

Vermehrungsrate, Populationsdruck und Existenzbasen der Vögel

von STEPHAN HÜTTENMOSER, Zürich

Vermehrungsrate, Lebenserwartung und Populationsgrösse stehen sowohl bei den Vögeln als auch bei andern Tieren in einem bestimmten Zusammenhang. Diese Beziehung mathematisch zu formulieren, war das erste Anliegen der vorliegenden Arbeit. Dann galt es aber, das Ergebnis zu überprüfen, mit den Erscheinungen in der Natur zu konfrontieren und wenn möglich Begründungen zu geben. Dies konnte aus naheliegenden Gründen hier nur andeutungsweise geschehen; die angeschnittenen Fragen eingehender zu behandeln, hätte den Rahmen dieser Arbeit weit gesprengt. Dennoch glauben wir, einige neue Gesichtspunkte und Deutungsversuche vorbringen zu können.

Ich möchte es nicht unterlassen, Herrn Dr. F. H. SCHWARZENBACH recht herzlich zu danken für die eingehende Durchsicht insbesondere des mathematischen Teils dieser Arbeit und für seine wertvollen Ratschläge.

A. Die Beziehungen zwischen Vermehrungsrate, Lebenserwartung und Populationschwankungen der Vögel

1. Die mathematische Formulierung (Berechnung der Lebenserwartung)

Das Anwachsen einer Vogelpopulation ist einerseits abhängig von der Gelegegrösse und der Gelegezahl im Jahr, andererseits vom durchschnittlich erreichbaren Alter, d. h. die Populationsgrösse P nach n Jahren ist eine Funktion von E , der pro Jahr produzierten Eier, der Lebenserwartung L und von n und kann also, wenn die Grössen konstant bleiben, berechnet werden.

Wenn jedes Ei einen Nachkommen ergibt, der bis zur Fortpflanzungsreife gedeiht, so vermehrt sich das Elternpaar auf $2 + E$ Individuen oder ein Elternteil auf $1 + \frac{E}{2}$. Bezeichnet man diesen Ausdruck mit $V =$ Vermehrungsrate, so sind aus dem ersten Vogel im zweiten Jahr bereits $V \times V = V^2$ und nach n Jahren V^n Vögel geworden. Diese geometrische Progression wächst nach kurzer Zeit zu astronomischen Zahlen. Bei einem Vierergelege im Jahr wird $V = 3$. Dann leitet sich aus einem Exemplar schon nach 30 Jahren eine Population von $3^{30} = 205'891'132'094'649$ Vögeln ab. Dass es nicht so kommt, dafür sorgt die Sterblichkeit. Man muss V um die jährliche durchschnittliche Sterblichkeit reduzieren, um die richtige Zahl zu bekommen. Es sterben jährlich $\frac{1}{L}$ der Vögel. Die Population wächst also nicht auf V^n , sondern auf:

$$P_n = \left[V \left(1 - \frac{1}{L} \right) \right]^n = \left[\left(1 + \frac{E}{2} \right) \left(1 - \frac{1}{L} \right) \right]^n.$$

Geht man nicht von einem Vogel, sondern von einer Population P_0 aus, so erhalten wir die Formel:

$$P_n = P_0 \left[\left(1 + \frac{E}{2} \right) \left(1 - \frac{1}{L} \right) \right]^n. \quad (1)$$

Diese Gleichung enthält drei Veränderliche, von denen zwei bekannt sein müssen, um die dritte zu berechnen. Im allgemeinen kennt man E , und P bleibt normalerweise innerhalb eines gewissen Spielraumes konstant, so dass also die normale durchschnittliche Lebenserwartung L unter diesen Voraussetzungen berechnet werden kann. Es muss dann

$$P_0 \left[\left(1 + \frac{E}{2}\right) \left(1 - \frac{1}{L}\right) \right]^n = P_0$$

sein. Dies ist nur möglich, wenn der Ausdruck in der eckigen Klammer gleich 1 wird.

$$\left(1 + \frac{E}{2}\right) \left(1 - \frac{1}{L}\right) = 1$$

$$(2 + E) \left(1 - \frac{1}{L}\right) = 2$$

$$2 + E - \frac{2}{L} - \frac{E}{L} = 2$$

$$E = \frac{2 + E}{L}$$

$$L = \frac{2}{E} + 1$$

Dieses L umfasst die zu erwartenden Lebensjahre eines Embryos im Ei. Es ist also nicht nur die Jugendsterblichkeit, sondern auch die embryonale inbegriffen. Will man diese ausschalten, so ist anstelle von E die durchschnittliche Zahl der jährlich geschlüpften, bzw. ausgeflogenen, bzw. brutreif gewordenen Jungvögel einzusetzen. Werden die Vögel erst im dritten oder vierten Lebensjahr brutreif, so sind die Mehrjahre hinzuzuzählen. Allgemeiner lautet daher die Gleichung:

$$L = \frac{2}{E} + m. \quad (2)$$

Unter m ist dabei das Lebensalter in Jahren bei der Brutreife verstanden, wie auch L in Jahren gezählt wird. Bei Vögeln, die nicht jedes Jahr zur Brut schreiten, ist die Zeit nicht in Jahren zu messen, sondern mit dem mittleren zeitlichen Brutabstand. Als Beispiel denken wir uns eine Vogelart, deren Gelege wie etwa bei den Lummen aus einem Ei besteht, die erst nach ein bis zwei Jahren, im Durchschnitt mit 2,5 Jahren geschlechtsreif wird, und die nicht jährlich, sondern durchschnittlich alle 1,5 Jahre zur Brut schreitet. Ihre Lebenserwartung errechnet sich wie folgt:

$$L = \frac{2}{1} + \frac{2,5}{1,5} = \frac{11}{3} \text{ Brutperioden. In Jahre umgerechnet ergibt dies:}$$

$$L = 1,5 \frac{11}{3} = \frac{33}{6} = 5\frac{1}{2} \text{ Jahre, ein für einen Vogel sehr hohes Durchschnittsalter,}$$

wenn die embryonale und die Jugendsterblichkeit einbezogen sind.

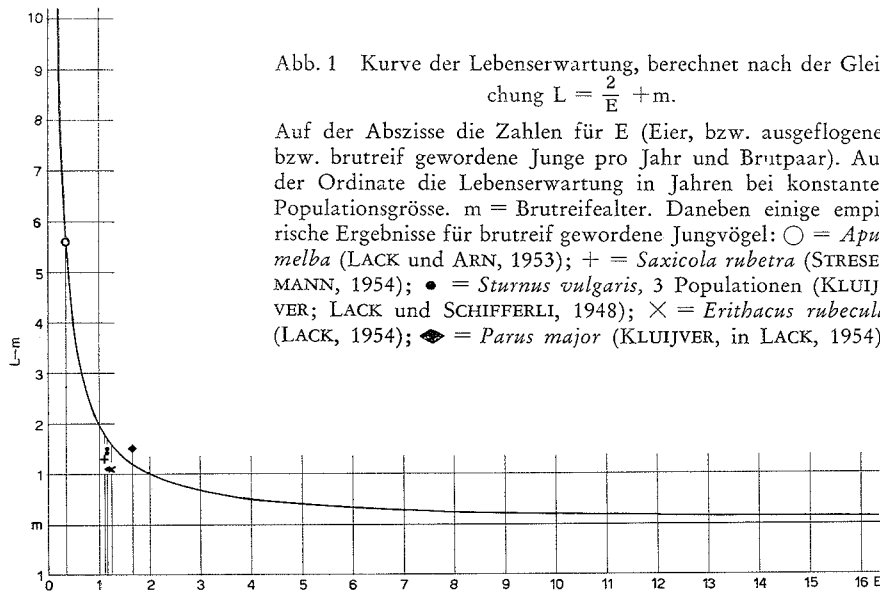
Die Gleichung (2) ist eine Asymptotengleichung der Hyperbel. Sie kann auch geschrieben werden:

$$E(L - m) = 2$$

Das besagt, dass die Eizahl (bzw. Zahl der geschlüpften, der ausgeflogenen oder der brutreifen Jungvögel) pro Brutpaar multipliziert mit der um die Reifungsjahre reduzierten Lebenserwartung immer gleich 2 ist, d. h. der Ausgangszahl 2 der beiden Elternteile, vorausgesetzt, dass die Populationsgrösse konstant bleibt. In dieser Form ist die Gleichung sehr sinnfällig: Von einem Brutpaar dürfen nicht mehr als zwei Nachkommen brutreif werden.

Der Wert L umfasst die Zahl der Lebensjahre, die im Durchschnitt erreicht werden muss, wenn die Population in ihrer Grösse konstant bleiben soll. Sie ist sicher viel geringer als das physiologisch mögliche Alter, wie aus der graphischen Darstellung der Kurve $L = \frac{2}{E} + m$ leicht ersichtlich wird (Abb. 1). Für die meisten Vögel liegt die Lebenserwartung nur wenig über einem Jahr, während wir aus der Beringung und der Gefangenhaltung wissen, dass im Einzelfall ein weit höheres Alter erreicht werden kann, nämlich bis 20 und mehr Jahre bei kleineren

Vögeln und bis 70 oder 80 Jahre bei grossen. Erst wenn die jährlich produzierte Eizahl kleiner wird als $\sqrt{2} = 1,4142$ (Scheitelpunkt der Kurve), steigt die Lebenserwartung stark an. Bis zu diesem Punkt geht in der Regel auch die Jugendsterblichkeit. Ginge sie weiter, so wäre zur Aufrechterhaltung der Population ein zu hohes Lebensalter notwendig, indem eine Grenze erreicht wird, wo die Erhöhung des Durchschnittsalters mehr Risiken birgt als das erste Lebensjahr.



2. Vergleich mit empirischen Altersbestimmungen

Eine Auswahl der bisher aus Feldbeobachtungen errechneten Lebenserwartungen einiger Vogelarten ist in Abb. 1 eingezeichnet. Es handelt sich um die Lebenserwartungen brutreif gewordener Vögel. Gewisse Differenzen gegenüber unserer Kurve sind zu erwarten, da die Berechnungen nicht ohne Substitutionen mit viel Spielraum auskommen und Zufälle mitspielen. Verschiedene Bearbeiter derselben Art haben denn auch keineswegs gleiche Resultate erhalten. Die zum Vergleich herangezogenen Daten verlangten zum Teil auch verschiedene Umrechnungen¹⁾ (Bestimmung der jährlich brutreif werdenden Vögel), die wieder neue Fehlerquellen ergeben. Dies berücksichtigt, befriedigt die Übereinstimmung. Beim Alpensegler ist allerdings zu beachten, dass die Zahl 0,36 der aus einer Brut durchschnittlich zweijährig, d. h. brutreif werdenden Jungen nicht direkt ermittelt, sondern aus der jährlichen Sterblichkeit errechnet wurde, also auf der gleichen Grundlage, die auch der Ableitung unserer Gleichungen diente. Deshalb bildet die Übereinstimmung mit unserer Kurve keine Bestätigung für ihre Richtigkeit. Das Beispiel zeigt aber, dass schon früher auf dieser Grundlage gerechnet wurde, jedoch ohne eine allgemein gültige Formel aufzustellen (LACK und ARN, 1953).

¹⁾ E. STRESEMANN, Schlusskapitel zur Arbeit von SCHMIDT und HANTGE (1954), und D. LACK (1954).

3. Anpassung der Reproduktionsrate an die Sterblichkeit oder umgekehrt?

Die Theorie von David Lack.

Zur Erhaltung einer Population müssen Reproduktionsrate und Lebensdauer aufeinander abgestimmt sein. Merkwürdigerweise galt allgemein, dass sich die Reproduktionsrate der Sterblichkeit anpasse und nicht umgekehrt. Erst D. LACK wies darauf hin, dass dies nicht der Fall sein könne. Er schreibt 1954:

«Die Reproduktionsrate jeder Art ist, als Folge natürlicher Selektion, jene, welche normalerweise die grösste Zahl von Jungvögeln bis zu ihrer Selbständigkeit hochbringt.»²⁾ «Die hohe Sterblichkeit ist eine unausweichliche Folge der hohen Fruchtbarkeit, da bei einer stabilen Population die Todesrate die Geburtenrate ausgleichen muss.» LACK belegt diese Thesen mit zahlreichen statistischen Erhebungen.

Die Reproduktionsrate kann sich der Sterblichkeit gar nicht anpassen. Die geometrische Progression würde bei jeder kleinen Änderung der Gelegegrösse oder -zahl in kurzer Zeit die Population entweder vernichten oder ins Unendliche steigern. Ergibt sich z. B. bei einer Vogelart mit einer jährlichen Produktion von zwei Eiern bei gleichbleibender Sterblichkeit eine Steigerung auf 2,1 Eier, d. h. würde auf zehn Zweiergelege ein solches von drei Eiern fallen, so wird, wie sich mit Hilfe der Gleichung (1) errechnen lässt, die Population nach zweihundert Jahren 139 mal grösser sein. Verringert sich dagegen die jährliche Eiproduktion

²⁾ Diese These kann mit Hilfe der Formel (1) mathematisch unterbaut werden: Es wird angenommen, dass in einer Population eine Mutante auftrete, die ein grösseres oder kleineres Gelege bedingt. Mit P_a bezeichnen wir die Populationsgrösse der Ausgangsform und mit P_b jene der mutierten Population. Mit o und n bezeichnen wir die Anzahl Jahre nach dem Auftreten der Mutation. P_{ao} ist also die Grösse der Ausgangspopulation. V ist wieder die Vermehrungsrate, d. h. die Hälfte der ein Jahr alt gewordenen, fortpflanzungsfähigen Jungen eines Paares plus einen Elternteil. V_a ist die Vermehrungsrate der Ausgangspopulation und V_b jene der mutierten. Mit L wird die durchschnittliche Lebenserwartung gemessen. Es ist dann, wenn n vom Zeitpunkt des Auftretens der ersten Mutante b gemessen wird:

$$P_{an} = P_{ao} (V_a \frac{L-1}{L})^n \text{ und } P_{bn} = (V_b \frac{L-1}{L})^n$$

Ferner muss, da wir voraussetzen, dass bei der Mutante b ausser V sich nichts ändere und die Populationsgrösse schon beim Auftreten der Mutante ihr Maximum erreicht habe

$$P_{an} + P_{bn} = P_{ao} \text{ sein oder}$$

$$P_{an} = P_{ao} - P_{bn} = P_{ao} - (V_b \frac{L-1}{L})^n \quad (3)$$

Wenn die Populationsgrösse konstant bleiben soll, so muss $V_a \frac{L-1}{L} = 1$ sein, woraus sich ergibt: $L = \frac{V_a}{V_a-1}$. Dies in (3) eingesetzt, ergibt:

$$P_{an} = P_{ao} - (\frac{V_b}{V_a})^n \quad (4)$$

Diese Formel gilt, wenn sich die mutierten Individuen nur unter sich kreuzen oder die Bastarde sich gleichwertig intermediär verhalten. Ist die Mutante dominant, so geht die Entwicklung rascher, und wenn sie rezessiv ist, viel langsamer. Ferner setzt die Formel voraus, dass die Vögel nach einem Jahr geschlechtsreif werden. Andernfalls müsste eine entsprechende Korrektur angebracht werden.

Wenn $\frac{V_b}{V_a}$ grösser als 1 ist, so steigert sich dieser Ausdruck mit wachsendem n gegen Unendlich, d. h. die Ursprungspopulation wird verdrängt. Nimmt man z. B. an, dass $\frac{V_b}{V_a} = 1,1$ sei, so wird nach 100 Generationen eine Ausgangspopulation a von 13'770 Individuen verdrängt und nach 200 Generationen schon eine solche von 189,7 Millionen, also entwicklungsgeschichtlich innerhalb kurzer Zeit eine sehr grosse Population, trotz nur sehr kleinem Zuwachs der zur Geschlechtsreife kommenden Jungen.

auf 1,9 Eier, so wären nach zweihundert Jahren von einer Population von zehntausend Köpfen noch 63 übrig und nach 340 Jahren keine zwei mehr. Es kann also gar keine Rede davon sein, dass sich die Vermehrungsrate so fein auf eine konstante Sterblichkeit einstellen liesse.

4. Statistische Analysen

Wäre die Gelegegrösse der Sterblichkeit angepasst, so müssten die Arten mit grossen Gelegen und mehreren Bruten im Jahr besonders gefährdet sein. Die Überprüfung dieser Frage wurde in einer graphischen Darstellung versucht, deren Wiedergabe wegen ihres Umfangs und der vielen Einzelheiten hier nicht möglich ist. Anhand der Daten im «Handbuch der Deutschen Vogelkunde» von NIETHAMMER wurden 262 Vogelarten nach der Grösse ihrer mittleren jährlichen Eiproduktion angeordnet. Dabei wurden einige Faktoren markiert, die möglicherweise die Sterblichkeit beeinflussen könnten oder von denen man glaubt, dass sie mit der Eizahl in Zusammenhang stünden.

Einzig hinsichtlich der *Körpergrösse* könnte allenfalls eine Beziehung herausgelesen werden. Dies gilt in erster Linie für derselben Ordnung angehörende Vögel, unter denen im allgemeinen die grösseren Arten kleinere Gelege aufweisen. Sobald wir die Verwandtschaftsverhältnisse ausser acht lassen, ist aber die Streuung sehr bedeutend. So haben Gänse und Hühner die grössten Gelege, Kolibris dagegen weisen nur zwei Zweiergelege auf. Selbst unter den Passeres gibt es solche, die Gelege von nur einem Ei haben. Im allgemeinen wird das kleinere Gelege der grösseren Arten (z. B. bei den Raubvögeln) damit begründet, dass grosse Vögel länger als die kleineren leben und deshalb auch eine geringere Reproduktionsrate zum Ausgleich der Sterblichkeit benötigt werde. Aber LACK scheint mit seiner These über die Grösse der Reproduktionsrate recht zu haben: Grossvögeln dürfte es schwerer fallen, eine grössere Zahl von Nestlingen aufzubringen, und das höhere Alter wäre dann eine Folge der geringeren Vermehrungsrate, d. h. der geringeren Konkurrenz innerhalb der Art, und nicht umgekehrt.

Die «Gefahren» des Vogelzuges haben gar keinen Einfluss auf Gelegegrösse und Gelegezahl. Die Zugvögel, soweit sie einigermaßen als solche ausgeschieden werden konnten, verteilen sich gleichmässig auf alle Stufen der jährlichen Eiproduktion unter den 262 verglichenen Vogelarten. Es scheint übrigens mehr als zweifelhaft, ob die Zugvögel wirklich grösseren Gefahren ausgesetzt seien als jene, die in der Brutheimat bleiben.

Auch *Nestflüchter* und *Nesthocker*, *Boden- und Höhlenbrüter* verteilen sich gleichmässig auf die ganze Reihe. Es sei nur auf die Laro-Limicolen hingewiesen, die trotz den «Gefahren» als Nestflüchter und Bodenbrüter mit Gelegen von nur zwei bis vier Eiern sich erhalten können, und auf die Meisen, die als «geschützte» Höhlenbrüter bis über 20 Eier im Jahr legen. Einerseits hat die Gelegegrösse nichts mit den «Gefahren» zu tun, und andererseits sind diese «Gefahren» zumeist unkontrollierte Unterstellungen.

LACK (1954) hat in diesem Zusammenhang die Ergebnisse zahlreicher Populationsstudien zusammengestellt. Untersucht wird der Bruterfolg, d. h. der Prozentsatz ausgeflogener Jungvögel bezogen auf die Zahl der gelegten Eier. Er beträgt bei 19 Populationen von Offenbrütern 22% bis 62%, im Mittel 47,6%; bei 24 Populationen von Höhlenbrütern schwankt er zwischen 26% und 87% und erreicht im Mittel 63,3%; unter 22 Populationen von Nestflüchtern gibt es Schwankungen zwischen 3% und 52% mit einem Mittel von 28%. Danach wä-

ren also die Nestflüchter am meisten und die Höhlenbrüter am wenigsten gefährdet. Zieht man aber die starken Schwankungen in Betracht, so mahnt dieser Schluss zur Vorsicht. Bei den Nestflüchtern treten Minimum und Maximum von 3% und 52% sogar bei derselben Vogelart auf, bei einer dänischen und einer britischen Population der Heringsmöwe. Drei Amselpopulationen weisen Bruterfolge von 30%, 51% und 62% auf, zwei Populationen der Singdrossel solche von 22% und 55%, und drei Populationen eines amerikanischen Zaunkönigs solche von 48%, 79% und 85%. Die kontrollierten Höhlenbrüter waren wohl durchwegs Nistkastenbewohner und als solche geschützter als in Naturhöhlen. Zu den Zahlen der Nestflüchter bemerkt LACK, dass sie nicht mit denen der übrigen verglichen werden können. Während bei den Nesthockern das Verlassen des Nestes der massgebende Moment ist, gibt es bei den Nestflüchtern keinen entsprechenden Zeitpunkt zur Feststellung des Bruterfolges. LACK ist der Auffassung, dass bei Berücksichtigung dieses Umstandes der Bruterfolg bei Nestflüchtern und Nesthockern wohl ungefähr gleich gross wäre. Es scheint auch zweifelhaft, dass ein Fortpflanzungsmodus von Bestand sein könnte, wenn er wesentlich grössere Verluste aufwiese als andere. Wären die Höhlenbrüter gegenüber den Offenbrütern wirklich im Vorteil, so müssten sie diese doch wohl verdrängen.

Es wurde auch versucht, die Eizahl *bunt- und schlichtgefärbter Vögel* zu vergleichen, obwohl die «Buntheit» ein recht schwer fassbarer Begriff ist und fliessende Übergänge vorhanden sind. Dennoch hätte sich bei den bunten Vögeln ein Hinweis auf eine merklich grössere Eizahl ergeben müssen, wenn sie höhere Verluste erleiden würden und die Eizahl eine Funktion der Sterblichkeit wäre. Bei unserem Vergleich war aber gar keine Beziehung zwischen Buntheit und jährlicher Eiproduktion herauszulesen.

B. Populationsdruck und Verbreitungsareal der Vögel

Die rasche Erholung nach Katastrophenjahren

Dass die Vermehrungsrate keineswegs der Sterblichkeit angepasst ist, ergibt sich auch aus der raschen Erholung einer Population nach Katastrophenjahren, ohne dass dabei die Gelege grösser werden. Nach Katastrophen verringert sich die Populationsdichte. Dadurch wird die Ernährungsbasis grösser, das Leben des Einzelvogels kann sich verlängern — das physiologisch mögliche Alter ist ja mit ein bis drei Jahren, der normalen Altersgrenze, noch lange nicht erreicht — und die geometrische Progression füllt die Lücke sehr rasch wieder aus.

Die Ausbreitung des Stars in Nordamerika

Etwas Ähnliches zeigt sich bei der raschen Ausbreitung einer Vogelart, wenn sie geeignetes Neuland erreicht. Ein eindruckliches Beispiel bietet der Star, *Sturnus vulgaris*, dessen Bestand sich in Nordamerika von einigen wenigen Paaren in fünfzig Jahren zu einer Population entwickelte, die auf fünfzig Millionen Individuen geschätzt wurde (heute sind es sicher noch weit mehr). Die Ausbreitung geschah in geometrischer Progression, jedes Jahr einen grösseren Kreis erobernd als im vorangegangenen. Für englische Stare ergaben Untersuchungen im Mittel 4,65 Eier im Jahr und pro Brut (LACK und SCHIFFERLI, 1948). Aus unserer Gleichung (2) lässt sich somit eine mittlere Lebensdauer von 1,43 Jahren ableiten. Nimmt man an, dass die jährliche Eiproduktion der amerikanischen Stare die gleiche geblieben sei, so kann mit Gleichung (1) errechnet werden, dass dort die mittlere Lebensdauer von 1,43 auf 1,75 Jahre steigen musste, um die Popu-

lation in fünfzig Jahren auf die Zahl von fünfzig Millionen anwachsen zu lassen. Es genügte also eine Zunahme des Durchschnittsalters, die — verglichen mit dem physiologisch möglichen Alter von vielleicht zwanzig Jahren — verhältnismässig gering ist. Dagegen ist kaum zu erwarten, dass die Stare in Amerika begonnen hätten, mehr Eier zu legen; sonst hätte, bei gleichbleibendem Alter wie in England, die jährliche Eizahl pro Paar von 4,65 auf 7,50 ansteigen müssen.

Schliesslich sei noch auf Analogien von verschwenderischer Vermehrung bei anderen Lebewesen hingewiesen, auf Fische, Insekten, Weichtiere des Meeres und vor allem auf die Pflanzen. Die ungehemmte Vermehrung ermöglichte die Ausbildung von «Räubern», zuerst der Tiere, die von Pflanzen leben, und dann von Fleischfressern, die sich von andern Tieren ernähren. In der Folge bekam die Brutpflege ihren Sinn; sie garantierte trotz kleinerer Aufzucht eine grössere Nachkommenschaft (vgl. LACK, 1954).

Die interspezifische Konkurrenz

Betrachtet man die Verbreitungsareale der einzelnen Vogelarten, so erhält man in vielen Fällen gar nicht das Bild eines starken Populationsdruckes, ganz im Gegenteil scheinen die Arten in der Ausbreitung stehen geblieben zu sein. Man sollte annehmen, dass der Populationsdruck die Verbreitungsareale mächtig ausgedehnt hätte, dass alles zugängliche Land mit einigermaßen zusagenden Existenzbedingungen belegt worden wäre, wie bei den Staren Amerikas. Statt dessen zeigen die bestehenden Verbreitungsareale merkwürdige Lücken, Verzweigungen und Inseln, die um so unverständlicher werden, wenn man bedenkt, dass sich die Vögel zu verschiedenen Jahreszeiten, im Winterquartier, auf dem Zuge oder bei Wetterstürzen viel grösseren Änderungen der Umweltverhältnisse ausgesetzt sehen als dies- und jenseits der Arealgrenzen. Weshalb fehlt die Nachtigall im ostschweizerischen Mittelland oder in Südbayern fast ganz, während sie andere Gebiete Mitteleuropas auffallend dicht besiedelt? Unter der Wirkung des Populationsdruckes müssten solche Lücken doch ausgefüllt werden.

Verständlich wird diese Erscheinung erst, wenn man sich vor Augen hält, dass der Konkurrenzkampf ja nicht nur intraspezifisch, sondern auch interspezifisch, zwischen verschiedenen Arten abspielt. Es ist der gleiche Konkurrenzkampf wie zwischen einer vorteilhaften Mutante und der Stammform, nur dass fertige Populationen einander gegenüber treten und nicht ein einzelnes Tier dem ganzen Stamm, womit das langwierige Anfangsstadium wegfällt. Wenn man die Stammesgeschichte mit dem Vordringen der besser geeigneten Formen und dem Verdrängen der auch nur wenig benachteiligten erklärt, so ist man gezwungen, diese Tatsache auch im Konkurrenzkampf fertig entwickelter Arten anzuerkennen. Wenn die Rechnung ergibt, dass eine dominante Mutante, die nur 1% Vorteil bringt, sich nach rund 4800 Generationen auch gegenüber einer noch so verbreiteten Stammform durchsetzt, dann müssen so geringe Vorteile einer geeigneteren Art auch dazu führen, eine weniger gut eingepasste aus einem bestimmten Biotop oder Areal zu verdrängen. *Eine jede Art muss in einem wenn auch noch so spezifischen Biotop die allein herrschende sein.* Hierbei fassen wir den Biotopbegriff allerdings enger, als es gewöhnlich geschieht. In einem Laubwald oder in einer Riedlandschaft sind zahlreiche biologische Faktoren wirksam, die von den in diesen Landschaften vorkommenden Arten nicht gleichmässig beansprucht werden, so dass in solchen Gross-Biotopen mehrere Arten nebeneinander vorkommen können.

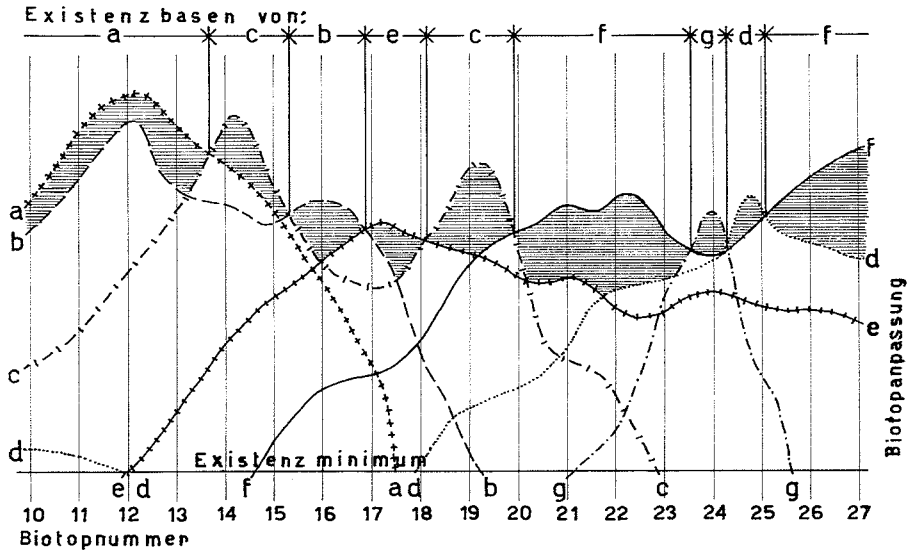


Abb. 2 Schematische Darstellung der Existenzbasen von sieben Vogelarten (a, b, c, d, e, f, g). Erläuterung im Text.

Besser verständlich wird dieser Gedanke aus der graphischen Darstellung von Abb. 2. Nehmen wir an, es gelinge, die vorkommenden Biotope so zu ordnen, dass einer allmählich in den nächstfolgenden übergehe, unter Berücksichtigung aller das Leben beeinflussenden Faktoren und auch deren Quantität, z. B. des verschiedenen Grades von Feuchtigkeit, des Pflanzenwuchses, der Temperatur usw. Diese Biotope sind in der Darstellung auf der horizontalen Abszisse angeordnet. In Wirklichkeit mögen es hunderte von Nummern sein. Auf der Ordinate sei der Anpassungsgrad der einzelnen Vogelarten an den entsprechenden Biotop eingetragen. Daraus mögen sich Kurven ergeben, wie sie in der Darstellung eingetragen sind. Die Kurven überschneiden sich in mannigfaltiger Weise und sollen zum Ausdruck bringen, dass sich eine gegebene Art nur dort halten kann, wo sie an der Spitze steht. In den anderen Biotopen wird sie von überlegenen Formen verdrängt, auch wenn sie dort ohne deren Konkurrenz eine Existenzbasis finden würde.

So haben wir für die Art *e* eine sehr breite Basis vorausgesetzt. Beim Biotop 12 überschneidet sie das Existenzminimum und könnte sich weit über den Biotop 27 hinaus verbreiten, wenn sie nicht von anderen, besser eingepassten Arten fast überall verdrängt würde. Nur im kleinen Biotopausschnitt 16,8 bis 18,1 ist sie die bestangepasste Form. Sie macht daher den Eindruck einer stenöken Art, ist aber in Wirklichkeit euryök. Ein anderer euryöker Vogel ist *f*. Aber von diesem ist angenommen, dass er auf weiten Gebieten auch durchdringt. Demgegenüber übergreifen die Arten *d* und *g* nur in kurzen Abschnitten ihre Existenzbasis, wobei *g* einen echt stenöken Typ darstellt und *d* wiederum nur einen scheinbar stenöken.

Es könnte auch sein, dass eine Art in zwei Biotopabschnitten den Konkurrenzkampf besteht. Bei der Art *f* ist dies dargestellt. Die Unterbrechung durch die Biotope der Arten *g* und *d* ist jedoch so gering, dass sie kaum auffallen

würde. Hingegen ist bei Vogel *c* die Unterbrechnung grösser und könnte in einer geographischen Zweiteilung des Brutareals zum Ausdruck kommen. Diesem Modell entspricht vielleicht zum Teil das Verbreitungsbild des Weisses Storches, der in Osteuropa und in Nordafrika doch sicher nicht die gleichen Biotope findet.

Ferner besteht die Möglichkeit, dass sich ein Vogel in seinem eigentlichen Vorzugsbiotop gar nicht halten kann, weil dort ein anderer noch besser angepasst ist. Diesen Fall demonstriert die Art *b*, die im Biotopraum 15,3 bis 16,8 an der Spitze steht. Ihr Optimum liegt jedoch im Bereich der Biotope 11 bis 13, wo aber die Vogelart *a* sie im Anpassungsgrad übertrifft. Solche Verhältnisse sind in der Pflanzenwelt bekannt. So gedeiht die Föhre vor allem auf sandigem Boden und an den Erosionshalden der Alpentäler, jedoch weniger, weil dies ihr günstigster Standort wäre — sie bevorzugt nämlich humusreichen Boden —, sondern weil sie dort nicht durch die Konkurrenz anderer Bäume bedrängt wird. Wir dürfen hier wohl Analogieschlüsse ziehen, sind doch die Selektionsgesetze für Pflanzen und Tiere im Prinzip die gleichen. Gerade bei den Gebirgsvögeln dürften entsprechende Fälle vorliegen, wie auch bei anderen Arten an der klimatischen Existenzgrenze. Es ist z. B. kaum denkbar, dass der Schneefink, wenn er einziger Vogel wäre, sich nicht unter die obere Baumgrenze ausbreiten würde.

Angesichts der Darstellung Abb. 2 fragt man sich, ob die Vorstellung einer ökologischen Nische, die eine neue Art ausfüllen könnte, richtig sei, oder ob man nicht eher von einem neuen Anpassungsgipfel, den eine neue Spezialisierung erreicht, sprechen sollte. Freie ökologische Nischen gibt es, wenigstens auf dem Festlande, wohl kaum mehr.

Wer bei der Beurteilung der Biotopansprüche einer Vogelart die Konkurrenzverhältnisse vernachlässigt, lässt nicht nur einen entscheidenden Faktor ausser acht, sondern geht auch von einer grundsätzlich verschiedenen Auffassung über die Existenzbasen aus, die der hier vertretenen als «Auffassung A» gegenübergestellt sei. Ein Beispiel mag das verdeutlichen: Aus «Auffassung A» würde folgen, dass sich in unserem Biotop Nr. 19 (Abb. 2) nicht nur die Art *c*, sondern ebenso, wenn auch weniger häufig, die Arten *e* und *f*, in geringerer Zahl auch *d* und als Seltenheit die Art *b* halten könnten. Nach den von uns dargelegten Gesichtspunkten («Auffassung B») wird sich hier jedoch auf die Dauer nur die Art *c* behaupten, wobei anzunehmen ist, dass gelegentlich, etwa bei Überfüllung des eigenen Biotops, auch die Arten *e* und *f* hier anzutreffen sind, dies aber nur, weil sie hier eigene Anpassungsgipfel aufweisen. Ebenso genügt es nicht, wenn wir z. B. beim Schneefinken nur danach fragen, welche Biotopqualitäten dafür verantwortlich sein mögen, dass er nur über der Baumgrenze existieren kann («Auffassung A»). Vielmehr wird man auch untersuchen müssen, welcher Konkurrent, welche Art ihn aus tiefer liegenden Regionen verdrängt, weshalb diese Art dort überlegen ist und warum deren Überlegenheit über der Baumgrenze aufhört («Auffassung B»).

In solchen Grenzübereichern der Existenzmöglichkeit ist vielleicht mit viel Arbeit eine Antwort auf diese Fragen zu finden. Schwieriger wird es, wo sich die Arten nicht regional oder geographisch abgrenzen. Welches sind z. B. die verschiedenen Existenzbasen von Mauer- und Alpensegler? Beide Vögel scheinen dieselbe Ernährungsbasis, dieselben Nistmöglichkeiten zu haben. Sie haben dieselbe Vermehrungsrate. Und doch ist bei uns der Mauersegler viel häufiger als der Alpensegler. In gewissen Gegenden Asiens verhält es sich aber umgekehrt. Das deutet doch auf

verschiedene Existenzbasen. Oder wo liegt die Verschiedenheit der Existenzbasen bei den Laubsängern oder den Grasmücken? Während solche Untersuchungen bei Vögeln ausserordentlich schwierig sein dürften, liegen die Verhältnisse in der Pflanzenwelt einfacher, weshalb sie denn auch hier leichter zu analysieren sind.

Die schwankenden Grenzen der Verbreitungsareale

Obwohl die in Abb. 2 eingetragenen Anpassungskurven in Wirklichkeit kaum von einer Vogelart ermittelt werden können, da zu viele unbekannte Faktoren mitspielen und der Grad der Anpassung nicht messbar ist, mag dieses «Modell» doch eine Vorstellung davon geben, wie die Beziehungen im Prinzip anzunehmen sind. Es macht bestimmte Erscheinungen verständlich, wie es andererseits manche Hypothesen ausschliesst. Vor allem findet damit die Empfindlichkeit der Vögel auf geringste ökologische Veränderungen eine Erklärung. Da diese durch Klimaänderungen und durch Eingriffe des Menschen in die Natur öfters vorkommen, so ergeben sich häufige Verschiebungen im Verbreitungsareal. Andererseits ist es wegen des steten Populationsdruckes unwahrscheinlich, dass die Ausbreitung aus den eiszeitlichen Refugien nur zögernd hinterher erfolgt sei und dass die Refugien — von Ausnahmen abgesehen — noch heute gehalten werden könnten, wo doch in der Regel nun ganz andere ökologische Verhältnisse herrschen. Ausbreitungslücken in Gebieten mit vorhandenen Existenzbasen sind nur denkbar, wo entscheidende geographische Hindernisse, wie Meere, Gebirge, Wüsten usw. dazwischen liegen.

Die Empfindlichkeit gegenüber kleinen ökologischen Veränderungen macht auch die auf den ersten Blick oft so sonderbaren Verbreitungsgrenzen einer Art oder Rasse verständlich, wenn auch das Herausfinden des entscheidenden ökologischen Faktors im Einzelfall vielfach kaum möglich ist. Als ein Beispiel unter Hunderten sei wieder auf den Mauersegler hingewiesen. Er ist über Italien in ausserordentlich starker Zahl verbreitet, in Sizilien aber nur selten zu beobachten. Dafür tritt dort die Mehlschwalbe um so häufiger auf, — ob an Stelle des Mauerseglers, ist aber wieder eine andere Frage. Oft findet man dort an einem einzigen Hause Mehlschwalbenkolonien mit über hundert Nestern. Wo in Italien die südliche Grenze der Massenverbreitung des Mauerseglers verläuft, ist mir nicht bekannt. Irgend ein kleiner ökologischer Faktor muss diese bestimmen, aber welcher?

In Gegenden, wo sich die ökologischen Bedingungen im Laufe des Jahres verändern, verlassen viele Vogelarten das Brutareal während des Winters. Sie müssen sich dann in der Regel mit einem Biotop begnügen, in dem sie nicht die bestangepasste Art sind. Dieser Umstand bietet eine Erklärung für das Nichtbrüten der Zugvögel im Winterquartier: Sie finden dort nicht den Biotopauschnitt, in welchem sie sich gegenüber den ansässigen Arten durchsetzen könnten. Sie können und müssen sich dort nur so lange aufhalten, als es die winterlichen Existenzbedingungen in ihrer Brutheimat erfordern.

Die Vermehrung ohne Rücksicht auf die Existenzmöglichkeiten macht die Konkurrenz scharf. Dabei ist nicht etwa nur an die Konkurrenz zwischen nah verwandten Arten zu denken. Als Konkurrenten der Vögel können unter Umständen auch Säugetiere auftreten, man denke nur an die vielen Mäusevertilger. Es brauchen deswegen keine Konkurrenzkämpfe stattzufinden. Das Verbreitungsareal ist einfach das Ergebnis der ökologischen Auslese, wobei erbliche Verhaltens-

weisen die ökologischen Erfordernisse berücksichtigen, jedoch niemals diesen widersprechen können, sonst wären sie durch die Selektion ausgeschieden worden.

Zur Zahl der Vogelarten

Es stellt sich nun die Frage, wieviele Existenzbasen die Natur liefert. Absolut begrenzt ist deren Zahl nicht, andererseits geht sie auch nicht ins Unendliche, denn um das Bestehen einer Art zu ermöglichen, muss die Existenzbasis doch eine gewisse Breite aufweisen. Wenn in einem Grossbiotop wie in der Parklandschaft, im Laubwald oder im Riedland je nicht mehr als zehn bis fünfzig Vogelarten vorkommen und nicht Hunderte, so wird das kein Zufall sein. Neu auftretende Arten werden kaum eine freie «ökologische Nische» finden, sondern müssen aus einem schon besetzten Biotop eine weniger geeignete Art verdrängen. Dass dies wirklich zutrifft, wird durch das Verschwinden so vieler Arten im Laufe der Stammesgeschichte bestätigt.

Mit diesen kurzen, allzu fragmentarischen Hinweisen sollte lediglich versucht werden, auf einige Konsequenzen aufmerksam zu machen, die sich aus der Annahme eines ständigen, starken Populationsdruckes in Verbindung mit unserer Auffassung über die Existenzbasen ergeben. Sie liegen im wesentlichen auf der Linie, die von der neueren ökologischen Forschung vertreten wird. Wenn unsere Ausführungen dazu beitragen, die Diskussion um diese Fragen zu beleben, — und sei es auch, indem sie da und dort den Leser zum Widerspruch herausfordern, so ist ihr Zweck erfüllt.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Beziehung zwischen Fortpflanzungsrate, mittlerem Alter und Populationswachstum der Vögel wird in einer mathematischen Gleichung dargestellt, mit der die mittlere Lebenserwartung — sei es des Embryos im Ei, des geschlüpften, des fliegenden oder des fortpflanzungsreifen Jungvogels — errechnet werden kann.

2. Es wird dargetan, dass die Vermehrungsrate nicht der Sterblichkeit, sondern umgekehrt die Sterblichkeit der Vermehrungsrate angepasst ist.

3. Es wird gezeigt, dass die Vermehrungsrate unabhängig ist von einer vermeintlich grösseren Gefahr für Zugvögel, bunte Vögel, Bodenbrüter, Nestflüchter usw.

4. Aus der Diskrepanz zwischen mittlerer Lebenserwartung und physiologisch möglichem Alter wird auf einen starken Populationsdruck geschlossen. Die trotzdem begrenzte Ausbreitung der Vögel wird mit dem interspezifischen Konkurrenzkampf erklärt, indem das phylogenetische Selektionsprinzip auf den Konkurrenzkampf der Arten übertragen wird. Eine Art kann den Existenzkampf nur bestehen, wenn sie in einem Biotopabschnitt die bestangepasste Form ist.

5. Daraus folgt die Empfindlichkeit des Artbestandes auf Biotopveränderungen und sein ständiger Wechsel. Aus dem heutigen Verbreitungsareal einer Art darf daher nur mit Vorsicht und Vorbehalten auf ihr eiszeitliches Refugium geschlossen werden.

LITERATUR

- LACK, D. (1954): The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford.
LACK, D. und ARN, H. (1953): Die mittlere Lebensdauer des Alpenseglers. Orn. Beob. 50: 133—137.
LACK, D. und SCHIFFERLI, A. (1948): Die Lebensdauer des Stares. Orn. Beob. 45: 107—114.
STRESEMANN, E. (1954), in K. SCHMIDT und E. HANTGE: Studien an einer farbig beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*). J. Orn. 95: 130—173.