die Jungen bis zum Herbst oder Winter und entwickeln ausgeprägte Größenunterschiede zwischen den adulten Männchen und Weibchen.

Außerhalb der Fortpflanzungszeit – das bedeutet für den Höckerschwan im wesentlichen (Spät-)Herbst bis (Vor-)Frühling – werden die Schwäne verträglich und schließen sich den Schwärmen nichtbrütender an, mit denen sie gemeinsam größere Wasserpflanzenbestände beweidet oder die Futterstellen aufsuchen, an denen ihnen vom Menschen Nahrung geboten wird.

Letzteres Verhalten kennzeichnet zwar die halbwilden Populationen Mittel- und Westeuropas, aber auch echte Wildschwäne neigen dazu, sich solchen Wintertrupps anzuschließen. Die nordeuropäischen Wildschwäne ziehen zur Überwinterung an flache, pflanzenreiche Meeresbuchten oder große Binnengewässer. Die Verbreitung zwischen der 16° und 28° Juli-Isotherme (Voous 1963) bedeutet, daß die Schwäne gebietsweise gezwungen sind, während des Winters ihre Reviere zu verlassen und geeignete Winterquartiere aufzusuchen. Für die mitteleuropäischen Verhältnisse ergibt sich daraus ein regelmäßiger jahreszeitlicher Wechsel, in den sich die Nichtbrüter einfügen (REICHHOLF 1973).

Der Hochwinter wird dabei, insbesondere in Phasen starker Vereisung, zum Nahrungsökologischen Engpaß. Daraus erklärt sich die ausgeprägte Neigung, Futterstellen anzunehmen. Dieses Verhalten blieb beim Prozeß der Verwilderung der Park-Höckerschwäne in Mitteleuropa als Merkmal früherer Zahmheit erhalten. Es unterstreicht die anhaltend massive Wirkung des winterlichen Nahrungspasses.

2. Fragestellung

Der Höckerschwan gehört zur Familie der Entenvögel (Anatidae). Er dürfte innerhalb dieser Gruppe mit Abstand die aggressivste Art sein, obgleich auch andere Arten von Schwänen recht aggressiv sein können. Die Aggressivität nimmt innerhalb der Anatiden mit der Körpergröße zu; die kleinen Entenarten zeigen viel weniger davon, als die Gänse oder die noch größeren Schwäne. Die innerartliche Aggressivität bleibt jedoch im wesentlichen auf die Fortpflanzungsperiode beschränkt. Beim Höcker-

schwam führt sie zur Ausbildung fester, über Monate intensiv verteidigter Reviere. Es ist aber bekannt, daß Koloniebrüten unter weitgehender Aufgabe des Territorialverhaltens vorkommt. Die ersten beiden Fragen lassen sich daher folgendermaßen stellen:

- I. Warum beanspruchen Höckerschwan-Brutpaare normalerweise große Territorien?
- II. Warum kommt es mitunter zur Aufgabe der Territorialität und zum Koloniebrüten?

Die Fragen I und II sind ziemlich unpräzise gestellt, denn sie beinhalten das Problem der relativen Reviergröße. Um sie beantworten zu können, muß der als Revier beanspruchte Raum zu einer unmittelbar oder mittelbar lebenswichtigen Ressource in bezug gesetzt werden. Man wird dabei in aller Regel zuerst an das Nahrungsangebot denken: Entspricht die Reviergröße beim brütenden Höckerschwan dem Nahrungsbedarf? Falls ja, handelt es sich um ein Nahrungsrevier, das bei den unvorhersehbaren Schwankungen der Außenfaktoren stets etwas größer als der tatsächliche Bedarf sein sollte.

Diese Überlegung führt automatisch zu Frage III:

- III. Warum produziert der Höckerschwan ein so ungewöhnlich großes Gelege?

Die Gelegegröße reicht bis zu 12 Eiern. Der Durchschnitt liegt zwischen 5 und 6, aber Gelege mit 7 und mehr Eiern sind nicht selten. Für einen Großvogel ist dies eine ganz ungewöhnliche Eizahl, die zwar grundsätzlich der Anatidenverwandtschaft („Nestflüchter“) entspricht, aber dennoch überhöht erscheinen muß, wenn aus ihr notwendigerweise eine hohe Jungensterblichkeit hervorgeht. Denn die großen, im Durchschnitt 330 g schweren Eier bedeuten eine ziemlich massive energetische Investition für die Weibchen. Ein 10er Gelege kann ein Drittel des Körpergewichtes des Weibchens bedeuten. Da andererseits die Jungensterblichkeit insbesondere im 1. Winter recht hoch ist, wäre eine Gegenselektion in Richtung auf geringere Gelegegrößen und bessere Überlebenschancen der Jungschwäne zu erwarten.

Die Frage muß daher noch weitreichender gestellt werden:

- IV. Ist die Fortpflanzungsstrategie des Höckerschwans arterhaltend?

Diese Frage ist im Sinne von LORENZ (1963) gestellt, der im „sogenannten Bösen“ der territorialen Aggressivität eine umfassende arterhaltende Funktion sieht. Hohe Eizahl bei langer Lebensdauer und ausgeprägtes Territorialverhalten bilden daher zwei besonders auffällige Teilkomponenten des gleichen Anpassungsphänomens, der Fortpflanzungsstrategie des Höckerschwans. Sie läßt sich besser als bei den meisten Vogelarten untersuchen, da alle wesentlichen Bestandteile direkt beobachtet oder gemessen werden können.

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es daher, die Funktion der Territorialität für die Art und für das Individuum darzustellen.

3. Untersuchungsergebnisse

Die Untersuchungen an Höckerschwänen wurden hauptsächlich in den Jahren 1971 bis 1974 im Bereich des unteren Inns durchgeführt (REICHHOLF 1973). Sie beziehen sich auf eine Lokalpopulation, die seit ihrer Etablierung in den späten 50er und beginnenden 60er Jahren rasch die artspezifische Umweltkapazität erreichte und seither weit-

gehend stabil geblieben ist (REICHHOLF 1979). Sie umfaßte maximal knapp 500 Schwäne und 49 Brutpaare. Der Bestand schwankt mit der jährlich wechselnden Umweltkapazität in Abhängigkeit vom Angebot an Wasserpflanzen und der Größe der herbstlichen Bläßhuhnbeständen *Fulica atra* (REICHHOLF l. c.). Seine Größe entspricht rund 10% des bayerischen Brutbestandes an Höckerschwänen und gut 20% des Gesamtbestandes von 2300 Schwänen, die RANFTL & UTSCHICK (1978) für Bayern in den Jahren 1974/75 ermittelt hatten. Der Bestand am unteren Inn kann daher mit einiger Wahrscheinlichkeit als repräsentativ für die bayerischen Höckerschwäne gelten.

Die ökologischen und populationsdynamischen Befunde sind den vorausgegangenen Veröffentlichungen (REICHHOLF 1973 und 1979) entnommen. Sie werden hier nicht weiter wiederholt.

Jagdliche Eingriffe in die Bestandsentwicklung wurden am unteren Inn in kaum nennenswertem Maße vorgenommen, seit der Höckerschwan wieder bejagt werden darf.

Die Bestandsentwicklung am unteren Inn gliedert sich in drei Phasen. Phase I stellt den Beginn des Bestandsaufbaues dar. Die Höckerschwäne besetzten die besten Reviere und produzierten durchschnittlich 4,8 Junge/Paar/Jahr. In der darauffolgenden Phase II, der Bestandsstabilisierung, sank die Produktionsrate auf 3,8 Junge/Paar/Jahr und es bildeten sich Nichtbrütergruppen aus, die während der Brutzeit keine Reviere besetzt hielten, sondern sich auf geeigneten Buchten ansammelten.

Schließlich entstand mit der Bildung von zwei Brutkolonien der Höckerschwäne am unteren Inn in den Jahren 1971 und 1972 (mit außerordentlich günstigen Bedingungen) eine vorübergehende III. Phase, in der bei einem Teil des Brutbestandes die übliche Revierverteidigung zusammenbrach (REICHHOLF 1973).

In dieser Zeit und in den beiden folgenden Jahren 1973 und 1974 wurde das Nahrungsangebot für die Höckerschwäne am unteren Inn quantitativ bestimmt. Es handelte sich um Wasserpflanzen, die mit der Erntemethode (REICHHOLF 1976) erfaßt wurden. Die Höckerschwäne ernähren sich am unteren Inn praktisch ausschließlich von Wasser- und Uferpflanzen – die Zeit der winterlichen Vereisung ausgenommen, in der sie Futterstellen in mehreren Städten aufsuchen. Zur Brutzeit spielt die menschliche Zufütterung keine Rolle. Ebenso unbedeutend ist die Aufnahme von Mollusken (Wandermuscheln *Dreissena polymorpha*) im Untersuchungsgebiet.

Vorrat und Verfügbarkeit von Wasserpflanzen in den Höckerschwanrevieren lassen sich daher analog zu den Verhältnissen auf den flachen Buchten während des Herbstes als direkt quantifizierbares Maß für die Eignung eines Reviers als Nahrungsterritorium verwerten.

Der Brutbestand schwankte am unteren Inn zwischen 30 und 49 Brutpaaren. Die zugehörigen Reviergrößen lassen sich allerdings nicht direkt miteinander vergleichen, da ihre Ausdehnung von der Art der Ufer, der Größe der Wasserflächen, der Wassertiefe und vom Angebot an Wasserpflanzen abhängt.

Um diese Schwierigkeit auszuräumen, wurde der Nutzungsgrad der Wasserpflanzen gegen Ende der Führungszeit der Jungen – die recht gut mit dem Ende des Vegetationswachstums übereinstimmt – ermittelt. Dieser Nutzungsgrad schließt den nahrungsökologischen Konkurrenten Bläßhuhn *Fulica atra* mit ein, denn in der Mehrzahl der Höckerschwan-Brutreviere nisteten auch Bläßhühner. Die Freßtätigkeit der Bismarratten *Ondatra zibethicus*, die insbesondere bei der Nutzung von Schilfsprossen eine Rolle spielt (KRAUSS 1979), ist genauso mit eingeschlossen. Der Anteil des Höcker-

schwans reduziert sich daher um den Betrag, der auf das Konto der anderen Pflanzenfresser geht. Während der Herbstmonate wird die Nahrungskonkurrenz so stark, daß die Bläßhuhnzuwanderung die begrenzende Größe für den Höckerschwan-Winterbestand wird (REICHHOLF 1973). Der Höckerschwan steht also nicht isoliert, sondern bildet einen Bestandteil innerhalb einer Nutzergilde, in der er zwar die größte, aber deswegen nicht notwendigerweise auch die konkurrenzstärkste Art darstellt.

In Übereinstimmung mit Befunden aus anderen Gebieten, wie beispielsweise der Berliner Havel, verwerteten die Bläßhühner weniger als 10% der Schilfspresse und die kombinierte Nutzungsquote aller Pflanzenfresser betrug im Ufersaumbereich nach Teilstreckenuntersuchungen ($n = 40$) in 17 Höckerschwanrevieren zwischen 8 und 19%, bezogen auf die Biomasse nichtbeweideter Ufer- und Flachwasserzonen. Die submerse Flora erreichte überhaupt erst im September ihren Höchstwert mit – je nach Gebiet – 0,35 bis 1,3 kg/m² Frischgewicht. Eine nennenswerte Auslichtung zeigten nur jene Wasserpflanzenbestände (*Potamogeton perfoliatus* und *Myriophyllum spicatum*), die von Nichtbrüter-Scharen der Höckerschwäne schon ab Beginn des Wachstums (Mai) beweidet worden waren. Hier deutete sich eine Reduktion der Biomasse-Werte um 35–60% (im Extremfall) an.

Revierbesitzende Höckerschwäne beweideten also während der Untersuchungszeit die in ihren Territorien wachsenden Pflanzen nur in vergleichsweise sehr geringem Maße – und hatten daher stets einen erheblichen Nahrungsüberschuß zur Verfügung, der ein Mehrfaches des Bedarfes ausmachte.

4. Auswirkungen der Territorialität

4.1 Nahrungsterritorien?

Aus den Befunden an der Höckerschwan-Population am unteren Inn geht klar hervor, daß die Abgrenzung und massive Verteidigung von Brutrevieren nicht ausschließlich die Funktion der Sicherung ausreichender Nahrungsvorräte haben kann. Für reine Nahrungsreviere wären die Höckerschwan-Territorien erheblich zu groß. Die nahrungsökologische Regulation der Reviergröße, kombiniert mit dem Feinddruck, wie sie insbesondere von LACK (1954) propagiert worden war, und die bis heute als Hauptfunktion von (Sing-)Vogelrevieren angesehen wird, kann daher nicht uneingeschränkt zutreffen. Selbst bei einer „doppelten Sicherheit“ im nahrungsökologischen Sinne wären die Reviere bei weniger als 20% Nutzung der pflanzlichen Biomasse noch viel zu groß dimensioniert. Sie müßten bei zunehmender Siedlungsdichte und steigendem Populationsdruck erheblich schrumpfen.

Genau dies war aber nicht der Fall. Die Reviergröße veränderte sich bei steigender Bestandsdichte nicht wesentlich – vom Koloniebrüten abgesehen – und die Jungenzahl reagierte zwar deutlich, aber nicht kompensatorisch auf die gestiegene Dichte nach dem erfolgreichen Bestandsaufbau mit einem Rückgang um weniger als 20% von 4,8 auf 3,9 Jungen/Paar/Jahr. Rechnet man hierzu den angestiegenen Anteil junger Paare mit ein und die Tatsache, daß bei höherer Winterbestandsdichte die Kondition der Weibchen absinken kann, was zu geringeren Gelegegrößen führt (SCOTT & BIRKHEAD 1983), dann wird daraus ersichtlich, wie schwach das Reviersystem des Höckerschwans auf die Dichtezunahme reagiert hatte.

Gleichzeitig stieg der Anteil der Nichtbrüter am Gesamtbestand kontinuierlich an und erreichte zu Beginn der 70er Jahre mit einem Anteil von knapp 80% den Höchstwert. Nur noch 20% der Schwäne am unteren Inn verfügten über Territorien und konnten sich fortpflanzen. Die Bildung von Brutkolonien 1971 und 1972 zeigte, daß bei den Nichtbrütern genügend Schwäne waren, die bereits hätten brüten können.

Fazit: Die revierbesitzenden, brütenden Schwäne verteidigten „Super-Territorien“ (VERNER 1977), die erheblich größer als notwendig ausfielen.

Aus diesem Befund ergibt sich zwangsläufig die Frage, weshalb es zur Ausbildung solcher Super-Territorien kommt und worin ihr entscheidender Vorteil besteht, denn sie müssen von den Revierbesitzern mit erheblichem Energieaufwand verteidigt werden.

4.2 Nachwuchsproduktion

Die drei Phasen im Bestandsaufbau weisen unterschiedliche Jungenzahlen auf. Von anfänglich hohen 4,8 Jungen/Paar/Jahr gingen sie zurück auf 3,9. Besonders interessant ist aber die Feststellung, daß die Produktivität an Nachwuchs in den Brutkolonien mit nur 0,8 Jungen/Paar/Jahr erstaunlich gering ausfiel. Dieser Zustand hielt nicht an, obwohl in anderen Gebieten (dauerhafte?) Höckerschwankolonien bekannt sind (z. B. Dänemark BLOCH 1970 oder in Polen BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968).

Diese Unterschiede bieten einen Ansatz für die Beurteilung der Rolle, die die Reviergröße spielt. Für die konkrete Berechnung ist jedoch das erreichbare Lebensalter zusammen mit der Adultsterblichkeit zu berücksichtigen. Sie steht in enger Verbindung mit dem monogamen Brutsystem des Höckerschwans. Während sie in früheren Untersuchungen mit 20% für erwachsene, brutfähige Schwäne angenommen wurde (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968), kommen neuere Studien zu noch erheblich günstigeren Befunden: 14% Sterberate pro Jahr oder 86% Überlebenswahrscheinlichkeit (BACON 1980) in England. Dabei entfällt gerade dort rund die Hälfte aller Höckerschwan-Todesfälle von Adulten auf Vergiftung durch Angler-Blei. In Gebieten, in denen dieser Effekt ausfällt, könnte die Adultmortalität daher auf weniger als 10% pro Jahr herabfallen. Bei fest etablierten Brutpaaren ist somit eine langjährige Produktivität zu erwarten. Für die folgenden Berechnungen werden 16 Jahre als Optimum angenommen. Die Ergebnisse würden aber grundsätzlich ähnlich ausfallen, wenn kürzere oder längere Zeiträume angenommen werden.

a) Individuelle Nachwuchsproduktion (pro Brutpaar)

Phase I—4,8/J

Phase II—3,9/J

Phase III—0,8/J Annahme: 16 Jahre Nachwuchsproduktion

$$I = 16 \times 4,8 = 76,8 \text{ Junge}$$

$$II = 16 \times 3,9 = 62,4 \text{ Junge}$$

$$III = 16 \times 0,8 = 12,8 \text{ Junge}$$

b) Produktion bezogen auf Brutterritorien

(2 Normalterritorien bzw. 2 Brutkolonien von 14 Paaren)

$$I = 153,6 \text{ Junge}$$

$$II = 124,8 \text{ Junge}$$

$$III = 179,2 \text{ Junge} \quad (14 \text{ Paare}/0,8 \text{ Juv.}/16 \text{ Jahre})$$

4.3 Interpretation

Auf das einzelne Brutpaar, das langfristig sein Revier besetzt hält, bezogen, liefert Phase I die besten Nachwuchsergebnisse. Aus dieser Sicht sollte eine starke Abwanderungstendenz entstehen, die nach neuen, unbesiedelten Gewässern führt, weil dort die höchsten Nachwuchsleistungen möglich sind (vgl. dazu LATZEL & SCHERNER 1984). Brüten in Kolonien würde sich wegen der geringen Produktion nicht rentieren; der Rückgang in gesättigten Populationen erscheint dagegen annehmbar, weil für ihn die Abwanderungsverluste nicht zu Buche schlagen. Diese Argumentation basiert auf der Annahme maximaler Nachwuchsproduktion durch etablierte Paare (Maximierung der individuellen Fitness), berücksichtigt aber nicht die Strategien oder Zwänge für den Nachwuchs selbst und dessen weitere Etablierung.

Aus der Sicht der Population betrachtet, entstünde aber der maximale Jungenerfolg beim Koloniebrüten (b-III), so daß die Selektion dieses Verhalten begünstigen müßte, wenn sie „arterhaltend“ wäre. Koloniebrüten trat aber nur bei 14 von 255 Brutfällen auf (etwa 5%). Dieser Prozentsatz steht in krassem Gegensatz zur Populationsleistung (Population efficiency) und zur Häufigkeit in 25 Jahren Untersuchungszeitraum (2 Jahre mit Koloniebrüten).

Es besteht daher keine Übereinstimmung zwischen Befund und Erwartung auf dieser ersten Interpretationsebene. Wir beziehen nun den vorhandenen Schwänenbestand in die Überlegungen ein: Vereinfachte Annahme 400 potentiell brutfähige Schwäne im Jahre 1972 in der Population.

Annahme 1: alle brutfähigen Schwäne versuchen zu brüten und müssen dementsprechend aus Raumgründen in Kolonien nisten. Die sich ergebenden 200 Paare würden 160 Junge produzieren.

Annahme 2: alle potentiellen Brutreviere würden nach ihrer Nahrungskapazität besetzt (etwa Vierfaches der durchschnittlichen Normalreviergröße). Es könnten 196 Paare (49×4) dann bei 3,9 Jungen/Paar zusammen 765 Junge produzieren.

Annahme 3: Beobachteter Zustand – Es brüteten 49 Paare in Normalterritorien und lieferten 191 Junge.

Das beobachtete Ergebnis ist nach dieser bestandsbezogenen Kalkulation zunächst das unwahrscheinlichste, weil mit Abstand schlechteste. Die Schwäne würden hierbei die Fitneß minimieren, nicht maximieren!

Dies ändert sich jedoch sofort, wenn man nun das Überleben der Jungen im ersten Winter betrachtet. Diese Phase ist mit den stärksten Verlusten im gesamten Lebensabschnitt der selbständig gewordenen Jungschwäne verbunden (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968). Im Jahre 1972 überlebten nur 60 Jungschwäne den ersten Winter; 131 der tatsächlichen Nachwuchsproduktion gingen zugrunde.

Pro Brutpaar ergeben sich nun folgende Werte:

Zu Annahme 1: 0,3 überlebende Junge und 0,5 Junge Verlust (A)

Zu Annahme 2: 0,3 überlebende Junge und 3,6 Junge Verlust (B)

Befund: 1,2 überlebende Junge und 2,6 Junge Verlust (C)

Daraus ergibt sich, daß ein Brüten in nahrungsbezogenen, gesättigten Territorien (Situation B) mit Abstand am schlechtesten abschneidet. Denn bei minimalem Erfolg der Jungen wird die Verlustrate maximal. Das bedeutet auch für die Weibchen eine

unprofitabel hohe Investition in die Eier, die ein Viertel bis ein Drittel ihres Körpergewichtes ausmachen können und deren Zahl von der Kondition der Weibchen ausgangs des Winters abhängt (SCOTT & BIRKHEAD 1983).

Das zweitbeste Ergebnis liefert die Brutkolonie (A), denn sie verbindet geringen Erfolg mit geringem Aufwand. Das beste Resultat kommt aber von der tatsächlich beobachteten Strategie – dem Super-Territorium (C). Hier bringt das Paar mit 1,22 Jungen viermal so viele wie in den beiden anderen möglichen Fällen durch und hat eine mittlere Verlustquote zu verzeichnen. Die maximal beobachtete Quote erfolgreicher Jungenaufzucht in dieser Population waren 7 Junge eines Paares, die alle den 1. Winter überlebten. Die Strategie des „Super-Territoriums“ zahlt sich daher ganz entschieden aus. Sie verweist das Koloniebrüten auf den 2. Platz. In Ausnahmefällen wird sie genutzt, aber offenbar nicht die schlechteste aller Möglichkeiten, die auf nahrungsökologische Kapazität aufgefüllten Territorien. Der Engpaß Winter setzt hier die entscheidende Selektion an.

Die Winterfütterung der Schwäne muß folglich auch als die Hauptursache für den ungemein raschen Bestandsaufbau angesehen werden, denn sie erweiterte die Gesamtkapazität und verbesserte die Überlebenschancen der Jungschwäne im 1. Jahr.

4.4 Was ermöglicht das Super-Territorium

Die Strategie des Super-Territoriums bedeutet im Klartext, daß ein Teil der Population, die Brüter, durch die Tatsache, daß sie sich ein übergroßes Revier erobern konnten, zur Fortpflanzung gelangt, während der andere Teil davon ausgeschlossen bleibt.

Die Ausgeschlossenen sollten größtes Interesse haben, diesem Zustand entgegenzuwirken. Das bedeutet Kampf! Revierkämpfe sind in der Tat bei den Höckerschwänen recht häufig und sie werden mit großer Vehemenz ausgefochten. Dennoch schrumpfen bei zunehmender Bestandsdichte die Territorien nicht annähernd so stark, wie zu erwarten wäre. Denn die Männchen kämpfen außerordentlich andauernd und fest etablierte Revierbesitzer sind durchaus in der Lage, ganze Gruppen von Eindringlingen zu vertreiben.

Das gelingt ihnen wohl in erster Linie aufgrund der Tatsache, daß sie – anders etwa als Greifvögel – für die Ernährung der Jungen nicht benötigt werden. Die jungen Schwäne werden als Nestflüchter von den Eltern geführt und verteidigt, gehudert und gewärmt, aber nicht mit herbeigeschaffter Nahrung versorgt. Die Schwanenmännchen können daher ihre gesamte verfügbare Kraft auf die Revierverteidigung konzentrieren. Sie werden zudem erheblich schwerer als die Weibchen. Der Geschlechtsdimorphismus ist als Größendimorphismus ausgebildet. Er kann eine Spanne von mehr als dem Doppelten erreichen. Die Weibchen wiegen meist unter 10 kg, während die Männchen bis über 20 kg schwer werden und damit zu den schwersten flugfähigen Vögeln gehören.

Die Investition in die Revierverteidigung geht somit nicht auf Kosten der Kondition der Jungen. Dieser Umstand versetzt die Schwäne grundsätzlich in die Lage, ein größeres Revier als notwendig zu verteidigen. Die Territorialität sollte daher beim Höckerschwan auch länger als bei anderen Vögeln anhalten. Tatsächlich finden sich in klimatisch geeigneten Regionen auch Winterterritorien (SCOTT 1984). Sie werden offenbar entsprechend der Revierqualität beibehalten.

Für die Nichtbrüter lohnt sich das Warten in ähnlicher Weise, wie für die Junghirsche beim Rotwild (CLUTTON-BROCK et al. 1982) oder für ähnlich gelagerte Fälle bei po-

lygamen Arten, da ihre Chancen, ein Revier zu erobern, mit zunehmender körperlicher Kondition steigen. Da die Eizahl direkt korreliert ist mit der Zahl der überlebenden Jungen (SCOTT & BIRKHEAD 1983, BIRKHEAD et al. 1983) und von der Kondition der Weibchen abhängt, maximieren auch die Nichtbrüter ihre Fitness durch Abwarten. Erst wenn sie schon mehrere Jahre brutfähig sind, sollte Dispersion (also Abwandern und Suche nach neuen Brutplätzen) an Bedeutung gewinnen. Die vorliegenden Befunde (LATZEL & SCHERNER 1984) deuten genau in diese Richtung.

5. Diskussion

Über die Funktion von Territorien ist viel geschrieben worden (Zusammenfassung bei STOKES 1974). Sie treten in ganz unterschiedlichen Formen als Nahrungs- oder Paarungs-, Brut- oder Winterreviere in Erscheinung. Die Territorialität kann sich auf den engsten Nestbezirk, auf ein wenig scharf abgegrenztes Wohngebiet oder auf massiv verteidigte, ziemlich genau umgrenzbare Raumausschnitte erstrecken. Stets steht die Territorialität aber mit überlebenswichtigen Funktionen in Zusammenhang. Für die Fortpflanzungsterritorien benutzt man meist den Fortpflanzungserfolg als Maß für die Fitness und damit für die Qualität des betreffenden Reviers. Daß diese nicht uneingeschränkt mit der genetischen Fitness in Zusammenhang steht, zeigt die vorliegende Untersuchung. SCOTT & BIRKHEAD (1983) fanden keine Zusammenhänge zwischen Revierqualität (bezogen auf Nahrungsangebot und Zusammensetzung der Nahrung) und Reproduktionserfolg beim Höckerschwan. Genau dies gilt auch für die Befunde zur Revierbeanspruchung und zum Fortpflanzungserfolg des Höckerschwans am unteren Inn. Das Revier ist nur zu einem verhältnismäßig kleinen Teil ein Nahrungsrevier. Der größere Teil dient dazu, andere brutfähige Schwäne von der Fortpflanzung auszuschließen. Dadurch bringen die Revierbesitzer relativ pro Paar mehr Junge durch als bei freier Zugänglichkeit aller brutfähigen Schwäne zu den Ressourcen an Brutplätzen.

Es drängt sich die Frage auf, inwieweit diese Situation des „Super-Territoriums“ nicht auch bei einer Vielzahl von Singvögeln zutrifft, deren Männchen mit Gesang Reviere abgrenzen und zu Beginn der Brutzeit heftig verteidigen (vgl. BROWN 1964 in STOKES 1974). Fängt man sie heraus oder werden sie von Feinden erbeutet, dann füllen sich ihre Positionen unerwartet schnell durch die sogenannten „Floater“ auf, also durch Individuen, die noch keine Reviere besitzen, aber in brutfähigem Zustand abwarten. Der winterliche Engpaß entscheidet auch hier nicht nur quantitativ, wieviele Individuen durchkommen können, sondern qualitativ, nämlich um welche (welcher genetischen Herkunft) es sich handelt!

Direkte Beziehungen zum Nahrungsangebot lassen sich kaum finden; wo sie gefunden werden, stehen sie offenbar in Verbindung mit der Kondition der Weibchen. Die Schwankungen der Siedlungsdichte sind in aller Regel erheblich geringer, als die Fluktuationen des Nahrungsangebotes (DHONDT et al. 1982). Die Anpassungen erfolgen zumeist über die Gelegegröße und viel weniger über die Revierzahl (ASKENMO 1982 u. a.).

Dieser Aspekt der Territorialität steht in Gegensatz zur „arterhaltenden Funktion der Aggression“ (LORENZ 1963), denn er ist eindeutig als die Maximierung des individuellen Fortpflanzungserfolges (Gesamteignung/inclusive fitness sensu WILSON 1975 und

der Soziobiologie) zu interpretieren. Im „Sinne“ der Art wäre es vielmehr, möglichst allen Individuen den Zugang zur Fortpflanzung zu gewähren, weil dadurch maximale Ausnutzung des Genpools möglich bzw. sichergestellt wären. So kann nur eine eingeschränkte, auf einzelne Individuen bezogene Weitergabe der Erbanlagen erfolgen.

Das Super-Territorium vermittelt die Möglichkeiten zur nachhaltigen Maximierung der individuellen Fitness. Beim Höckerschwan bringt es so große Vorteile (= Mehr an Nachkommen pro Individuum), daß es zur evolutionär stabilen Strategie (ESS) werden konnte (HAMILTON 1964). Unter weniger konstanten Umweltbedingungen aber, das zeigen die nahe verwandten Trauerschwäne *Cygnus atratus* Australiens, gewinnt die „zweitbeste Strategie“, das Koloniebrüten (BRAITHWAITE 1982). Diese Schwäne nisten je nach Angebot und Entwicklung der Wasserpflanzen in lockeren Kolonien (14 Nester/ha) und die Weibchen können über längere Perioden Eier legen. Die Ausnahme beim Höckerschwan wird beim Trauerschwan zur Regel. So gehen die Reviergrößen nicht kontinuierlich, sondern diskontinuierlich mit den ökologischen Bedingungen konform. Darin äußert sich der schnelle Übergang von einer Strategie in die andere.

Die eingangs gestellten Fragen lassen sich auf der Basis dieser Befunde beantworten:

- I. Die Höckerschwan-Brutpaare beanspruchen so große Territorien, weil sie darin den größten Fortpflanzungserfolg erzielen.
- II. Koloniebrüten ist die zweitbeste Strategie der Fortpflanzung beim Höckerschwan, die unter besonders günstigen nahrungsökologischen Bedingungen gewählt wird. Sie liefert geringen Fortpflanzungserfolg bei geringem Aufwand.
- III. Das ungewöhnlich große Gelege des Höckerschwans steht in Beziehung zum ungewöhnlich großen Territorium. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungen eines Paares hängt von ihrem relativen Anteil an der Gesamtzahl der Jungschwäne ab. Im Superterritorium können aus großen Gelegen mehr Junge pro Paar, aber nicht pro Teilpopulation (oder Gruppe) großgezogen werden.
- IV. Die Fortpflanzungsstrategie des Höckerschwans ist eine individuelle Strategie, die die Fitness der brütenden Vögel maximiert, aber nicht die Fitness des Bestandes. Sie nützt primär dem Individuum und nur indirekt der Art. Sie arbeitet gegen die Realisierung der maximal möglichen Fitness einer Population oder der „Art“

Die Territorialität des Höckerschwans läßt sich zusammenfassend als eine Strategie zur maximalen Förderung des eigenen Nachwuchses charakterisieren. Sie entspricht den Erwartungen der Theorie der Soziobiologie.

Pflanzenfressende Säugetiere, insbesondere die den Schwänen funktionell entsprechenden Weidegänger, brauchen eine derartige Strategie nicht zu entwickeln, da sie ihre Jungen mit Milch versorgen. Die Überlebenschancen des Nachwuchses hängen in noch viel stärkerem Maße von der Kondition der Weibchen ab, die dem saisonellen Nahrungsangebot in ausgedehnten Wanderungen nachfolgen. Die „kolonieartige“ Herdenstruktur wird unter diesen Bedingungen zur besseren Option als die Territorialität.

Zusammenfassung

Der Höckerschwan *Cygnus olor* verteidigt ein sehr großes Brutrevier. Nur selten brütet er in lockeren Kolonien. Die Brutpopulation am unteren Inn nutzte in der Untersuchungsperiode durchschnittlich weniger als 10% des Nahrungsvorrates und höchstens knapp 20% in den Revie-

ren. Der Bestand war zu dieser Zeit jedoch gesättigt und in seiner maximalen Gesamtdichte seit Bestehen der Population. Nur knapp 20% der vorhandenen Schwäne gelangte zu Brüten. Die große Mehrzahl scharte sich in Nichtbrüter-Gruppen zusammen.

Der Bruterfolg der Gründerpopulation betrug 4,8 Junge/Paar/Jahr. Er sank in der Phase der Bestandssättigung auf 3,9 Junge/Paar/Jahr ab. In zwei Jahren kam es zum Koloniebrüten von 14 Paaren. Sie produzierten nur 0,8 Junge/Paar/Jahr. Die Kalkulationen zeigen, daß die Nachwuchsproduktion maximal wäre, wenn alle Schwäne in Revieren gebrütet hätten, deren Größe dem tatsächlichen Nahrungsbedarf zuzüglich einer Reservemenge für ungünstige Witterungsphasen entspräche. Die Jungenzahl wäre viermal größer geworden als die tatsächlich festgestellte.

Da jedoch nur ein geringer Teil der Jungschwäne aus Konkurrenzgründen mit den Alten und den Bläßhühnern den winterlichen Nahrungsentpaß überwinden kann (1972 waren dies 60 Junge) hätte die Raumaufteilung in Nahrungsterritorien zu sehr hohen Verlusten geführt. Die Investition pro erfolgreichem Jungen würde den Faktor 12 erreichen. Brüteten die Schwäne jedoch in Kolonien, würde die Investition auf den Faktor 1,6 absinken. Doch der Bruterfolg pro Paar bleibt mit 0,3 Jungen pro Saison sehr niedrig.

Verteidigen die Schwäne aber ein Super-Territorium, das erheblich größer als das zur Ernährung benötigte ausfällt, können sie mit 1,2 überlebenden Jungen pro Paar und Jahr bei 2,6 Jungen Verlust ein günstiges Verhältnis von Aufwand und Erfolg erzielen und gleichzeitig die mehr als achtfache Jungenzahl pro Brutpaar durchbringen. Diese Strategie stellt daher die eindeutig beste dar. Daraus erklärt sich, weshalb sich das Super-Territorium beim Höckerschwan als Fortpflanzungsstrategie durchsetzt, eine vergleichsweise hohe Eizahl im Gelege begünstigte und eine dauerhafte Paarbindung voraussetzt. Die Reviere werden ungleich länger als bei anderen territorialen Arten besetzt gehalten.

Der Höckerschwan kann sich ein solches Fortpflanzungsverhalten leisten, weil die Männchen keine unmittelbare Jungenfürsorge (Ernährung) zu machen brauchen, sondern ihre Beteiligung am Brutgeschäft praktisch ganz auf die Revierverteidigung (und Abwehr von Feinden) konzentrieren können. Alte Männchen erreichen mit über 20 kg außerordentlich hohe Körpergewichte und übertreffen die Weibchen oder jüngere Männchen um fast das Doppelte.

Als Hauptfunktion des Höckerschwan-Reviers wird daher die Verbesserung der Überlebenschancen der eigenen Jungen angesehen; eine Strategie, die den Erwartungen der Soziobiologie entspricht.

Summary

On the Function of Territoriality in the Mute Swan *Cygnus olor*

The Mute Swan defends a very large breeding territory. It also breeds in some occasions in colonies. A local population on the lower Inn river in Southeastern Bavaria and Upper Austria used no more than 20 per cent of the available food of aquatic vegetation which was growing within the territories, despite the fact that the population had reached its maximal density in that period. Only 20 per cent of the potential breeding population could establish breeding territories. The majority gathered in flocks of non-breeders on shallow bays rich in aquatic vegetation.

Brood success (fledged young) was high in the founder population with 4,8 cygnets reaching the first winter. This rate of success dropped to 3,9 cygnets per pair and year in the period of population stabilization around carrying capacity.

In two years small breeding colonies established themselves without long-lasting success. Colonial swans produced 0,8 fledglings per pair and year.

Calculations show, that total population production would be highest if all the swans capable of breeding would take a territory size sufficient for rearing the brood on the basis of the food content. There would be four times as many fledglings as have been observed.

But since only a small fraction of the total cygnet production is likely to survive the winter bottleneck due to food shortage caused by competition with adult swans and coots (60 juveniles in the winter of 1972/73) a maximal use of territories according to food availability would lead to immense losses. Investment in the successful rearing of one cygnet would mean twelve unsuccessful young. For breeding in colonies the cost for one successful cygnet would fall to 1,6 unsuccessful, but result in only 0,3 surviving young per pair.

Rearing a brood in a super-territory on the contrary rises the rate of success to 1,2 cygnets (8 times more than in the colonial breeding), paired with a loss of 2,6 young. This is a much better balance between cost and benefit than in each of the other possible cases. The strategy of the super-territory in the Mute Swan, therefore, should be the best one. It must lead to a comparatively high clutch size, and it should promote long lasting pair bonds (monogamy) as well as prolonged territory defense.

The Mute Swan is able to follow this strategy due to the restriction of the male's role to territorial defense and predator charging. Old males attain a body weight of more than 20 kg, which is twice the value for females and younger males.

The main function of the Mute Swan territory may be the improvement of the survival rate of the owners' cygnets; a strategy which is in accordance with the predictions of sociobiological theory.

Literatur

- ASKENMO, C. (1982): Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 70: 189–196.
- BACON, P. J. (1980): Population genetics of the Mute Swan *Cygnus olor*. Thesis, Univ. Oxford.
- BAUER, K. & U. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- BIRKHEAD, M., P. J. BACON & P. WALTER (1983): Factors affecting the breeding success of the Mute Swan *Cygnus olor*. *J. anim. Ecol.* 52: 727–741.
- BLOCH, D. (1970): Knopsvanen (*Cygnus olor*) som kolonifugl i Danmark. *Dansk orn. For. Tidsskrift* 64: 152–162.
- BRAITHWAITE, L. W. (1982): Ecological studies of the Black Swan IV: The timing and success of breeding in two nearby lakes on the Southern Tablelands of New South Wales. *Aust. Wildl. Res.* 9: 261–275.
- CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS & S. D. ALBON (1982): Red Deer. University of Chicago Press, Chicago, and Edinburgh University Press.
- DHONDT, A. A., J. SCHILLEMANS & J. DE LAET (1982): Blue Tit territories in populations at different density levels. *Ardea* 70: 185–188.
- HAMILTON, W. D. (1964): The genetical evolution of social behaviour. *J. theor. Biol.* 7: 1–51.
- KRAUSS, M. (1979): Zur Nahrungsökologie des Blässhuhns *Fulica atra* auf den Berliner Havelseen und der Einfluß von Blässhuhn und Bisamratte *Ondatra zibethicus* auf das Schilf *Phragmites communis*. *Anz. orn. Ges. Bayern* 18: 105–144.
- LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press, Oxford.
- LATZEL, G. & E. R. SCHERNER (1984): Wanderwege des Höckerschwans (*Cygnus olor*) im nördlichen Mitteleuropa unter besonderer Berücksichtigung Ost- und Südniedersachsens. *Vogelkdl. Ber. Niedersachsen* 16: 33–47.
- LORENZ, K. (1963): Das sogenannte Böse. Borothea Schöler, Wien.
- RANFTL, H. & H. UTSCHICK (1978): Bestand und Reproduktion des Höckerschwans in Bayern. *J. Orn.* 119: 238–239.
- REICHHOLF, J. (1973): Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. *Anz. orn. Ges. Bayern* 12: 15–46.

- — (1976): Die quantitative Bedeutung der Wasservögel für das Ökosystem eines Innstausees. Verh. Ges. Ökol. Wien 1975: 247–254.
- — (1979): Problemvogel Höckerschwan. Gefiederte Welt 103: 114–116.
- SCOTT, D. K. (1984): Winter territoriality of Mute Swans *Cygnus olor*. Ibis 126: 168–176.
- — & M. E. BIRKHEAD (1983): Resource and reproductive performance in Mute Swans *Cygnus olor*. J. Zool. Lond. 200: 539–547.
- STOKES, A. W. ed. (1974): Territory. Benchmark Papers in Animal Behavior. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- VERNER, J. (1977): On the adaptive significance of territoriality. Am. Nat. 111: 769–775.
- VOOUS, K. H. (1963), Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. P. Parey, Hamburg.
- WILSON, E. O. (1975): Sociobiology – the new synthesis. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Josef Reichholf,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1B, 8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [24_1_1984](#)

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef

Artikel/Article: [Über die Funktion des Reviers beim Höckerschwan *Cygnus olor* 125-136](#)