

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte

Geburtsortstreue und Streuungsverhalten junger Singvögel

Von Hans-Günther Bauer

1. Einleitung

Obwohl der Genfluß als außerordentlich bedeutsam für Populationen erkannt wurde, waren bisher nur wenige Wissenschaftler damit beschäftigt, die dem Genfluß zugrundeliegenden Dispersionsprozesse zu klären. LACK (1954) schrieb, daß Dispersion ein „remarkable, but largely unappreciated problem“ ist, und GADGIL (1971) meinte „Dispersal is one of the most important and among the least understood factors of population biology.“ Frühe Untersuchungen beschäftigten sich vor allem mit der Frage, ob Jungvögel – hauptsächlich von Zugvögeln – zu ihren Geburtsorten zurückkehren, oder sich einfach auf passende Habitate verteilen würden (LINCOLN 1934). Es wurde festgestellt, daß ein großer Teil der überlebenden Jungvögel in der Nachbarschaft ihres Geburtsortes brütete (CREUTZ 1938, 1941, FARNER 1945, KENDEIGH & BALDWIN 1937, NICE 1937, RÜPPELL 1935, WERTH 1947, u. v. a.). Ihre Ortstreue sei aber weniger ausgeprägt als die der Adulten (VON HAARTMAN 1949, JOHNSTON 1956, KLUIJVER 1951, STONER 1942 u. a.), da ein Teil der Jungvögel „aus eigenem Antrieb“ (GREENWOOD et al. 1979 a) neue Gebiete aufsucht, die Population also einen ortstreuen und einen nicht ortstreuen Anteil besitze (JOHNSTON 1961, auch RHEINWALD & GUTSCHER 1969). MAYR (1963) deutete die individuellen Unterschiede bei der Ortstreue als Verhaltenspolymorphismus, andere Autoren fanden Argumente für Vererbbarkeit der Geburtsortstreue (CURIO 1958, FEIGE 1984, VON HAARTMAN 1949, HOWARD 1960, MURRAY 1967). Nach heutiger Sicht sind die Zusammenhänge vielschichtig und die Ortstreue von einer Vielzahl von Parametern abhängig (GADGIL 1971, GREENWOOD 1980, SIEFKE 1984 a, WEISE & MEYER 1979). Die Tatsache, daß ♀ weiter streuen als ♂, wurde ebenfalls schon früh beschrieben (CREUTZ 1955, CURIO 1959, LACK 1946, NICE 1933, 1937). Über den biologischen Sinn dieses Geschlechtsunterschiedes ist man sich jedoch auch heute noch nicht einig (GREENWOOD 1980, MOORE & ALI 1984).

Im folgenden werde ich versuchen, die derzeit diskutierten Hypothesen und Untersuchungsmethoden über die Dispersion bei Singvögeln vorzustellen und die mit der Dispersion zusammenhängenden biologischen Faktoren bei den Singvögeln zu untersuchen. Aus der großen Fülle von Veröffentlichungen habe ich die mir wichtig erscheinenden Arbeiten herausgegriffen. Die Literaturliste erhebt daher keinerlei Ansprüche auf Vollständigkeit. Da über den Gebrauch einiger Ausdrücke Uneinigkeit besteht, seien hier die wichtigsten definiert (nach BERNDT & STERNBERG 1969 b, BERNDT & WINKEL 1983, JOHNSTON 1961, RHEINWALD & GUTSCHER 1969).

Philopatrie: Fehlende (MAYR 1963) oder auf die Nähe des Geburtsortes beschränkte Streuung (GREENWOOD 1983).

Geburtsortstreue: Erstansiedlung nahe dem Geburtsort (nur der Einjährigen).

Brutortstreue: Ansiedlung nahe dem vorjährigen Brutort.

Dispersion: Zustand der Verteilung der Individuen im Raum, nicht aber Vorgänge, die zu diesem Zustand führen. Dispersion hat im Sprachgebrauch noch eine zweite Bedeutung: die Verteilung der Tiere in bezug auf das Gebiet, in dem sie vorher lebten. RHEINWALD (1975) schlägt dafür aber den Ausdruck vor „frequency pattern of settling distances“; Häufigkeitsverteilung der Ansiedlungsentfernungen. Im folgenden werde ich Dispersion im erstgenannten Sinne verwenden, möchte jedoch darauf hinweisen, daß „Dispersion“, vor allem in der Säugtierforschung, meist durch „Ausbreitung“ ersetzt wird (HOECK, pers. Mittlg.).

(Jugend-)Streuung: Art der Ortsbewegung, die zur Dispersion führt (entspricht dem englischen „natal dispersal“, FISHER 1955). „Endogen bedingte Dismigration“

Ausweichen: Ortsbewegung von Vögeln, die (aus intra- und/oder interspezifischer Konkurrenz) nicht am für sie günstigsten Ort brüten können (entspricht dem englischen „spacing“, SCHÜZ 1962). „Exogen bedingte Dismigration“.

Dismigration wird oft als Überbegriff für Streuung und Ausweichen verwandt (vgl. BERNDT & STERNBERG 1968, 1969 b).

Die Dispersionsprozesse, dazu gehört z. B. auch noch die passive Versetzung (BERNDT & STERNBERG 1969 b), sind oft nicht streng voneinander trennbar, es können auch mehrere Prozesse gleichzeitig oder kurz hintereinander auftreten. MURRAY (1967) stellt sogar in Frage, ob angeborene Dismigration überhaupt vorkommt, da nach seinem Modell die Dispersion allein durch Ausweichen erklärt werden kann.

2. Theorien zur Entstehung des Streuungsverhaltens

Die meisten Theorien, die für die unterschiedliche Streuung von ♂ und ♀ aufgestellt wurden (cf. BAKER 1978, GREENWOOD 1980), lassen sich auch auf die Streuung von Jungvögeln übertragen. Die wichtigsten möglichen Ursachen für die Dispersion sind demnach: 1. Dominanz, 2. Populationsdichte; innerartliche Konkurrenz und 3. Inzuchtvermeidung.

2.1. Dominanz

Nach GAUTHREAUX (1978) führt Dominanz zu größerer Streuung der Unterlegenen, die Streuung ist also abhängig von der Verteilung der Reviere, die nicht von dominanten Individuen besetzt sind. Dies ist eine der Voraussetzungen für MURRAY's Modell der Ansiedlung von Jungvögeln (MURRAY 1967). BROOKE (1979) konnte am Beispiel des Steinschmätzers zeigen, daß die begehrtesten, „besten“ Territorien immer von älteren Tieren besetzt wurden und die Jungen im ersten Jahr mit den randlichen vorliebnehmen mußten (vgl. auch KNAPTON & KREBS 1974). Nach Beobachtungen von LÖHRL (1957) lassen sich viele Halsbandschnäpper im ersten Jahr nicht am Geburtsort nieder, weil sie von alten ♂ aus Territorien vertrieben werden. Aus den vorliegenden Angaben über Ortstreue (z. B. BERGMAN 1946, ERICKSON 1931) könnte man schließen, daß die Jungvögel um so mehr streuen, je ortstreuer die Altvögel sind. Allerdings sind die Adulten/Revierbesitzer nicht immer dominant (Gegenbeispiele bei GREENWOOD et al. 1979 a, LÖHRL 1958), und nach GREENWOOD et al. (1979 a) sind es auch nicht immer die Unterlegenen, die den Geburtsort verlassen, z. B. wurde nie eine höhere Mortalität bei den Wegziehern festgestellt.

GARNETT (1981) konnte zeigen, daß Dominanz von Körpergröße abhängt, aber auch von der Zeit, in der das Territorium eingenommen wird („Prior residency effect“, COLGAN 1983). Eine „Benachteiligung“ von Jungvögeln aus Zweitbruten (Spät-), die erst später territorial werden und dann nur noch randliche Territorien und schlechte oder keine Nistmöglichkeiten vorfinden, wurde oft beobachtet (CREUTZ 1938, DHONDT 1971, DHONDT & HUBLÉ 1968, von GUNTEN 1963, HAUKIOJA 1971, KLUIJVER 1951, NILSSON & SMITH 1985, PERRINS 1963, PINOWSKI 1965, RHEINWALD & GUTSCHER 1969, u. v. a.). Zu anderen Ergebnissen kamen DAVIES (1976), GREENWOOD et al. (1979 a) und WINKEL (1981). Von vielen Autoren wird diskutiert, ob die Sterblichkeit von Jungvögeln aus Spätbruten höher liegt. Zweifelsfreie Daten liegen jedoch kaum vor (HUDEC & FOLK 1961, Star), da die Wiederfunde keine Aussage über das Schicksal der Nichtgefundenen zulassen.

Auch in Wintertrupps läßt sich Dominanz nachweisen (DIXON 1963, MORLEY 1953 und ODUM 1941 bei Meisen, FRETWELL 1969 beim Junco und TOMPA 1964 bei der Singammer). Unterlegene Tiere bleiben in randlichen Gebieten oder in unpassenden Habitaten oder sie verlassen das Gebiet (EKMAN et al. 1981). Ein höherer Rang im Wintertrupp scheint bessere Brutterritorien im Folgejahr zu garantieren (SMITH 1976 bei der Schwarzkopfmehle). Unterle-

gene Tiere zeigen größere Streuung (DIXON 1963 bei der Schlichtmeise), sie sollten nach DHONDT (1979) das Gebiet früh verlassen, da die Trupps mit überlegenen Tieren meist in dichtbesiedelten Gebieten mit hoher Nahrungskonkurrenz umherziehen (modellhaft dafür ist die Arbeit von HAMILTON et al. 1967 am Star). Abwanderer können sich dagegen in dünnbesiedelten, suboptimalen Gebieten einen Nahrungsplatz sichern und erst im Frühjahr in Gebiete mit größerem Nistplatzangebot zurückkehren (dann wäre dort auch durch die Wintermortalität die Konkurrenz kleiner). In dichtbesiedelten Gebieten sollten nach dieser Theorie dominante Tiere überwiegen (adulte σ), in dünnbesiedelten die Rangniederen (vor allem q und Jungvögel).

2.2. Populationsdichte

Das Ausbreitungsverhalten ist dichteabhängig (festgestellt an 100 von 102 untersuchten Tierarten, TAYLOR et al. 1978), Zufallsverteilung von Individuen (randomness) kommt nur dann vor, wenn die Dichte so gering ist, daß keine Konkurrenz auftritt. Dabei sind es die schwächeren unterlegenen Tiere, d. h. Jungvögel, die zum Abwandern gezwungen sind, wie TOMPA (1964) bei der Singammer einer Inselpopulation nachwies.

Die Suche nach Territorien beginnt bei vielen Arten schon bald nach dem Selbständigwerden; das Wiederaufleben von Territorialkämpfen im Herbst (nach der Mauser der Adulten) zeugt von den Platzansprüchen der Jungvögel (HAWTHORN 1974, JOHNSTON 1956, KALELA 1958, KLUIJVER 1951, PINOWSKI 1956). Diese bleiben vermehrt in Geburtsortsnähe, wenn weniger Altvögel vorhanden sind (GREENWOOD et al. 1979a, KLUIJVER 1951, LICHTSCHEW 1955, LÖHRL 1957) oder mehr Nistkästen aufgehängt werden (HÖLZINGER in RHEINWALD & GUTSCHER 1969).

Bei hoher Dichte findet deshalb vermehrt Abwanderung statt, oder die Jungvögel bilden eine „nichtbrütende Reserve“ (BROWN 1969, DELIUS 1965, HINDE 1956, MORLEY 1953, RICHTER 1956, ROWLEY 1981, SWANBERG 1956, WINKEL 1982, u. a.). Eine andere Möglichkeit beschreibt CARLSSON (1986) beim Rotschneitl-Weißschwanz. Bei hoher Dichte schließen sich subdominante σ den mit ihnen nicht verwandten Territorienhaltern als Helfer zur Verteidigung des Revieres an und warten dort auf die Gelegenheit, ein freierwerdendes Territorium zu besetzen. Bei niedriger Dichte gibt es diese Assoziationen nicht. SNOW (1966) folgerte, daß dichtbesiedelte Gebiete die weniger produktiven versorgen (vgl. auch SCHMIDT 1983), allerdings wird auch abnehmende Gelegegröße bei hoher Dichte beobachtet (z. B. O'CONNOR 1980, KLUIJVER 1951, PERRINS 1965). Eine „ideal free distribution“ würde sich nach FRETWELL (1969) ergeben, wenn die Vögel in der Lage wären, die Dichte eines Gebietes abzuschätzen, und sich in einem dünnbesiedelten Teil ansiedelten.

Jungvögel vieler Arten (z. B. Amsel, Rotkehlchen, Zaunkönig, Kleiber, Singammer) halten im Herbst und Winter Territorien, teilweise auch außerhalb des eigentlichen Brutvorkommens (ARMSTRONG 1953, DIXON 1949, TOMPA 1964). Im Frühjahr verlieren viele ihre Territorien wieder an zurückkehrende oder territoriale Altvögel und werden dadurch zum Ausweichen gezwungen (HINDE 1956, JACKSON 1954, LACK 1939). Dennoch ist es nach den Autoren sinnvoll, daß sich Jungvögel so früh wie möglich ein Territorium sichern (BURKITT 1924-26, LÖHRL 1958, NICE 1933, RIBAUT 1964). Durch Entfernen von territorialen Paaren kann die Menge an Nichtbrütern bzw. Tieren in suboptimalen Gebieten abgeschätzt werden, da die freien Reviere schnell aufgefüllt werden, und zwar fast immer von Jungvögeln bzw. Einjährigen. KREBS (1971) stellte fest, daß einjährige Kohlmeisen, die in die Reviere nachrückten, aus randlichen suboptimalen Brutgebieten stammten, die anschließend nicht von anderen Tieren besetzt wurden. Auch entfernte Rotschulterstärklinge (ORIANI 1961) wurden schnell und vollständig fast ausschließlich von Einjährigen ersetzt. Weitere Entfernungsversuche führten zu ähnlichen Ergebnissen (Gegenbeispiele bei CEDERHOLM & EKMAN 1976 und HAUKIOJA 1971), allerdings wurde meist nicht geklärt, woher die nachrückenden Vögel stammten (Übersicht in KREBS 1971; MEWALDT 1964).

Gegen Dichtefaktoren als generellen Grund für Jugend-Streuung könnte sprechen, daß PERRINS (1963) eine größere Gesamtpopulation und eine größere Brutdichte feststellte, nachdem im Winter viele Jungvögel (der Kohlmeise) überlebt hatten. Von HAARTMAN (1956) fand, daß zusätzliche Nistkästen nur eine geringfügig größere Zahl von Ansiedlungen junger Trauerschnäpper zur Folge hatte, weshalb der Grund für mangelnde Ortstreue also woanders zu suchen ist. Und nach CREUTZ (1966) verlassen junge Wasseramseln auch dünn besiedelte Gebiete.

2.3. Inzuchtvermeidung

Für Inzuchtvermeidung gibt es nur sehr wenige Belege. Nur für die Kohlmeise konnte im Freiland ein negativer Effekt nach Inzucht gefunden werden, allerdings wurde dabei der Einfluss auf die nächstjährige Brutpaarzahl nicht geprüft (BULMER 1973, GREENWOOD et al. 1978) und erst diese zeigt, wie stark sich die Inzucht auswirkt. NOORDWIJK & SCHARLOO (1981) fanden bei der genauen Untersuchung einer Inselpopulation der Kohlmeise, daß die Zahl der fortpflanzungsfähigen Nachkommen von Inzuchtpaaren nicht niedriger war als die von nichtverwandten Paaren. Die niedrigere Schlüpftrate wird durch eine hohe Überlebensrate der Jungvögel kompensiert. Die Autoren konnten auch keine Inzuchtvermeidung bei der Kohlmeise feststellen.

Bisher wurde nur bei koloniebrütenden Singvögeln (s. u.) und der Japanischen Wachtel Vermeidung von Inzucht empirisch nachgewiesen (BATESON 1978). Eine Unterscheidung zwischen Individuen ist den Vertretern vieler Arten möglich (z. B. Uferschwalbe MEDWIN & BEECHER 1986, Langschwanzdrossling GASTON 1978 u. a.), aber nach den bisherigen Untersuchungen werden bei allen Arten „lokale“, d. h. in Phänotyp oder Lautäußerungen (Review von FALLS 1982) ähnliche Individuen als Paarungspartner gegenüber Fremden bevorzugt, und das begünstigt Inzucht (GREENWOOD et al. 1979 b, SLATER & CLEMENTS 1981).

„Wenn die Risiken einer Abwanderung oder die Vorteile, begrenzte Ressourcen in einer Verwandtengruppe zu halten, besonders groß sind, werden die Kosten einer Inzucht von dem Vorteil dazubleiben, überwogen“ (MOORE & ALI 1984). Inzucht bei Singvögeln wird u. a. beschrieben von CREUTZ (1938), GREENWOOD (1980), RHEINWALD (1977), ROWLEY (1981), VIETINGHOFF-RIESCH (1955), WINKEL (1981, 1982). Nur bei koloniebrütenden Vögeln mit hoher Sozialstruktur scheint dagegen Inzucht durch Streuung der Weibchen vermieden zu werden (GASTON 1978, WOOLFENDEN & FITZPATRICK 1978, ZAHAVI 1974).

GREENWOOD (1983) stellte fest, daß das Streuungsverhalten stark mit der Art des Paarungssystem (Ressourcen- oder Partnerverteidigung) korreliert. Die Asymmetrie in der Dispersion zwischen ♂ und ♀ bei territorialen Arten ist folglich nicht entstanden, um Inzucht zu vermeiden, da beide Geschlechter philopatrisch sind (vgl. auch den Disput zwischen PACKER 1985 und MOORE & ALI 1985).

In einem „Optimal inbreeding model“ beschreibt SHIELDS (1983), daß Philopatrie entstanden sein müsse, um die Inzucht zu verstärken, wodurch coadaptierte Genome in kleinen Demen geschützt werden. Seiner Meinung nach wird den genetischen Vorteilen der Inzucht zu wenig Beachtung geschenkt (SHIELDS 1982, 1983). Inzwischen beschränken sich die Vertreter der Inzuchtvermeidungstheorie darauf, von Inzestvermeidung (Geschwister- bzw. Elter-/Kindverpaarungen) zu sprechen (z. B. HARVEY & RALLS 1985).

2.4. Weitere Aspekte

HAMILTON & MAY (1977) nehmen an, daß die Streuung auch in einförmigen, optimalen Habitaten stark sein müsse, da Nachwuchs, der außerhalb in suboptimalen Gebieten siedelt, den Wettbewerb verringert und für die Jungen außerdem die (wahrscheinlich geringe) Chance besteht, sich in anderen Habitaten zu etablieren, statt um die wenigen vorhandenen Plätze zu kämpfen. Altvögel sollten deshalb versuchen, zumindest einen Teil der Jungvögel aus dem Gebiet zu vertreiben (vgl. auch ROFF 1975). Verschlechtern sich die Bedingungen in anderen Ge-

bieten in gleichem Maße wie im Ausgangsgebiet, sollte jedoch keine Streuung stattfinden (GADGIL 1971). Unterschiedliche Kosten der Streuung sollten deshalb zu unterschiedlichem Verhalten führen (BENGTSSON 1978, GREENWOOD 1980). Eine Zusammenfassung der verschiedenen Modelle gibt HORN (1983).

2.6. Vor- und Nachteile der Streuung

Im allgemeinen ist Streuung dann vorteilhaft, wenn Gelegenheit besteht, ein Gebiet zu besetzen, das günstiger ist als das vorher bewohnte; nach populationsdynamischen Gesichtspunkten also ein dünner besiedeltes Gebiet (GADGIL 1971). Es gibt jedoch nur wenige Untersuchungen, die zeigen, ob eine Streuung erfolgreich war oder die streuenden Tiere eine höhere Mortalität erleiden. Die meisten Autoren betrachten die Streuung als einen Kompromiß zwischen individueller Selektion, die gegen und Gruppenselektion, die für Dispersion spricht (SHIELDS 1983). Als Vorteile für die Population werden diskutiert:

- Erschließung neuer Lebensräume (BERNDT & WINKEL 1974, COMINGS et al. 1980, JOHNSTON 1961);
- Genaustausch (HOWARD 1960, MAYR 1963);
- Dichteregulation (vgl. „Spreizung des Risikos“ in SIEFKE 1984 b);
- Auffüllen der Lücken im Brutbestand (GADGIL 1971, HORN 1983, KRÄTZIG 1939, VIETINGHOFF-RIESCH 1955);
- Stabilisierung der Population auf lange Sicht (Modelle von COMINGS et al. 1980, ROFF 1975).

GADGIL (1971) hält eine „gemischte Strategie“ (ein Teil bleibt, der andere zieht weg) für optimal in einer dynamischen Umwelt, da ein starres Festhalten einer Population an einem (Teil-)Gebiet bei Veränderungen katastrophale Folgen haben kann. Auch SIEFKE (1984a) hält die Dismigration für optimiert, was ein für alle Individuen gleiches Ansiedlungsverhalten ausschließt (vgl. „Verhaltenspolymorphismus“ bei MAYR 1963 und ROFF 1975). Da sich die Habitate unabhängig von der Art wandeln, kann die Dismigration eine wichtige adaptive Reaktion sein, da sie zu einem ständig wechselnden Verteilungsmuster der Art führt (SIEFKE 1984a, vgl. auch HORN 1983). Die Modelle von MURRAY (1967) und WASER (1985) zeigen jedoch, daß das Ansiedlungsverhalten auch ohne diesen Polymorphismus erklärt und in einem Modell simuliert werden kann.

Panmixie verhindert Adaptionen an lokale Besonderheiten, saltatorischer Genfluß infolge weiten Streuens (starkes „outbreeding“) ist deshalb für gutangepaßte Teilpopulationen ungünstig (NOTTEBOHM 1970, 1972, SHIELDS 1983, TREISMAN 1978). Zudem kennen standort-treue Tiere die räumlichen und zeitlichen Variationen im Ressourcenangebot (HINDE 1956) und könnten außerdem — eine heftig diskutierte Theorie — Vorteile haben, neben Verwandten zu siedeln (kin selection) (MAYNARD SMITH 1964, Übersichtsreferat von GREENWOOD & HARVEY 1982). Ein Mechanismus, der ein Erkennen von Verwandten ermöglichen könnte, ist die Dialektbildung. Wählen die Tiere ihre Partner (oder Umgebung) nach der Art der Dialekte, ist mehr Inzucht zu erwarten (BAKER & MEWALDT 1978, SHIELDS 1983), vermeiden sie dagegen den eigenen Dialekt, mehr Auszucht (outbreeding).

3. Methoden zur Berechnung von Dispersionsentfernungen

3.1. Durchschnittliche Ansiedlungsentfernung

Sie wird berechnet, indem man die Summe aller erhaltenen Ansiedlungsentfernungen durch die Anzahl der Tiere, die im Untersuchungsgebiet gefunden wurden, teilt. Diese Methode beinhaltet folgende Fehler:

a) Durchschnittswerte sind nur für Normalverteilungen sinnvoll, der Durchschnitt entspricht dann dem Maximum der Funde. Ansiedlungsentfernungen sind jedoch nicht normalverteilt.

b) Fangzahlen und Fundentfernungen sind abhängig von der Größe des Untersuchungsgebietes.

c) Es wird nur ein Teil der überlebenden Einjährigen gefunden (dies gilt jedoch auch für alle folgenden Berechnungsmethoden).

3.2. Der Median der Entfernung (Die 50-%-Distanz)

Der Median der Entfernung ist die Distanz, in der 50% der Wiederfunde registriert wurden (BERNDT & STERNBERG 1969 b). Diese Methode ist auch dann anwendbar, wenn die Werte nicht normalverteilt sind. Sie ist deshalb der Durchschnittsberechnung generell vorzuziehen. Nachteile: siehe 3.1. b und c.

3.3. Anzahl der überquerten Territorien

Da die durchschnittliche Ansiedlungsentfernung in verschiedenen Jahren stark schwankte, berechneten GREENWOOD et al. (1979 b) die durchschnittliche Territoriengröße für jedes Jahr (diese kann sich in Abhängigkeit von der Populationsdichte verändern) und bezogen die Ansiedlungsentfernung auf die jeweilige Größe der Territorien. Den gleichen Ansatz haben GREENWOOD (1983) und SHIELDS (1983), die „Dispersionseinheiten“ („effective dispersal“ units) berechnen, indem sie die absolute Ansiedlungsdistanz (in m) durch die durchschnittliche Entfernung zweier Revierzentren (bzw. den durchschnittlichen Revierdurchmesser) teilen. Nachteile wie oben.

3.4. Halbwertsentfernung

Diese Methode wurde von RHEINWALD & GUTSCHER (1969) entwickelt. Durch Einteilung der Ansiedlungen in Entfernungsklassen relativ zum Geburtsnest kann eine Kurve gezeichnet werden; diese wird durch Abschätzen der überlebenden Tiere vervollständigt. Die Halbwertsentfernung ist die Distanz vom Geburtsnest, innerhalb der sich 50% der überlebenden Tiere angesiedelt haben (Bestimmung durch Integration der Fläche unter der Kurve). Nachteil: Die Abschätzung ist meistens weit problematischer als in dem von den Autoren dargestellten Fall. Bei Ansiedlungshäufigkeiten von weniger als 90% der Überlebenden im Untersuchungsgebiet (und das ist normalerweise der Fall) entstehen zu große Ungenauigkeiten im Kurvenverlauf.

3.5. Gebietstreue-Koeffizient

Werden Medianwerte durch Angaben der Quartile (z. B. 25% und 75% der Ansiedlungen) ergänzt, kann eine anschauliche Vorstellung über die Dispersion gewonnen werden (SIEFKE 1984a). Der Autor ermittelt durch Berechnen der Regression oder als Näherungswert durch Berechnung des Steigungswinkels der Gerade (bei logarithmischer Ordinate) einen Wert „c“ als Gebietstreue-Koeffizient, der sich auch aus unvollständigen Angaben näherungsweise bestimmen läßt (SIEFKE 1984 a, S. 314). Je größer der Wert „c“, desto weniger Dismigration tritt bei der entsprechenden Art auf.

Nach SIEFKE stimmen die Ergebnisse der meisten Arten formal überein, und er entwickelte ein Modell der Ansiedlungstreuung, in das der Wert „c“ als wichtige bestimmende Größe eingeht. Die Ansiedlung wird mit der Funktion $y = ax^b \times c^{cx}$ beschrieben. Nachteile der Methode: Die Ansiedlungsmöglichkeiten müssen mit einberechnet werden, da sonst beim Berechnen des „c“-Wertes große Unterschiede in verschiedenen Teilpopulationen auftreten können,

wie der Autor selbst anmerkt. Die maximale Ansiedlungsentfernung (die für die Berechnung wichtig ist) ist abhängig von der Größe des Untersuchungsgebietes (bei Fernfunden vom Zufall).

3.6. Berechnungen anhand von Ringfunden

MEAD (1979) versucht, aus den Wiederfunden in mehr als 10 km Entfernung in einem Modell auf das Ansiedlungsverhalten in Geburtsortsnähe zurückzuschließen. Dabei wird ein exponentielles Streuen vorausgesetzt und die „fehlende Entfernungsklasse“ durch Extrapolation ergänzt. Eine allgemeingültige Berechnungsmethode ist daraus aber meines Erachtens nicht ableitbar.

3.7. Kritische Analyse der Methoden

Aus 3.1.–3.6. wird ersichtlich, daß noch keine völlig zufriedenstellende und allgemein anwendbare Methode zur Berechnung von Ansiedlungsentfernungen entwickelt worden ist. Meines Erachtens müssen bei den Berechnungen folgende Punkte beachtet werden:

a) Die überlebenden Jungvögel außerhalb des Untersuchungsgebietes (und die nichtgefangenen innerhalb des Gebietes, vgl. aber NYHOLM & MYHRBERG 1983) müssen einbezogen werden. Liegt die Wiederfundrate der Einjährigen unter 10% der Beringten, ist eine Angabe der durchschnittlichen Ansiedlungsentfernung sinnlos, da die mindestens 10% nichtgefangener Tiere (bei einer maximalen Jugendsterblichkeit von 80%) nicht mit dem berechneten Wert in Einklang zu bringen sind. Die eigentliche Ansiedlungsentfernung wäre um ein Mehrfaches größer.

b) Die Größe der Untersuchungsfläche geht in die meisten Berechnungen nicht mit ein, hat jedoch einen großen Einfluß auf die Wiederfangrate.

c) Die Anzahl und die Entfernungsklassen der aufgestellten Nisthilfen sollte mit einbezogen werden.

d) Der Arbeitsaufwand und die Kontrollmöglichkeiten in den verschiedenen Teilbereichen des Untersuchungsgebietes müssen in die Auswertung eingehen (vgl. HAUKIOJA 1971, HÖTKER 1982, RHEINWALD 1975, RHEINWALD & GUTSCHER 1969); die Wiederfunddaten müssen entsprechend korrigiert werden.

Es besteht auch die Möglichkeit, für die Ansiedlungsentfernung Zufallsdaten zu verwenden (z. B. FARNER 1945). Diese sind jedoch i. a. nicht dazu geeignet, das Ansiedlungsverhalten genau zu beschreiben.

e) Oft wurden in die Ansiedlungsberechnungen zwei- und mehrjährige Tiere aufgenommen, über deren Vorjahresstandort nichts bekannt ist.

f) Die meisten Autoren setzen eine für alle Individuen gleiche Fangwahrscheinlichkeit voraus, die jedoch nicht immer gegeben ist (z. B. HENLE 1983).

Eine weitere Ungenauigkeit, die sich aus der Begrenztheit des Untersuchungsgebietes ergibt, untersuchte BARROWCLOUGH (1978).

Ansiedlungshäufigkeiten in verschiedenen Distanzklassen zum Geburtsort (vgl. KLUIJVER 1951) lassen deshalb oft klarere Aussagen zu, vor allem wenn sie in bezug zur Wahrscheinlichkeit, in der betreffenden Entfernung zu siedeln, gestellt werden (HÖTKER 1982, RHEINWALD 1975). Einen ähnlichen Ansatz hat FEIGE (1984), der den Anteil der wiederholt besetzten Brutplätze in bezug auf die bekannten Brutplätze berechnet („Revierbesetzungsquote“).

Ein Vergleichswert für das Ansiedlungsverhalten, wie ihn SIEFKE (1984 a) vorschlägt, ist wünschenswert, aber nur sinnvoll bei einheitlicher Methodik (s. o.). Als Grundlage weiterführender Modellvorstellungen, z. B. über die theoretischen Ansiedlungswerte verschiedener Populationen (SIEFKE 1984 b), gibt der Gebietstreu-Koeffizient, auch in dieser Form, wichtige Aufschlüsse.

5. Biologische Aspekte

Mit Ausnahme „nomadisierender“ Arten, bei denen alle Altersgruppen und beide Geschlechter eine große Streuung zeigen (Fichtenkreuzschnabel, Grünfink u. v. a., BAKER 1978, S. 323 f.), überwiegt bei Singvögeln die Brutsortstreuung der Adulten gegenüber der Geburtsortstreuung der Jungen (GREENWOOD & HARVEY 1982, HARVEY et al. 1979, van HECKE 1981, WINKEL 1981 u. v. a.). Auffällig gering ist die Geburtsortstreuung bei Arten mit hoher Brutortstreuung, z. B. Teichrohrsänger (BEZZEL 1961), Kleiber (BERNDT & DANCKER 1960 a, LÖHRL 1958, PLATTNER & SUTTER 1948), Trauerschnäpper (BERNDT 1960, JEDRASZKO-DABROWSKA 1979 u. a.), Halsbandschnäpper (LÖHRL 1957, 1959). Oft läßt sich auch ein Unterschied zwischen den Jungvögeln innerhalb einer Art feststellen. So zeigen Jungvögel aus Spätbruten meist weniger Geburtsortstreuung (DHONDT 1971, DHONDT & HUBLÉ 1968, KLUIJVER 1951, PERRINS 1963, 1965, vgl. aber DAVIES 1976, GREENWOOD et al. 1979 a, WINKEL 1981), was u. a. auf deren höhere Mortalität zurückgeführt wird. In diesem Abschnitt soll versucht werden, anhand der Biologie der Jungvögel in den ersten Lebensmonaten die relativ geringe Ortstreuung zu begründen.

5.1. Erster Sommer und Herbst

Die Zeit bis zum Selbständigwerden der Jungvögel wird u. a. von DAVIES (1978), HOLLEBACK (1974), NILSSON & SMITH (1985) und STECHOV (1937) beschrieben, wobei Uneinigkeit besteht, ob die Eltern durch Entwöhnung („parental meanness“, DAVIES 1978) für eine schnellere Selbständigkeit sorgen oder die Jungen von sich aus immer weniger betteln und durch zunehmende Aggressivität innerhalb des Familienverbandes eine immer größer werdende Individualdistanz aufbauen. Nach GARNETT (1981) ist frühes Verlassen der Gruppe, also frühe Selbständigkeit, für das Individuum von Vorteil. Bald nach Auflösung der Familienverbände ziehen die Jungvögel vieler Arten in Trupps (selten Nestgeschwister) oder einzeln in der Phase der sog. Jungendstreuung (juvenile dispersal) durch das Gebiet (CONDER 1951, GIBB 1954, GOODBODY 1952, HIRTH et al. 1969, LEHTONEN 1958, MAZZUCCO 1974, PLATTNER & SUTTER 1946, 1947, SNOW 1966, TOMPA 1964, WERTH 1947 u. v. a.).

Jungvögel können Territorien der Adulten während der Mauserzeit ungestört durchstreifen (HAWTHORN 1974, LACK 1946, ODUM 1942, WILLIAMSON 1961 u. a.) und erwerben dabei (weitere) Gebiets- und Ressourcenkenntnisse. In dieser Zeit muß auch die Bindung an den Geburtsort erfolgen oder abgeschlossen sein. LÖHRL (1959) fand bei Verfrachtungsexperimenten beim Halsbandschnäpper, daß Jungvögel nach der Jugendmauser nicht mehr genügend Zeit haben, ihren „Heimatort“ (hier: Ort des Ausfliegens) kennenzulernen. Keiner der Jungvögel fand den Weg zurück; dagegen gelang dies fast 19% der während der Jugendmauser freigelassenen Vögel. Diese Zahl ist, verglichen mit den Wiederfundzahlen der Art sonst, außergewöhnlich hoch und wird vom Autor mit fehlender intraspezifischer Konkurrenz am Auflaßort (da außerhalb des Artareals), geringerer Mortalität (da in der kritischen Zeit geschützt in der Volière) und Besonderheiten des Auflaßgebietes erklärt (LÖHRL 1959). BERNDT & WINKEL (1979) versuchten beim Trauerschnäpper die Zeit der „Ortsprägung“ noch mehr einzugrenzen. Tiere, die als Embryonen (noch im Ei) vom Geburts- zum Auflaßort gebracht wurden, fanden zu 6,3% zum Auflaßort zurück. 13,4% der als Nestlinge vom Geburts- zum Auflaßort verfrachteten Vögel wurden ebenfalls am Auflaßort und nicht am Geburtsort gefunden. Es steht also fest, daß die Kenntnis des Ortes nach dem Ausfliegen erworben wird (vgl. MAUERSBERGER 1957), denn auch Jungvögel, die am Geburtsort mehrere Wochen gekäfigt blieben, kamen ausschließlich zum (anschließenden) Auflaßort zurück (7,5%). Auch SOKOLOW (1976) folgert aus seinen Untersuchungen, daß die Jungvögel im Alter von zwei bis fünf Wochen ihre Ortsbindung festigen. In seinem Gebiet wurden fast nur die Vögel wiedergefangen, die in den ersten Wochen nach dem Ausfliegen dort beringt worden waren (vgl. auch VAN BALEN 1979, KNEIS 1985, LAWN 1982, MAZZUCCO 1974, WEISE & MEYER 1979). Zu gleichen Ergebnissen kam CATCHPOLE (1972) bei Schilf- und Teichrohrsängern, bei denen Jungvögel nach dem Flüggewerden von den

Eltern oft in andere Gebiete geführt werden. Alle Rückkehrer wurden an den Orten des Selbständigwerdens gefunden, der nur manchmal dem Geburtsort entsprach. WEISE & MEYER (1979) stellten bei Schwarzkopfmeisen (Standvögel) fest, daß sie ihr Brutrevier nur wenig entfernt von dem Ort/Gebiet einnahmen, in dem sie im Juli bzw. August als unabhängige Jungvögel beringt worden waren.

Die meisten Jungvögel streuen nur wenige Kilometer vom Geburtsort weg (z. B. DA PRATO & DA PRATO 1983, LANGSLOW 1979, LAWN 1984), weitere Entfernungen werden z. B. beim Fitis (LAWN 1984) fast nur nach der Mauser gefunden. Bei einigen Arten (Rauch- und Mehlschwalbe, Star, Neuntöter) gaben jedoch Fernfunde (vor allem in Gegenrichtung) dazu Anlaß, von „Zwischenzug“ zu sprechen (ASH 1970, DROST & DESSELBERGER 1932, MENZEL 1984, SCHNEIDER 1972, STREMKER & STREMKER 1980). Dieses Verhalten wird von anderen Autoren jedoch ganz anders interpretiert, z. B. als Reaktion auf Windverdriftung, Windverhältnisse oder auf Änderung der Photoperiode (BAKER 1978, S. 615; EVANS 1972, PARSLAW 1969, RAMEL 1960).

Obwohl also i. a. nur kleine Ortswechsel festgestellt werden, ist es eine unbestrittene Tatsache, daß Jungvögel einen entscheidenden Anteil an großräumigen Veränderungen der Populationen wie Irrruptionen, Invasionen und Arealausweitungen haben (BERGMAN 1946, BOZHKO 1980, BERNDT & DANCKER 1960 a, b, BERNDT & HENSS 1963, CRAMP 1963, CRAMP et al. 1960, GATTER 1977, HÖTKER 1982, KALELA 1954, LAWN 1984, LINKOLA 1961, MAZZUCCO 1974, NOVAK (in STEPHAN 1963), OTTERLIND 1954, PRILL 1983, RODEBRAND 1975, STEPHAN 1975, STJERNBERG 1979, WILLIAMSON & WHITEHEAD 1963; keinen hohen Jungvogelanteil fanden FERGUSON-LEES 1968 beim Girlitz, NIETHAMMER 1951, OTTERLIND 1954, PIECHOCKI 1971 beim Tannenhäher und VAUK 1959 bei Kohl- und Blaumeise). Es ist umstritten, ob diese Phänomene durch Streuung, Ausweichen oder andere Ursachen zustande kommen. Da nach Invasionen nur selten ein Massen-Rückzug stattfindet (CRAMP et al. 1960, DORST 1962, GATTER 1974), ist in den Brutpopulationen des Folgejahres die Populationsdichte ebenso wie der Jungvogelanteil gegenüber dem Vorjahr geringer (BERNDT & DANCKER 1960 a, GATTER 1974, SCHMIDT 1983 u. a.). Eine derartige demographische Veränderung hat einen entscheidenden Einfluß auf das Ansiedlungsverhalten der verbliebenen Vögel (BÄUMER-MÄRZ & SCHMIDT 1985, VAN BALEN 1980, BERNDT & WINKEL 1974, SCHMIDT 1983).

Bei Zugvögeln legen einige Beobachtungen nahe, daß in der Zeit der Jugendstreuung eine Festlegung auf den späteren Brutplatz erfolgt (VAN BALEN 1980, BERNDT & WINKEL 1979, CATCHPOLE 1972, FINLAY 1971, VON GUNTEN 1963, HUND & PRINZINGER 1981, MAZZUCCO 1974, SOKOLOV 1976). Ein frühes Festlegen auf den späteren Brutplatz läßt sich auch bei Standvögeln und Teilziehern beobachten. Bei vielen Arten beginnt nach der Jugendmauser eine Zeit verstärkter Gesangsaktivität, auch um die reviersuchenden Jungvögel abzuwehren (BURKITT 1924-26, CREUTZ 1966, HAWTHORN 1974, KALELA 1954, 1958, KROODSMA 1974, PINOWSKI 1965, RICHTER 1953, SNOW 1956, TOMPA 1964). Dies wird sogar bei Arten festgestellt, für die eine Revierverteidigung sonst nicht nötig ist, wie z. B. dem Tannenhäher (SWANBERG 1956).

Nur selten gelingt es Jungvögeln, Revierkämpfe gegen adulte Territorienhalter für sich zu entscheiden. Es handelt sich bei den erfolgreichen Einjährigen meist um Vögel aus Erstbruten bzw. dominante Individuen (vgl. DHONDT 1971, DHONDT & HUBLÉ 1968, KLUIJVER 1951, PERRINS 1963, 1965; Gegenbeisp. bei GREENWOOD et al. 1979 a, WINKEL 1981). Junge Kleiber z. B. können – verpaart – alleinstehende Revierinhaber vertreiben (LÖHRL 1958 und MATTHIJSSEN & DHONDT 1983; weitere Beispiele bei LACK 1954). Sie besetzen aber häufiger unverteidigte Gebiete (meist Randbezirke von Territorien), die sie laufend auszuweiten versuchen oder von denen aus sie versuchen, verschwundene Revierinhaber zu ersetzen (LÖHRL 1958, Rotkehlchen nach LACK 1946, Singammer nach NICE 1933, „Subterritorien“ der Amsel nach SNOW 1956). Die Jungvögel anderer Arten können sich im Winter unbehelligt im Revier eines etablierten Brutpaares aufhalten (Sumpfmehse nach MORLEY 1953, ROST in Vorber., Weidenmeise nach CEDERHOLM & EKMAN 1976, EKMAN 1979), bzw. sie besetzen Nistkästen als Zeichen ihres Revieranspruches (Feldsperlinge nach PINOWSKI 1965, Haussperlinge nach SUM-

MERS-SMITH 1954, auch Meisen). Jungvögel, die sich kein Revier oder unverteidigtes Gebiet sichern können, sind dagegen zum Ausweichen gezwungen (ARMSTRONG 1953, PINOWSKI 1965, ULLRICH 1971) oder wandern, wie bei Meisen im September/Oktobre beobachtet werden kann, in süd(west)licher Richtung ab (CROON et al. 1985, DHONDT 1979, KRÄTZIG 1939, LEHTONEN 1958, MOHR 1962, PLATTNER & SUTTER 1947, SMITH 1967, ULFSTRAND 1962, WINKEL & WINKEL 1980). Auch von anderen Arten ist ein verstärktes Abwandern von ♀ und Jungvögeln in wärmere Gebiete bekannt (Literatur bei LACK 1946).

Dem Revier, in dem territoriale Standvogelarten nächtigen und später brüten, das im Winter zur Nahrungssuche aber stark ausgeweitet wird (z. B. in Wintertrupps), versuchen die Vögel, ein Leben lang treu zu bleiben („Domizil“ nach KLUIJVER 1951, „Revier im weiteren Sinne“ nach PLATTNER & SUTTER 1947; BUTTS 1931, KRÄTZIG 1939, NICE 1933).

5.2. Winter und folgendes Frühjahr

Noch im Dezember läßt sich die Suche nach „Domizilen“ (z. B. bei der Kohlmeise) feststellen, wenn Übernachtungsplätze zweier Tage bis zu 1200 m auseinander liegen. Ist das „Domizil“ jedoch gefestigt, liegen die Schlafplätze eng beieinander und die durchschnittliche Entfernung der Winterschlafplätze zum späteren Brutort ist kürzer als die durchschnittliche Entfernung vom Geburtsort zum Brutort (KLUIJVER 1951 bei Kohl- und Blaumeise, PLATTNER & SUTTER 1947 bei der Kohlmeise, auch DHONDT 1971). Wohl aus Gründen der Dominanz (BURGESS 1982, DHONDT 1979, s. dagegen GREENWOOD 1980) streuen ♀ der Blau- und Kohlmeise im Winter weiter als ♂ und werden vielleicht auch deshalb im darauffolgenden Frühjahr in geringerer Zahl im Untersuchungsgebiet angetroffen.

Vor allem in kalten Wintern sind viele Arten jedoch nicht territorial (SNOW 1956). Die endgültige Revieraufteilung findet erst im Frühjahr statt, da ein Teil der Population wegzieht (s. o.) und die Winterpopulation durch Zuzügler aus anderen Gebieten aufgefüllt wird (GREENWOOD et al. 1979 a, PERRINS 1963, RÜPPELL 1934, SCHMIDT 1983, ZEH et al. 1985 u. a.).

Bei Beginn der Brutsaison sind die Altvögel früher territorial (Kohlmeise nach KREBS 1971) und früher im Brutgebiet anzutreffen (Michigan-Waldsänger nach BERGER & RADA-BAUGH 1968, Trauerschnäpper nach CURIO 1959 und TRETtau & MERKEL 1943, Dorngrasmücke nach DA PRATO & DA PRATO 1983, Katzendrossel nach DARLEY et al. 1977, Feldlerche nach DELIUS 1965, Wacholderdrossel nach LÜBCKE & FURRER 1985, Bachstelze nach ÖLSCHLEGEL 1985). Neben diesem zeitlichen Muster der Territorieneinnahme ist jedoch auch ein Muster aufgrund der Territorienqualität feststellbar. Attraktivere, „bessere“ Territorien werden zuerst eingenommen (BROOKE 1979, LANYON & THOMPSON 1986, LOSKE 1987, OTTERLIND 1954, PINOWSKI 1965, STJERNBERG 1979), und sie sind auch konstanter besetzt (BERNDT & WINKEL 1974, WEATHERHEAD & BOAK 1986). Später ankommende Vögel sorgen für eine Einengung der zunächst relativ großen Territorien. Ein weiterer Anstieg der Populationsdichte hat jedoch zur Folge, daß jetzt auch schlechtere, teilweise sogar „fremde“ Habitate besiedelt werden (BERNDT & WINKEL 1975, KRÄTZIG 1939, LOSKE 1987). Einjährige bzw. ♂, die sich aus schlechteren Gebieten in solche attraktiveren „verbessern“ wollen, werden, wenn der vorjährige Revierinhaber zurückkehrt, vertrieben (BROOKE 1979, DELIUS 1965, KNAPTON & KREBS 1974, LANYON & THOMPSON 1986). Ein Teil der Jungvögel bleibt auch als Nichtbrüter im Gebiet, was für einige Arten beschrieben wurde (BROWN 1969, Weidenmeise nach EKMAN 1979, Trauerschnäpper nach NYHOLM 1986, NYHOLM & MYHRBERG 1983, Wasseramsel nach RICHTER 1956, Türkisstaffelschwanz nach ROWLEY 1981, Tannenhäher nach SWANBERG 1956). Wie groß der Drang ist, in der Nähe des Geburtsortes zu brüten, kann man daran ablesen, daß viele Vögel in späteren Jahren näher am Geburtsort gefunden werden als im ersten (CURIO 1958, LANYON & THOMPSON 1986, RISTOW 1975, SCHMIDT 1983, WINKEL 1982). Die größere Erfahrung, aber wohl auch besseres Durchsetzungsvermögen in Revierkämpfen sind wohl ausschlaggebend dafür.

6. Diskussion

Der endgültige Ansiedlungsort der Jungvögel, die „effektive Streuung“, ist meines Erachtens von drei Phasen im Leben des Jungvogels abhängig:

1. Dem Jugend-Streuen im Sommer, das dem Erwerb der Gebiets- und Ressourcenkenntnis dient und bei dem wahrscheinlich die Bindung an den zukünftigen Brutort gefestigt wird.
2. Dem Territoriererwerb im Herbst (dies gilt vor allem für Standvögel und Teilzieher), bei dem schwächere und spätgeborene Tiere vertrieben werden – „Erstes Ausweichen“ – und die anderen sich eine gute Ausgangsbasis für das kommende Frühjahr schaffen.
3. Den Revierkämpfen im Frühjahr, bei denen Mehrjährige den Vorteil haben, früher im Brutgebiet (Zugvögel) bzw. früher territorial zu sein. „Zweites Ausweichen“

Die „endogen bedingte Streuung“ (s. Definitionen) scheint deshalb auf einen bestimmten Zeitraum – die ersten Wochen der Selbständigkeit – beschränkt zu sein. Neben dem Aufbau eines „Vertrauten Areals“ („familiar area“ im Sinne von BAKER 1978) erfolgt hier auch die Suche nach einem optimalen Brutgebiet und nicht erst im folgenden Frühjahr (vgl. BREWER & HARRISON 1974). Vielleicht wurde deshalb auch nie „gerichtetes Streuen“ nachgewiesen (BERNDT & STERNBERG 1966, CREUTZ 1949, GREENWOOD & HARVEY 1976 b, HAWTHORN & MEAD 1975, NYHOLM 1986, PLATTNER & SUTTER 1946, ULBRICHT 1984). Die Bindung an den Geburts- oder Aufenthaltsort, die in diesen Wochen gefestigt wird, ist sehr ausgeprägt. Da viele Jungvögel aus dem Geburtsgebiet geführt werden, bzw. es nach Erreichen der Selbständigkeit verlassen, ist die „Vermeidung“ der unmittelbaren Nähe des Geburtsortes (BERNDT 1960, KLUIJVER 1951, TRETtau 1952, WINKEL 1982) leicht erklärbar. So weist auch SIEFKE (1984 a) darauf hin, daß der Begriff „Ortstreue“ relativiert werden müsse, da das Bezugsmaß nicht ein subjektiv definiertes Gebiet (Untersuchungsfläche) sein sollte, sondern der Aktionsraum in der vorjährigen Brutzeit.

Die Tatsache, daß meist nur maximal 10% der überlebenden Einjährigen in Geburtsortsnähe festgestellt werden, ist – neben anderen Ursachen wie schwächere Orientierungsfähigkeit der Jungvögel (z. B. BENVENUTI & IOALE 1980), „Zugprolongation“ (BOZHKO 1980, KALELA 1954, OTTERLIND 1954, STEPHAN 1970), „Hängenbleiben“ an Zugstationen bzw. Winteraufenthaltsorten (BAKER 1978, NEWTON 1972, OTTERLIND 1954, STEPHAN 1970) und passive Ver-zetzung – vor allem auf Ausweichen zurückzuführen.

Ein wichtiges Problem bei der Registrierung der Geburtsortstreue scheint zu sein, daß es sehr schwierig ist, die kurzfristige Anwesenheit eines Jungvogels in Nähe seines Geburtsortes festzustellen, wenn seine Ansiedlung durch die Territorialität schon anwesender Altvögel verhindert wird. Schließlich werden meist nur die Einjährigen festgestellt, die sich längere Zeit im Untersuchungsgebiet halten (können). Mehrere Gründe sprechen für einen entscheidenden Einfluß der Territorialität auf die Dispersion der Jungvögel (vgl. GREENWOOD & HARVEY 1982, WYNNE-EDWARDS 1962, p. 162 f.):

1. Altvögel besetzen Brutplätze vor der Ankunft der Jungvögel (BROOKE 1979, KNEIS 1985 u. a.) und sind bei Revierstreitigkeiten meist erfolgreich. In Entfernungversuchen rücken meist Jungvögel aus benachbarten, randlichen Gebieten nach (EKMAN et al. 1981, KNAPTON & KREBS 1974).
2. Jungvögel ziehen bei hoher Brutdichte weiter weg (GREENWOOD & HARVEY 1982).
3. Vögel aus Spätbruten streuen weiter als früher geborene, die sich eher etablieren können.
4. MURRAY (1967) gelang es in einem einfachen Modell, das inzwischen von WASER (1985) weiterentwickelt wurde, eine Ansiedlungsverteilung, wie sie der in natürlichen Populationen entspricht, zu simulieren. Die Ansiedlung der Jungvögel wurde dabei allein aufgrund des nächstmöglichen besetzbaren Territoriums berechnet.
5. Eine Übereinstimmung bei Nestgeschwistern in Zugverhalten, Streuungsrichtung oder Ansiedlungsentfernung konnte bei keiner Art gesichert werden (BERNDT 1960, PLATTNER & SUTTER 1946, HUND & PRINZINGER 1979, WINKEL 1981).
6. Bei der Singammer zeigen Standvögel größere Geburtsortstreue als Zugvögel (NICE 1933).

Entscheidendes Gewicht bei Ansiedlungsversuchen der Jungvögel haben demnach Demographie und Dichte der Population (WASER 1985). KREBS (1971) konnte zeigen, daß bei synchroner Revierbesetzung eine größere Populationsdichte erreicht wird als wenn, wie oben beschrieben, die Adulten zuerst die Reviere besetzen und die Jungvögel deshalb ausweichen. Modellvorstellungen (GADGIL 1971) deuten aber auch auf eine artspezifische Variation in der Dispersion aufgrund von Unterschieden in Dichte und Tragekapazität verschiedener Gebiete (vgl. „Revierturnoverwahrscheinlichkeit“, WASER 1985). Für die Berechnung von Ansiedlungsdistanzen – sollten sie überhaupt sinnvoll sein – ergibt sich deshalb die Konsequenz, daß die Demographie der Population und die Anzahl der besetzbaren Territorien im betreffenden Jahr die effektive Streuung vom Geburtsort beeinflusst. Es ist deshalb auch nicht erstaunlich, und nicht auf mangelnde Geburtsortstreue zurückzuführen, wenn zusätzliches Anbringen von Nistkästen in „gesättigten“ Gebieten die Ansiedlungsfähigkeit von Jungvögeln kaum positiv verändert (VON HAARTMAN 1956). Dagegen wird aber eine höhere Wiederfundrate in Gebieten erzielt, die offensichtlich eine große Populationsdichte zulassen (CURIO 1959, HINDE 1956, SWANBERG 1956).

Auch die Unterschiede im Ansiedlungsverhalten zwischen σ und \varnothing lassen sich mit dieser Vorstellung in Einklang bringen und sind nicht auf eine eventuelle Inzuchtvermeidung zurückzuführen. Meines Erachtens erklärt die unterschiedliche „Aufgabenverteilung“ der Geschlechter im Paarungssystem der Singvögel das von der Populationsdichte und dem Territorialverhalten unabhängige Ansiedlungsverhalten der \varnothing am besten (nach GREENWOOD & HARVEY 1982, vgl. auch YASUKAWA & SEARCY 1986). Der Wettbewerb zwischen den Geschlechtern, eine Überlegenheit der σ vorausgesetzt, könnte sich auf die Dispersion der \varnothing auswirken (MOORE & ALI 1984), z. B. in der Phase des Selbständigwerdens oder im Winter (bei Standvögeln und Teilziehern).

Eine wichtige Voraussetzung für eine Weiterentwicklung der Methoden ist das Einbeziehen der Überlebensrate der Jungvögel. Zur Klärung der Frage, wo die große Anzahl der nicht erfaßten Individuen siedelt, scheinen aufwendige radiotelemetrische Untersuchungen oder die Untersuchung großräumiger Flächen (BERNDT & STERNBERG 1969 b, SCHMIDT 1983, VERNER 1971) unumgänglich zu sein.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt eine Übersicht über drei Hauptaspekte bei der Erforschung der Dismigration von Jungvögeln. Vorgestellt werden die wichtigsten Theorien zu Entstehung und biologischem Sinn der Streuung, weiterhin die derzeit gebräuchlichen Methoden zur Berechnung der Ansiedlungsentfernungen und schließlich Arbeiten, die die Biologie von Jungvögeln in den ersten Lebensmonaten untersuchen.

Es wird gezeigt, daß der Ansiedlungsort von Jungvögeln vom Jugend-Streuen im Sommer, dem Territorienwerb im Herbst und den Revierkämpfen im Frühjahr abhängt. Territorialität und die Überlegenheit der Altvögel sind wohl die Hauptgründe für die oft beobachtete relativ geringe Geburtsortstreue. Inzuchtvermeidung als Grund zur Entstehung des Streuungsverhaltens wird deshalb in Frage gestellt. Ein Vergleich des Ansiedlungsverhaltens verschiedener Arten wird durch das Fehlen einer einheitlichen Methodik erschwert. Große Probleme entstehen vor allem durch die nicht bekannte Überlebensrate der Jungvögel bzw. die Aufenthaltsorte nicht philopatrischer Individuen.

Die Arbeit soll mit den Hauptproblemen der derzeitigen Forschung vertraut machen und zur Diskussion dieses wichtigen Themas beitragen.

Summary

This paper reviews three main aspects of the study of juvenile dispersal. The most important theories concerning the origin and the biological value of dispersal are discussed, as well as papers that deal with the methods to calculate dispersal distances and with the biology of juveniles in their first months of life.

The findings imply that the area where juveniles finally settle is dependent on juvenile dispersal in summer, territorial acquisition in autumn and the territorial fights in spring. Territoriality and adult dominance are seen as the main reasons for the relatively low birth-site fidelity in most species. Inbreeding avoidance as a prerequisite for the development of juvenile dispersal is questioned (although incest avoidance might occur). A comparison between the mean settling distances of different species is impeded by the lack of a standardized method. Major problems are mainly due to the unknown survival rate of juveniles and/or the settling place of non-philopatric individuals.

This review is intended to illustrate the main problems encountered in the research on juvenile dispersal and to contribute to the discussion of this important topic.

7. Alphabetische Artenliste

| | |
|--------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| Amsel <i>Turdus merula</i> | Papstfink <i>Passerina ciris</i> |
| Bachstelze <i>Motacilla alba</i> | Rauchschwalbe <i>Hirundo rustica</i> |
| Blaumeise <i>Parus caeruleus</i> | Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i> |
| Dorngrasmücke <i>Sylvia communis</i> | Rotscheitel-Cistensänger <i>Cisticola chiniana</i> |
| Feldlerche <i>Alauda arvensis</i> | Rotschulterstärling <i>Agelaius phoeniceus</i> |
| Feldsperling <i>Passer montanus</i> | Schilfrohrsänger <i>Acrocephalus schoenobaenus</i> |
| Fichtenkreuzschnabel <i>Loxia curvirostra</i> | Schlichtmeise <i>Parus inornatus</i> |
| Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i> | Schwarzkopfmehse <i>Parus atricapillus</i> |
| Girlitz <i>Serinus serinus</i> | Singammer <i>Melospiza melodia</i> |
| Grünfink <i>Carduelis chloris</i> | Star <i>Sturnus vulgaris</i> |
| Halsbandschnäpper <i>Ficedula albicollis</i> | Steinschmätzer <i>Oenanthe oenanthe</i> |
| Haussperling <i>Passer domesticus</i> | Sumpfmehse <i>Parus palustris</i> |
| Japanische Wachtel <i>Coturnix c. japonica</i> | Tannenhäher <i>Nucifraga caryocatactes</i> |
| Junco <i>Junco hyemalis</i> | Teichrohrsänger <i>Acrocephalus scirpaceus</i> |
| Katzendrossel <i>Dumetella carolinensis</i> | Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i> |
| Kleiber <i>Sitta europaea</i> | Türkisstaffelschwanz <i>Malurus splendens</i> |
| Kohlmeise <i>Parus major</i> | Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i> |
| Langschwanzdrossling <i>Turdoides caudatus</i> | Wasseramsel <i>Cinclus cinclus</i> |
| Mehlschwalbe <i>Delichon urbica</i> | Weidenmeise <i>Parus montanus</i> |
| Michiganwäldersänger <i>Dendroica kirtlandii</i> | Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i> |
| Neuntöter <i>Lanius collurio</i> | |

Literatur

- Armstrong, E. A. (1953): The behaviour and breeding biology of the Hebridean wren. *Brit. Birds* 46: 37–50. * Ash, J. S. (1970): Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *Brit. Birds* 63: 185–205 u. 225–239. * Bäumer-März, C., & K.-H. Schmidt (1985): Bruterfolg und Dispersion regulieren Bestände der Kohlmeise (*Parus major*). *Vogelwarte* 33: 1–7. * Baker, M. C., & L. R. Mewaldt (1978): Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys* nuttalli. *Evolution* 32: 712–722. * Baker, R. R. (1978): The Evolutionary Ecology of Animal Migration. Hodder & Stoughton, London. * Balen, J. H. van (1979): Observations on the post-fledging dispersal of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 67: 134–137. * Ders. (1980): Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143–164. * Barrowclough, G. F. (1978): Sampling bias in dispersal studies based on finite area. *Bird Band.* 49: 333–341. * Bateson, P. P. G. (1978): Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* 273: 659–660. * Bengtsson, B. O. (1978): Avoid inbreeding: at what cost? *J. theor. Biol.* 73: 439–444. * Benvenuti, S., & P. Ioale (1980): Homing experiments with birds displaced from their wintering grounds. *J. Orn.* 121: 281–286. * Berger, M. J., & B. E. Radabaugh (1968): Returns of Kirtland's warblers to the breeding grounds. *Bird Band.* 39: 161–186. * Bergman, G. (1946): Der Steinwälder, *Arenaria i. interpres* (L.), in seiner Beziehung zur Umwelt. *Acta Zool. Fenn.* 47: 1–151. * Berndt, R. (1960): Zur Dispersion der Weibchen von *Ficedula hypoleuca* im nördlichen Deutschland. *Proc. XII. Int. Orn. Congr. (Helsinki)* 1: 85–96. * Ders. & P. Dancker (1960 a): Der Kleiber *Sitta europaea* als Invasionsvogel. *Vogelwarte* 20:

193–198. * Dies. (1960 b): Analyse der Wanderungen von *Garrulus glandarius* in Europa 1947 bis 1957. Proc. XII. Int. Orn. Congr. (Helsinki) 1: 97–109. * Ders. & M. Henß (1963): Die Blaumeise, *Parus c. caeruleus*, als Invasionsvogel. Vogelwarte 22: 93–100. * Ders. & H. Sternberg (1966): Der Brutort der einjährigen weiblichen Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in seiner Lage zum Geburtsort. J. Orn. 107: 292–307. * Dies. (1968): Terms, studies and experiments on the problem of bird dispersion. Ibis 110: 256–269. * Dies. (1969 a): Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) J. Orn. 110: 22–26. * Dies. (1969 b): Über Begriffe, Ursachen und Auswirkungen der Dispersion bei Vögeln. Vogelwelt 90: 41–59. * Ders. & W. Winkel (1974): Ökoschema, Rivalität und Dismigration als öko-ethologische Dispersionsfaktoren. J. Orn. 115: 398–417. * Dies. (1975): Gibt es beim Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* eine Prägung auf den Biotop des Geburtsortes? J. Orn. 116: 195–201. * Dies. (1979): Verfrachtungsexperimente zur Frage der Geburtsortsprägung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 120: 41–53. * Dies. (1983): Öko-ornithologisches Glossarium — Eco-ornithological Glossary. Beihefte der Vogelwelt, Heft. 3. * Bezzel, E. (1961): Beobachtungen an farbig beringten Teichrohrsängern (*Acrocephalus scirpaceus*). Vogelwarte 21: 24–28. * Bozhko, S. I. (1980): Der Karmingimpel. Neue Brehm-Bücherei Bd. 529. * Brewer, R. & K. G. Harrison (1974): The time of habitat selection by birds. Ibis 117: 521–522. * Brooke, M. de L. (1979): Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). J. Anim. Ecol. 48: 21–32. * Brown, J. L. (1969): Territorial behavior and population regulation in birds. A review and re-evaluation. Wilson Bull. 81: 293–329. * Bulmer, M. G. (1973): Inbreeding in the Great Tit. Heredity 30: 313–325. * Burgess, J. P. C. (1982): Sexual Differences and Dispersal in the Blue Tit *Parus caeruleus*. Ringing & Migration 4: 25–32. * Burkitt, J. P. (1924–26): A study of the Robin by means of marked birds. Brit. Birds (17: 294–303), 18: (97–103), 250–257, 19: 120–124, 20: 91–101. * Butts, W. K. (1931): A study of the Chickadee and White-breasted Nuthatch. Bird Banding 2: 1–26. * Carlsson, A. (1986): Group territoriality in the rattling cisticola, *Cisticola chiniana*. Oikos 47: 181–189. * Catchpole, C. K. (1972): A comparative study of territory in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*A. schoenobaenus*). J. Zool. Lond. 166: 213–231. * Cederholm, G., & J. Ekman (1976): A removal experiment on Crested Tit *Parus cristatus* and Willow Tit *P. montanus* in the breeding season. Orn. Scand. 14: 207–213. * Colgan, P. (1983): Comparative social recognition. Wiley & Sons, N. Y. * Comings, H. N., W. D. Hamilton & R. M. May (1980): Evolutionary stable dispersal strategies. J. theor. Biol. 82: 205–230. * Conder, P. J. (1951): Report on the movement of five commoner species at British Bird Observatories in 1950. Wheatear. Brit. Birds 44: 241–243. * Cramp, S. (1963): Movements of tits in Europe in 1959 and after. Brit. Birds 56: 237–263. * Ders., A. Pettet & J. T. R. Sharrock (1960): The irruption of tits in autumn 1957. Brit. Birds 53: 176–192. * Creutz, G. (1938–39): Ratschläge zur Schwalbenberingung und Ergebnisse. Vogelring 10: 1–14; 11: 77–82. * Ders. (1941): Die Sippentafel als Möglichkeit für die Auswertung von Beringungsergebnissen, gezeigt am Beispiel der Rauchschnalbe (*Hirundo rustica rustica* L.). Vogelzug 12: 144–161. * Ders. (1955): Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* Pallas). J. Orn. 96: 241–326. * Ders. (1966): Die Wasseramsel. Neue Brehm-Bücherei Bd. 364. * Croon, B., K. H. Schmidt, A. Mayer & F.-G. Mayer (1985): Ortstreue und Wanderverhalten von Meisen (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. ater*, *P. palustris*) außerhalb der Fortpflanzungszeit. Vogelwarte 33: 8–16. * Curio, E. (1958): Geburtsortstreue und Lebenserwartung junger Trauerschnäpper (*Muscicapa h. hypoleuca* Pallas). Vogelwelt 79: 135–148. * Ders. (1959): Beiträge zur Populationsökologie des Trauerschnäppers (*Ficedula h. hypoleuca* Pallas). Zool. Jb. Syst. 87: 185–230. * Da Prato, S. R. D., & E. S. Da Prato (1983): Movements of Whitethroats *Sylvia communis* ringed in the British Isles. Ringing & Migration 4: 193–210. * Darley, J. A., D. M. Scott & N. K. Taylor (1977): Effects of age, sex and breeding success on site fidelity of gray catbirds. Bird Banding 48: 145–151. * Davies, C. E. (1976): Dispersion and nest-site fidelity in breeding swallows *Hirundo rustica*. Ibis 118: 470. * Davies, N. B. (1978): Parentaliveness and offspring independence: an experiment with hand-reared Great Tits *Parus major*. Ibis 120: 509–514. * Delius, J. D. (1965): A population study of skylarks, *Alauda arvensis*. Ibis 107: 466–492. * Dhondt, A. A. (1971): Some factors influencing territory in the Great Tit (*Parus major* L.). Le Gerfaut 61: 125–135. * Ders. (1979): Summer dispersal and survival of juvenile Great Tits in Southern Sweden. Oecologia 42: 139–157. * Ders., & J. Hublé (1968): Fledging date and sex in relation to dispersal in young tits. Bird Study 15: 127–134. * Dixon, K. L. (1949): Behaviour of the Plain Titmouse. Condor 51: 110–136. * Ders. (1963): Some Aspects of Social Organization in the Carolina Chickadee. Proc. XIII. Int. Orn. Congr., 240–258. * Dorst, J. (1962): Migration of birds. Heinemann, London. * Drost, R., & H. Desselberger (1932): Zwischenzug bei Schwalben. Vogelzug 3: 22–24. * Ekman, J. (1978): Non-territorial willow tits *Parus montanus* in late summer and early autumn. Orn. Scand. 10: 262–267. * Ders., G. Cederholm & C. Askenmo (1981): Spacing and survival in winter groups of Willow tit *Parus montanus* and Crested tit

Parus cristatus — a removal study. *J. Anim. Ecol.* 50: 1–9. * Erickson, M. M. (1938): Territory, annual cycle and numbers in a population of wren-tits (*Chamaea fasciata*). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 42: 247–334. * Evans, P. R. (1972): Information on bird navigation obtained by British long-range radars. In: *Animal orientation and navigation.* (Galler et al. eds.). Scientific and Technical Information Office, National Aeronautics and Space Administration, Washington D. C. * Falls, J. B. (1982): Individual Recognition by Sounds in Birds. In: *Acoustic communications in birds II.* (Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. eds.), 237–278. Academic Press, NY and London. * Farner, D. S. (1945): The return of Robins to their Birthplaces. *Bird Banding* 16: 81–99. * Feige, K. D. (1984): Die „Revierbesetzungsquote“ — ein Maß für die Beständigkeit der Dispersion einer Vogelpopulation. *Ber. Vogelwarte Hiddensee* 5: 86–94. * Ferguson-Lees, I. J. (1968): Serins breeding in southern England. *Brit. Birds* 61: 87–88. * Finlay, J. C. (1971): Post-breeding nest-cavity defence in Purple Martins. *Condor* 73: 381–382. * Fisher, J. (1955): The dispersal mechanisms of some birds. *Acta XI. Int. Congr. Orn., Basel 1954:* 437–442. * Fretwell, S. (1969): Dominance behavior and winter habitat distribution in Juncos (*Junco hyemalis*). *Bird Banding* 40: 1–25. * Gadgil, M. (1971): Dispersal: Population consequences and evolution. *Ecology* 52: 253–261. * Garnett, M. C. (1981): Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits, *Parus major*. *Ibis* 123: 31–41. * Gaston, A. J. (1978): Ecology of the common babbler *Turdoides caudatus*. *Ibis* 120: 415–432. * Gatter, W. (1974): Beobachtungen an Invasionsvögeln des Kleibers (*Sitta europaea caesia*) am Randecker Maar, Schwäbische Alb. *Vogelwarte* 27: 203–209. * Ders. (1977): Verspäteter Heimzug als ein Regulationsmechanismus bei dichteabhängigen Invasionen nach Befunden an Eichelhäher, *Garrulus glandarius*, und Tannenmeise, *Parus ater*. *Verh. Orn. Gesell. Bayern* 23: 61–69. * Gauthreaux, S. A. Jr. (1978): The ecological significance of behavioural dominance. In: *Perspectives in Ethology*, Vol. 3. (Bateson, P. P. G. & Klopfer, P. H. eds.), 17–54. Plenum Press, London. * Gibb, J. (1954): Population changes of titmice, 1947–1951. *Bird Study* 1: 40–48. * Goodbody, I. M. (1952): The post-fledging dispersal of juvenile titmice. *Brit. Birds* 45: 279–285. * Greenwood, P. J. (1980): Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140–1162. * Ders. (1983): Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. In: *Ecology of animal movement* (I. R. Swingland & P. J. Greenwood eds.), p. 116–131. Clarendon Press, Oxford. * Ders., & P. H. Harvey (1976 a): The adaptive significance of variation in the breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula* L.). *J. Anim. Ecol.* 45: 887–898. * Dies. (1976 b): Differential mortality and dispersal of male blackbirds. *Ringling & Migration* 1: 75–77. * Dies. (1982): The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1–21. * Dies. & C. M. Perrins (1978): Inbreeding and dispersal in the Great Tit. *Nature* 271: 52–54. * Dies. (1979 a): The role of dispersal in the Great Tit (*Parus major*): The causes, consequences and heritability of natal dispersal. *J. Anim. Ecol.* 48: 123–142. * Dies. (1979 b): Mate selection in the Great Tit *Parus major* in relation to age, status and natal dispersal. *Orn. Fenn.* 56: 75–86. * Gunten, K. von (1963): Untersuchungen an einer Dorfgemeinschaft von Mehlschwalben, *Delichon urbica*. *Orn. Beob.* 60: 1–11. * Haartman, L. von (1949): Der Trauerfliegenschläpper. I. Ortstreu und Rassenbildung. *Acta Zool. Fenn.* 56: 1–104. * Ders. (1956): Territory in the Pied Flycatcher *Muscicapa hypoleuca*. *Ibis* 98: 460–475. * Hamilton, W. D., & R. M. May (1977): Dispersal in stable habitats. *Nature* 269: 578–581. * Hamilton, W. J. III, W. M. Gilbert, F. H. Heppner & R. J. Planck (1967): Starling roost dispersal and a hypothetical mechanism regulating rhythmic animal movement to and from dispersal centers. *Ecology* 48: 825–833. * Harvey, P. H., P. J. Greenwood & C. M. Perrins (1979): Breeding area fidelity of Great Tits. *J. Anim. Ecol.* 48: 305–313. * Ders., & K. Ralls (1985): Do animals avoid incest? *Nature* 320: 575–576. * Haukioja, E. (1971): Short-distance dispersal in the reed-bunting *Emberiza schoeniclus*. *Ornis Fenn.* 48: 45–67. * Hawthorn, I. (1974): Moults & dispersal of juvenile Wrens. *Bird Study* 21: 88–91. * Ders., & C. J. Mead (1975): Wren movements and survival. *Brit. Birds* 68: 349–358. * Hecke, P. van (1981): Ortstreu, Altersaufbau und Mortalität einer Population des Baumpiepers (*Anthus t. trivialis*). *J. Orn.* 122: 23–35. * Henle, K. (1983): Populationsbiologische und -dynamische Untersuchungen am Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) auf der Insel Mellum. *Vogelwarte* 32: 57–76. * Hinde, R. A. (1956): The biological significance of the territories of Ibis 98: 340–369. * Hirth, D. H., A. E. Hester & F. Greeley (1969): Dispersal and Flocking of Marked Young Robins (*Turdus m. migratorius*) after Fledging. *Bird Banding* 40: 208–215. * Hötter, H. (1982): Studies of Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) Dispersal. *Ringling & Migration* 4: 45–50. * Holleback, M. (1974): Behavioral interaction and the dispersal of the family in the Black-capped Chickadees. *Wilson Bull.* 86: 466–468. * Horn, H. S. (1983): Some theories about dispersal. In: *Ecology of animal movement* (I. R. Swingland & P. J. Greenwood eds.), p. 55–62. Clarendon Press, Oxford. * Howard, W. E. (1960): Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Am. Midl. Nat.* 63: 152–161. * Hudec, K. & C. Folk (1961): (Postnatal Development in the Starling [*Sturnus vulgaris* L.] under Natural Conditions).

- Zool. Listy 24: 305–329. * Hund, K., & R. Prinzing (1979): Untersuchungen über Ortstreue, Paartreue und Überlebensrate nestjunger Vögel bei der Mehlschwalbe *Delichon urbica* in Oberschwaben. Vogelwarte 30: 107–117. * Dies. (1981): Suchen sich Mehlschwalben *Delichon urbica* schon bald nach dem Ausfliegen den künftigen Brutplatz? J. Orn. 122: 197–198. * Jackson, R. D. (1954): Territory and pair formation in the Blackbird. Brit. Birds 47: 123–131. * Jedraszko-Dabrowska, D. (1979): Rotation of individuals in breeding populations of dominant species of birds in a pine forest. Ekologia Polska 27: 545–569. * Johnston, R. F. (1956): Population structure in the salt marsh song sparrows. Part I. Environment and annual cycle. Condor 58: 24–44. * Ders. (1961): Population movements of birds. Condor 63: 386–389. * Kalela, O. (1954): Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzugs II. Ann. Zool. Soc. Fenn. „Vanamo“, 16: 1–30. * Ders. (1958): Über außerbrutzeitliches Territorialverhalten bei Vögeln. Ann. Aca. Sci. Fenn. Ser. A IV: Viol. 42. * Kendaligh, S. C., & S. P. Baldwin (1937): Factors affecting yearly abundance of passerine birds. Ecol. Monogr. 7: 91–124. * Kluijver, H. N. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus major*. Ardea 39: 1–135. * Knapton, R. W., & J. R. Krebs (1974): Settlement patterns, territory size, and breeding density in the Song Sparrow (*Melospiza melodia*). Can. J. Zool. 52: 1413–1420. * Dies. (1976): Dominance hierarchies in winter Song sparrows. Condor 78: 567–569. * Kneis, P. (1985): Zur Dismigration junger Steinschmätzer, *Oenanthe oenanthe*, auf der Insel Hiddensee. Acta ornithocol. 1: 75–86. * Krätzig, H. (1939): Untersuchungen zur Siedlungsbiologie waldbewohnender Höhlenbrüter. Orn. Abhandl. (Beihefte d. Deutschen Vogelwelt) Heft 1. * Krebs, J. R. (1971): Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major*. Ecology 52: 2–22. * Kroodsm, D. E. (1974): Song learning, Dialects, and Dispersal in the Bewick's Wren. Z. Tierpsychol. 35: 352–380. * Lack, D. (1939): The behaviour of the robin. Proc. Zool. Soc. Lond. 109: 169–219. * Ders. (1946): The life of the Robin. London, 224 S. * Ders. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford. * Langslow, D. R. (1979): Movements of Blackcaps ringed in Britain & Ireland. Bird Study 26: 239–252. * Lanyon, S. M., & C. F. Thompson (1986): Site fidelity and habitat quality as determinants of settlement pattern in male painted buntings. Condor 88: 206–210. * Lawn, M. R. (1982): Pairing systems and site tenacity of the Willow warbler *Phylloscopus trochilus* in southern England. Orn. Scand. 13: 193–199. * Ders. (1984): Premigratory dispersal of juvenile Willow warblers *Phylloscopus trochilus* in southern England. Ringing & Migration 5: 125–131. * Lehtonen, L. (1958): Dt. Zus.fassg.: Über die Bewegung der Meisenschwärme in den Nadel- und Mischwäldern von Südfinnland. Orn. Scand. 13: 76–93. * Lichtschew, G. N. (1955): Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) und seine Verbindung mit dem Brutgebiet (Russ., Deutsch von Sabel). Arbeit d. Beringungsbüros Moskau Heft VIII: 123–156. * Lincoln, F. C. (1934): The operation of homing instinct. Bird Banding 5: 149–155. * Linkola, P. (1961): Zur Kenntnis der Wanderungen finnischer Meisenvögel. Orn. Scand. 12: 127–145. * Löhrl, H. (1957): Populationsökologische Untersuchungen beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). Bonner Zool. Beitr. 8: 130–177. * Ders. (1958): Das Verhalten des Kleibers (*Sitta europaea caesia* Wolf). Z. Tierpsychol. 15: 191–252. * Ders. (1959): Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). J. Orn. 100: 132–140. * Loske, K.-H. (1987): Habitatwahl des Baumpiepers (*Anthus trivialis*). J. Orn. 128: 33–47. * Lübcke, W., & R. Furrer (1985): Die Wacholderdrossel. Neue Brehm-Bücherei, Bd. 569. * Matthijsen, E., & A. A. Dhondt (1983): Die Ansiedlung junger Kleiber (*Sitta europaea*) im Spätsommer und Herbst. J. Orn. 124: 281–290. * Mauersberger, G. (1957): Umsiedlungsversuche am Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*) durchgeführt in der Sowjetunion — ein Sammelreferat. J. Orn. 98: 445–447. * Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. * Mazzucco, K. (1974): Zum Vorkommen des Karmingimpels (*Carpodacus erythrinus*) in Österreich. Egretta 17: 53–59. * Maynard Smith, J. M. (1964): Group selection & kin selection. Nature 201: 1145–1147. * Mead, C. J. (1979): Colony fidelity and interchange in the Sand martin. Bird Study 26: 99–106. * Medwin, M. B., & M. D. Beecher (1986): Parent-offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). Anim. Behav. 34: 1627–1639. * Menzel, H. (1984): Die Mehlschwalbe. Neue Brehm-Bücherei Bd. 548. * Mewaldt, R. L. (1964): Effects of bird removal on winter populations of sparrows. Bird Banding 35: 184–195. * Mohr, R. (1962): Ergebnisse der Beringung deutscher Blaumeisen (*Parus caeruleus*). Vogelwarte 21: 210–219. * Moore, J. & R. Ali (1984): Are dispersal and inbreeding avoidance related? Anim. Behav. 32: 94–112. * Dies. (1985): Inbreeding and dispersal — Reply to Packer. Anim. Behav. 33: 1367–1369. * Morley, A. (1953): Field observations on the biology of the Marsh Tit. Brit. Birds 46: 233–238. * Murray, B. G. Jr. (1967): Dispersal in vertebrates. Ecology 48: 975–978. * Newton, I. (1972): Finches. Collins, London. * Nice, M. M. (1933): Zur Naturgeschichte des Singammers. J. Orn. 82: 1–96. * Dies. (1937): Studies in the life history of the Song Sparrow. I. Trans. Linn. Soc. New York 4: 1–247. * Niethammer, G. (1951): Arealveränderungen und Bestandsschwankungen mitteleuropäi-

scher Vögel. Bonn. Zool. Beitr. 2: 17–54. * Nilsson, J. A., & H. G. Smith (1985): Early fledging mortality and the timing of juvenile dispersal in the Marsh Tit *Parus palustris*. *Ornis Scand.* 16: 293–298. * Noordwijk, A. J. van, & W. Scharloo (1981): Inbreeding in an island population of the Great Tit. *Evolution* 35: 674–688. * Nottebohm, F. (1970): Ontogeny of bird song. *Science* 167: 450–456. * Ders. (1972): The origins of vocal learning. *Am. Nat.* 106: 116–140. * Nyholm, N. E. I. (1986): Birth area fidelity and age at first breeding in a northern population of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 17: 249–252. * Ders., & H. E. Myhrberg (1983): Breeding area fidelity in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at Ammarnäs, Swedish Lapland. *Orn. Fenn.* 60: 22–67. * O' Connor, R. J. (1980): Pattern and process in Great Tit (*Parus major*) populations in Britain. *Ardea* 68: 165–183. * Odum, E. P. (1941): Annual cycle of the Black-capped Chickadee, 2. *Auk* 59: 499–531. * Ders. (1942): A comparison of two Chickadee seasons. *Bird Banding* 13: 4, 154–159. * Ölschlegel, H. (1985): Die Bachstelze. *Neue Brehm-Bücherei* Bd. 571. * Orians, G. H. (1961): Ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecol. Monogr.* 31: 285–312. * Otterlind, G. (1954): (Migration and distribution. A study of the recent immigration and dispersal of the Scandinavian avifauna.) *Vår Fågelvärld* 13: 245–261. * Packer, C. (1985): Dispersal and inbreeding avoidance. *Anim. Behav.* 33: 676–678. * Parslow, J. L. F. (1969): The migration of passerine night migrants across the English Channel studied by radar. *Ibis* 111: 48–79. * Perrins, C. (1963): Survival in the Great Tit, *Parus major*. *Proc. XIII. Int. Orn. Congr.*: 717–728. * Ders. (1965): Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601–647. * Piechocki, R. (1971): Beobachtungen über die Tannenhäherinvasion 1968/69 in der Sowjetunion, der Mongolei und Westeuropa. *Der Falke* 18: 94–100. * Pinowski, J. (1965): Overcrowding as one of the causes of dispersal in young Tree Sparrows. *Bird Study* 12: 27–34. * Plattner, J., & E. Sutter (1946/47): Ergebnisse der Meisen- und Kleiberberingung in der Schweiz (1929–41). *Orn. Beob.* 43: 156–188; 44: 1–35. * Prill, H. (1983): Zur Zerstreuung immaturre Kolkrahen (*Corvus corax*) nach Wiederfinden von Hiddensee-Ringvögeln. *Ber. Vogelwarte Hiddensee* 4: 54–60. * Ramel, C. (1960): The influence of the wind on the migration of swallows. *Proc. XII. Int. Orn. Congr. (Helsinki)*, 626–630. * Rheinwald, G. (1975): The pattern of settling distances in a population of House Martins *Delichon urbica*. *Ardea* 63: 136–145. * Ders. (1977): Inzuchtverpaarungen bei der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*). *Bonn. Zool. Beitr.* 28: 299–303. * Ders., & H. Gutscher (1969): Dispersion und Ortstreu der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*). *Vogelwelt* 90: 121–140. * Ribaut, J. (1964): Dynamique d'une population des Merles noirs *Turdus merula*. *Revue Suisse Zool.* 71: 815–902. * Richter, H. (1953): Zur Lebensweise der Wasseramsel. *J. Orn.* 94: 68–82. * Ders. (1956): Ansiedlungsverhältnisse bei der Wasseramsel, *Cinclus c. aquaticus* (Bechst.). *Beitr. Vogelkd.* 5: 163–168. * Ristow, D. (1975): Der Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in der Eifel und im Kottenforst bei Bonn. *Beitr. Avifauna Rheinland* 5: 74 S. * Rodebrand, S. (1975): (The immigration of the Scarlet rosetfinch *Carpodacus erythrinus* into Öland, SE Sweden.) *Calidris* 4: 3–12. * Roff, D. A. (1975): Population stability and the evolution of dispersal in a heterogenous environment. *Oecologia* 19: 217–237. * Rowley, I. (1981): The communal way of life in the splendid wren, *Malurus splendens*. *Z. Tierpsychol.* 55: 228–267. * Rüppell, W. (1934): Sind wandernde Meisen ortstreu? *Vogelzug* 5: 60–66. * Ders. (1935): Über Platztreue, Ortstreu und Standorttreue. *Orn. Beob.* 32: 63–66. * Schmidt, K.-H. (1983): Untersuchungen zur Jahresperiodik einer Kohlmeisenpopulation. *Ökol. Vögel* 5: 135–202. * Schneider, W. (1972): Der Star. *Neue Brehm-Bücherei* Bd. 248. * Schüz, E. (1962): Besprechung von Johnston 1961. *Vogelwarte* 21: 252. * Shields, W. M. (1982): Philopatry, inbreeding and the evolution of sex. *State Univ. of New York Press*, N. Y. * Ders. (1983): Optimal inbreeding and the evolution of philopatry. In: *Ecology of animal movement* (I. R. Swingland & P. J. Greenwood eds.), p. 132–159. *Clarendon Press*, Oxford. * Siefke, A. (1984 a): Zur Dismigration der Vögel als popularem Phänomen. I. Ein heuristisches Modell der Ansiedlerstreuung. *Zool. Jg. Syst.* 111: 307–319. * Ders. (1984 b): Zur Dismigration der Vögel als popularem Phänomen. II. Die räumliche Größe von Vogelpopulationen als selbstregulierende Systeme. *Zool. Jb. Syst.* 111: 413–426. * Slater, P. J. B., & F. A. Clements (1981): Incestuous Mating in Zebra Finches. *Z. Tierpsychol.* 57: 201–208. * Smith, S. M. (1967): Seasonal changes in the survival of the Black-capped Chickadee. *Condor* 69: 344–359. * Dies. (1976): Ecological aspects of dominance hierarchies in Black-capped chickadees. *Auk* 93: 95–107. * Snow, D. W. (1966): The migration and dispersal of British Blackbirds. *Bird Study* 13: 237–255. * Sokolow, L. V. (1976): (Der Zeitpunkt der Herausbildung der Revierbindung bei einigen ziehenden Sperlingsvögeln auf der Kurischen Nehrung.) *Zool. Zurn. Moskau* 55: 395–401. * Stechov, J. (1937): Ein Beitrag zur Frage des Vertriebenwerdens der erwachsenen Jungvögel durch die Alten. *Beitr. Fortpfl. d. Vögel* 13: 54–55. * Stephan, B. (1963): Über Ortstreu und Streuung bei Vögeln. *Der Falke* 10: 133–134. * Ders. (1970): Die Erweiterung der Arealen bei Vögeln durch aktive Ausbreitung. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 46: 122–133. * Stjernberg, T. (1979): Breeding biology and population dynamics

of the Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus*. Acta Zool. Fenn. 157: 1–88. * Stoner, D. (1942): Homing instinct in the bank swallow. Bird Banding 13: 104–110. * Stremke, A., & D. Stremke (1980): Verhalten junger Mehlschwalben (*Delichon urbica*) nach dem Ausfliegen. Orn. Rundbr. Mecklenb. NF. 22: 69–77. * Summers-Smith, D. (1954): Colonial behaviour in the House Sparrow. Brit. Birds 47: 249–265. * Swanberg, P. O. (1956): Territory in the Thick-billed Nutcracker *Nucifraga caryocatactes*. Ibis 98: 412–419. * Taylor, R. L., I. P. Woiwod & J. N. Perry (1978): The density dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. J. Anim. Ecol. 47: 383–406. * Tompa, F. (1964): Factors determining the number of Song Sparrows, *Melospiza melodia* (Wilson) on Mandarte Isl. B. C. Canada. Acta Zool. Fenn. 109: 1–73. * Treisman, M. (1978): Bird song dialects, repertoire size, and kin association. Anim. Behav. 26: 814–817. * Trettow, W. (1952): Planberingung des Trauerfliegenschneppers (*Muscicapa hypoleuca*) in Hessen. Vogelwarte 16: 89–95. * Ders., & F. Merkel (1943): Ergebnisse der Planberingung des Trauerfliegenschneppers (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) in Schlesien. Vogelzug 14: 2–3, 77–90. * Ulbricht, J. (1984): Zur Ansiedlerstreuung beim Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*) — eine Auswertung von Ringfunden aus dem Gebiet der DDR. Ber. Vogelwarte Hiddensee 5: 57–66. * Ulfstrand, S. (1962): On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in Southern Sweden. Vår Fågelvärld (Suppl.) 3: 1–145. * Ullrich, B. (1971): Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius serratior*) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürger (*L. excubitor*), Schwarzstirnwürger (*L. minor*) und Neuntöter (*L. collurio*). Vogelwarte 26: 1–77. * Vauk, G. (1959): Invasionsartige Wanderungen der Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*) in der deutschen Bucht, besonders auf Helgoland im Herbst 1957 und Frühjahr 1958. Vogelwarte 20: 124–127. * Verner, J. (1971): Survival and dispersal of male long-billed marsh wrens. Bird Banding 42: 92–98. * Vietinghoff-Riesch, A. (1955): Die Rauchschnäpfe. Duncker & Humboldt, Berlin. * Waser, P. M. (1985): Does competition drive dispersal? Ecology 66: 1170–1175. * Weatherhead, P. J. & K. A. Boak (1986): Site infidelity in song sparrows. Anim. Behav. 34: 1299–1310. * Weise, C. M., & J. R. Meyer (1979): Juvenile dispersal and development of site-fidelity in the Black-capped Chickadee. Auk 96: 40–55. * Werth, I. (1947): The tendency of Blackbird and Songthrush to breed in their Birth-Places. Brit. Birds 40: 328–330. * Williamson, K. (1961): Population and breeding environment of the St. Kilda and Fair Isle Wrens. Brit. Birds 51: 369–393. * Ders., & P. Whitehead (1963): An examination of the Blackcap movements of Autumn 1960. Bird Migration 2: 265–271. * Winkel, W. (1981): Zum Ortstreuerverhalten von Kohl-, Blau- und Tannenmeise (*Parus major*, *P. caeruleus* und *P. ater*) in einem 325 ha großen Untersuchungsgebiet. Vogelwelt 102: 81–106. * Ders. (1982): Zum Ortstreuerverhalten des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) im westlichen Randbereich seines mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes. J. Orn. 123: 155–173. * Ders., & Winkel, D. (1980): Winter-Untersuchungen über das Nächtigen von Kohlmeise und Blaumeise (*Parus major*, *P. caeruleus*) in künstlichen Nisthöhlen eines niedersächsischen Aufforstungsgebietes mit Japanischer Lärche *Larix leptolepis*. Vogelwelt 101: 47–61. * Woolfenden, G. E., & J. W. Fitzpatrick (1978): The inheritance of territory in group-breeding birds. Bioscience 28: 104–108. * Wynne-Edwards, V. C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd, Edinburgh. * Yasukawa, K., & W. A. Searcy (1986): Simulation models of female choice in Red-winged blackbirds. Am. Nat. 128: 307–318. * Zahavi, A. (1974): Communal nesting by the Arabian babbler. Ibis 116: 84–87. * Zeh, H., K.-H. Schmidt & B. Croon (1985): Gibt es geschlechtsspezifische Unterschiede in der Ortstreue, Ansiedlung und Mortalität bei Blaumeisen (*Parus caeruleus*)? Vogelwarte 33: 131–134.

Anschrift des Verfassers: Günther Bauer, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, Am Obstberg, Radolfzell-Möggingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: [34_1987](#)

Autor(en)/Author(s): Bauer Hans-Günther

Artikel/Article: [Geburtsortstreue und Streuungsverhalten junger Singvögel
15-32](#)