

Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale de l'Université de Lausanne

Intraspezifische Verhaltensvariationen: Das Beispiel des Graureihers *Ardea cinerea*¹

Heinz Richner

Oft finden wir innerhalb von Tierpopulationen eine ausgesprochene Verhaltensflexibilität. Beispielsweise beobachten wir, dass Individuen derselben Population mit unterschiedlichen Strategien um Nahrung konkurrieren. Im Prinzip gibt es drei, einander nicht ausschliessende Erklärungsniveaus:

(a) Strategien sind habitatbedingt: Für verschiedene Verhaltensweisen existieren zeitliche und/oder räumliche Optima.

(b) Strategien sind phänotypbedingt: Verschiedene Individuen haben mit verschiedenen Verhaltensweisen unterschiedlichen Erfolg. Der Erfolg hängt von Grösse, Gewicht, Geschlecht, Alter etc. ab.

(c) Strategien sind frequenzbedingt: Der Erfolg einer Verhaltensweise hängt vom Verhalten anderer Individuen derselben Population ab.

In dieser Studie habe ich die individuellen Ernährungs-Strategien von Graureihern im Winterhalbjahr untersucht. Zumindest theoretisch hat jedes Individuum die Wahl zwischen einem Nahrungsort an einem Bach mit relativ konstantem Nahrungsangebot oder aber einer Flussmündung in die Nordsee, in der sowohl Nahrungsangebot als auch Fangerfolg zeitenabhängig variieren.

1. Material und Methoden

Die Untersuchung wurde an der Nordostküste Schottlands (Newburgh, Aberdeenshire) durchgeführt. Eine überwintrende

Reihergruppe wurde an ihrem Nächtigungsplatz gefangen und alle Individuen vermessen, gewogen und mit Flügelmarken sowie einer Farbringkombination versehen. Einige der Reiher rüstete ich zudem mit Radiosendern aus. Die Beobachtungen erstreckten sich auf die Meeresmündung (Ästuar) des Flusses Ythan und dessen zuführenden Bäche. Sie begannen, wenn die Reiher frühmorgens den Nachtplatz verliessen, und endeten bei Rückkehr zum Ruheplatz. Vor Tagesanbruch und nach Nachteinbruch verwendete ich Infrarot-Ferngläser zur Lokalisierung der Individuen.

Die Beutetiere dieser Reiher waren praktisch ausschliesslich Fische, häufig Flundern *Platichthys flesus*, Aale *Anguilla anguilla*, Grundeln *Gobius spec.*, Sprotten *Sprattus sprattus* und Butterfische *Pholis gunellus*. Fischlängen wurden mit der Schnabellänge der Reiher verglichen und entsprechend in vier Klassen eingeteilt. Später wurde das Frischgewicht der Fische mit Hilfe von zuvor erstellten arttypischen Längen-Gewichtskurven (Richner 1986) berechnet.

2. Ergebnisse

2.1. Nahrungsplatz

Drei adulte und zwei juvenile Reiher ernährten sich ausschliesslich in zuführenden Bächen (Strategie A) und wurden während der Untersuchungsperiode nie im Ästuar beobachtet. Alle adulten Tiere waren absolut standorttreu und verteidigten ein exklusives Territorium. Jungtiere besetzten kein

¹4. Schweizerisches Symposium für Ornithologie, 19./20. Oktober 1985 in Zürich, 10. Beitrag.

Territorium. Sie schlichen sich oft in die Nahrungsterritorien der Adultreiher ein, wurden dort aber relativ rasch entdeckt und verjagt. In einem einzigen Fall wurde ein juveniler Reiher nach mehrmaligem Eindringen in das Territorium eines Adulten von diesem mit einer Serie kräftiger Schnabelhiebe getötet (Richner 1985).

Ein einziger, adulter Reiher ernährte sich ausschliesslich im Ästuar (Strategie B). Er besetzte ebenfalls ein exklusives Territorium, teilte aber zudem ein angrenzendes, kommunales Nahrungsgebiet mit vier weiteren Reiher. Diese vier adulten Reiher besaßen je ein ebenfalls exklusives Nahrungsterritorium an zuführenden Bächen, verliessen aber dieses Territorium fast täglich für eine variable Zeitdauer, um im kommunalen, ästuarinen Gebiet zu fischen (Strategie C).

In der Folge sollen die ökonomischen Aspekte der drei Verhaltenstypen miteinander verglichen und das zeitliche und räumliche Muster der dritten Strategie genauer beschrieben werden. Eine ausführlichere Analyse ist anderweitig publiziert (Richner 1986).

2.2 Fangerfolg

An Bächen fischende Reiher hatten, zumindest im Winter, einen von der Tageszeit nur wenig beeinflussten, konstanten Fangerfolg (Abb. 1: gestrichelte Linie). Für die im Ästuar fischenden Reiher hingegen hing der Erfolg hauptsächlich von den Gezeiten ab (Abb. 1: ausgezogene Linie). Beutefänge wurden nur während einer Zeitspanne von total 4,5 Stunden rund um den tiefsten Ebbebestand beobachtet.

Die vier, zwischen Fluss und Ästuar hin- und herwechselnden Reiher verweilten im Durchschnitt nur 2,6 Stunden am Ästuar. Sie waren nur anwesend, wenn ihr erwarteter Fangerfolg im Ästuar höher war als derjenige in ihrem angestammten Territorium an einem umliegenden Bach. Die Ankunft am und der Wegflug vom Ästuar entsprechen im Mittel bis auf eine Abweichung von 24 bzw. 16 Minuten dem erwarteten

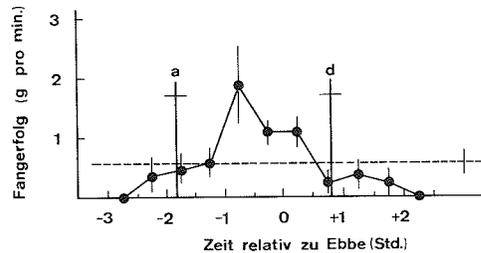


Abb. 1. Gemittelter Fangerfolg (± 1 SE) aller Individuen im Ästuar (ausgezogene Linie) und an Bächen (gestrichelte Linie). Ebbe = 0; a = Ankunft im Ästuar, d = Wegflug vom Ästuar.

Zeitpunkt, wo Fangerfolge in Bach und Ästuar gleich gross waren. (vgl. Abb. 1).

2.3 Vergleich der Strategien

Der mittlere tägliche Nahrungsbedarf eines Graureihers wurde von Kushlan (1978) experimentell auf rund 270 g Fisch bestimmt. Unter dieser Annahme und dem gemessenen Fangerfolg hat ein Reiher der A-Strategie für rund 7,7 Stunden pro Tag auf Nahrungssuche zu gehen. Ein sich für die gleiche Zeitdauer mit der C-Strategie ernährenden Reiher hingegen fängt 350 g Fisch pro Tag, nämlich 170 g im Ästuar und weitere 180 g in seinem Territorium am Bach. Im Vergleich zum A-Strategen nimmt er damit rund 30% mehr Nahrung auf. Der sich ausschliesslich im Ästuar ernährenden B-Strategie fängt während der insgesamt 4,5 Stunden vor und nach Ebbe im Durchschnitt nur 220 g. Diese Menge liegt rund 20% unter dem täglichen Nahrungsbedarf.

Ein Vergleich der mittleren Körpergewichte zeigte, dass die sich sowohl im Ästuar als auch an Bächen ernährenden C-Strategen signifikant schwerer sind als die A- und B-Strategen.

3. Diskussion

Diese Untersuchung zeigt, dass die Variationen im Sozialverhalten sowohl habitat- als auch altersabhängig sind: Adulte Reiher

verhalten sich an Bächen vorwiegend territorial, im Ästuar zur Hauptsache sozial. Erstjährige Reiher sind in beiden Habitaten nicht-territorial. Die Territorien sind im übrigen reine Winterterritorien: Sie werden zu Beginn der Brutzeit aufgegeben. Im folgenden möchte ich auf eine Frage im Bereiche des Sozialverhaltens und auf eine weitere Frage betreffend der Winterverteilung der Reiher genauer eingehen:

1. *Weshalb verhalten sich die Reiher im Bachhabitat vorwiegend territorial, im Ästuar hingegen sozial?* Der Hauptunterschied zwischen den beiden Habitaten besteht in der Dynamik der Nahrungsressourcen:

(a) Im Ästuar sind die Erneuerungszeiten für die Nahrung durch die Gezeiten vorgegeben. Mit der zweimal täglich einströmenden Flut wandern viele Fische in das Ästuar ein. In Bächen hängt die Erneuerungszeit unter anderem vom Territorialverhalten der Fische ab und mag Tage oder Wochen betragen. Das Nahrungsangebot innerhalb eines Territoriums erreicht schneller ein für den Reiher lohnenswertes Niveau, wenn dieser durch sein Territorialverhalten Artgenossen fernzuhalten vermag.

(b) Im Gegensatz zum Bach ist im Ästuar die Nahrung täglich nur für wenige Stunden verfügbar. Die Vorteile (mehr Nahrung), die sich aus dem Territorialverhalten ergeben, machen hier dessen Kosten (Störung der Beutetiere durch Interaktionen zwischen Reiher etc.) nicht wett. Dies wurde auch von Davies & Green (1976) an Rohrsängern gezeigt. Diese Hypothese wird in meiner Studie unter anderem durch die Beobachtung von niedrigen Interaktionsraten während hohen Fangerfolgen unterstützt.

2. *Wie kommt die beobachtete Verteilung der Reiher zustande?* Brown (1969) schlug ein Modell vor, das zeigt, wie territoriales Verhalten die Verteilung der Individuen über die Habitate zu beeinflussen vermag: Bei geringen Populationsdichten und guter Habitatsqualität (Abb.2, Habitat A) nimmt die Zahl besetzter Territorien mit

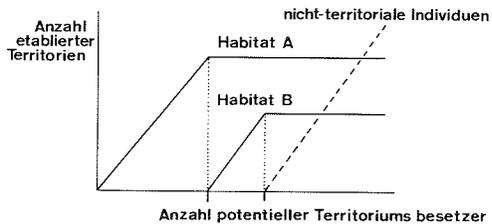


Abb. 2. Habitatsbesetzung unter territorialen Verhalten (Erklärungen s. Text).

der Anzahl potentieller Territoriumsbesetzer linear zu bis die maximale Dichte erreicht ist. Bei zunehmendem Populationsdruck sind weitere Individuen gezwungen, sich mit Territorien im nächstbesten Habitat (Abb.2, Habitat B) zu begnügen. Die Territoriumsanzahl in diesem Habitat ist wiederum beschränkt, und alle zusätzlichen Individuen wandern entweder ab oder bewegen sich zwischen den Habitaten hin und her, ohne aber ein Territorium zu besetzen. Watson (1967) hat gezeigt, dass Brown's Modell der Situation beim Schottischen Moorschneehuhn *Lagopus lagopus scoticus* entspricht

Territoriales Verhalten mag für das Zustandekommen der beobachteten Verteilung der Reiher meiner untersuchten Reihergruppe eine bedeutende Rolle spielen: Im Sommer und anfangs Herbst sind die Bachterritorien unbesetzt. Alle Reiher ernähren sich im Ästuar. Sie verhalten sich im allgemeinen sozial und sind einem bestimmten Nahrungsort nur wenig treu. Die meisten Individuen erfreuen sich relativ hoher Fangerfolge und verbringen verhältnismäßig wenig Zeit für die Nahrungssuche. Gegen Ende Herbst fallen Nahrungsdichte (Summers 1974) und Fangerfolge stark ab. Viele Reiher verlassen das Gebiet und von den verbleibenden Individuen beginnen einige in zunehmender Masse die Bäche zur Nahrungssuche zu benutzen. Falls ein Reiher schon im vorigen Winter Territoriumsbesitzer war, so nimmt er im folgenden Winter wieder dasselbe Gebiet ein. Jungvögel besetzen kein Territorium und

wechseln teilweise zwischen den beiden Habitaten hin und her. Für einen genaueren Vergleich mit Brown's Modell müsste allerdings die Besetzungssequenz der Territorien in beiden Habitaten genauer studiert werden.

Dank. Mein besonderer Dank gilt Prof. G. M. Dunnet und Dr. I. J. Patterson (Culterty Field Station, Universität Aberdeen, Schottland) für wertvolle Diskussionen und die freundliche Aufnahme in Schottland. Die Reiherstudie wurde vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt.

Zusammenfassung, Résumé

An der Nordostküste Schottlands wurden die Ernährungsstrategien von 11 individuell markierten, überwinterten Graureihern untersucht. Drei individuentypische und voneinander klar abgegrenzte Strategien wurden auf ihre ökonomische Basis hin studiert. Intraspezifische Verhaltensvarianten waren im vorliegenden Falle individuentypisch, altersabhängig und habitatsgebunden. Zeitliche Aspekte der Nahrungsabundanz und deren Konsequenzen für das Sozialverhalten werden diskutiert.

Variations comportementales intraspécifiques: L'exemple du Héron cendré *Ardea cinerea*

Les stratégies de fouragement de 11 Hérons cendrés hivernants marqués individuellement sur la côte NE

d'Ecosse ont été étudiées. Trois stratégies distinctes, et adoptées par différents individus, ont été analysées sur la base de leurs conséquences énergétiques. Ces variantes comportementales intraspécifiques étaient corrélées à l'âge et à l'habitat. Les caractéristiques de la dynamique des ressources nutritives et leurs conséquences pour le comportement social sont discutées.

Literatur

- BROWN, J. L. (1969): Territorial behaviour and population regulation in birds. A review and re-evaluation. *Wilson Bull.* 81: 293–329.
- DAVIES, N. B. & R. E. GREEN (1976): The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*. *Anim. Behav.* 24: 213–225.
- KUSHLAN, J. A. (1978): Feeding ecology of wading birds. In: *Wading birds* (Ed. by A. Sprunt, J. C. Ogden & S. Winckler), pp. 249–297, New York.
- RICHNER, H. (1985): One adult Grey Heron killing another on feeding territory. *Brit. Birds* 78: 297 – (1986): Winter feeding strategies of individually marked Herons. *Anim. Behav.* 34: 881–886.
- SUMMERS, R. N. (1974): The feeding ecology of the flounder. PhD-Thesis, University of Aberdeen.
- WATSON, A. (1967): Territory and population regulation in the Red Grouse. *Nature* 215: 1274–1275.

Dr. H. Richner, IZEA, Université, 1015 Lausanne

Schriftenschau

OSIEK, E. R. (1986): **Bedreigde en karakteristieke Vogels in Nederland.** Nederlandse Vereniging tot Bescherming van Vogels, Zeist, 132 S., zahlr. SW-Fotos und Verbr.karten, broschiert, Dfl. 22.50.– Wie der Titel besagt, behandelt das Büchlein bedrohte und *charakteristische* Arten des Landes. Damit sind die Holländer nicht darauf aus, ihre Rote Liste mit zufällig und sporadisch brütenden Raritäten aufzufüllen und damit zu verwässern, sondern nehmen in der Auswahl der Arten gezielt auf die geographischen Gegebenheiten ihres Landes Rücksicht. Seltene Vögel, die nur unregelmässig brüten oder solche, die nur in für das Land untypischen Lebensräumen vorkommen, figurieren nicht auf der Liste. Dafür kennen die Holländer eine Kategorie, in die Arten aufgenommen wurden, für die das Land gegenüber andern europäischen Ländern eine

besonders grosse Verantwortung trägt, sei es, dass es einen Grossteil des europäischen Brutbestandes einer Art beherbergt, sei es als Gastland für Durchzügler und Überwinterer. Hier werden also auch Nicht-Brutvögel in die Rote Liste aufgenommen, wenn sie, um den europäischen Bestand zu erhalten, im Überwinterungsgebiet eines speziellen Schutzes bedürfen. Die Kommentare zu den einzelnen Arten sind ausführlich und erstrecken sich je etwa über anderthalb Druckseiten. Besonders willkommen sind die Angaben über Brutpaarzahlen, exakt belegte Zahlen über Rückgänge und genaue Verbreitungsangaben, oft mit Verbreitungskarten. Eine ausführliche englische Zusammenfassung erläutert das Vorgehen bei der Auswahl der Arten und die Kategorien-Begriffe. Manche andere Rote Listen, die nur darauf aus sind, möglichst viele Arten aufzuführen, könnten sich ein Beispiel an dieser sorgfältig durchdachten und tiergeographisch ehrlich begründeten Zusammenstellung nehmen.

R. Winkler