

## Wie nutzen Tiere ihr Habitat? — Ergebnisse der Verhaltensforschung als Ausgangspunkt für Naturschutzmassnahmen

Barbara Taborsky

**How do animals use their habitat? — Behavioural studies at the basis of conservation biology.** — Studies of the behavioural ecology of habitat selection render important information for the conservation of species. Four general conclusions can be drawn from these studies. (1) Mechanisms of habitat choice may strongly influence the distribution of a species. (2) The habitat quality, which can be obtained at best, is limited by an animal's social and demographic status and by ecomorphological constraints. (3) Habitat evaluations on a superficial level may result in misleading conclusions. This is illustrated with studies of Brown Kiwis and Red-cockaded Woodpeckers. (4) A detailed knowledge of distribution and use of different habitats may be essential for constructive conservation.

Key words: conservation, behaviour, habitat selection, habitat use, habitat evaluation.

Barbara Taborsky, Konrad Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung, Savoyenstrasse 1a, A—1160 Wien, Österreich

Die Frage, wie Tiere ihr Habitat nutzen, beschäftigt Verhaltensforscher und Experten im Naturschutz in gleichem Masse. Sie verfolgen hierbei jedoch unterschiedliche Ziele. Die Ethologen suchen nach prinzipiellen Mechanismen und Funktionen der Habitatnutzung. Naturschützer trachten hingegen in erster Linie danach, den von gefährdeten Arten unbedingt benötigten Lebensraum zu erfassen. Die vorliegende Arbeit soll jedoch anhand einiger Beispiele zeigen, dass ethologische Grundlagenstudien für die Entwicklung von Schutzkonzepten sehr wichtig sein können.

Vorab eine Klärung der wichtigsten Begriffe: Das «Habitat» ist nach Odum & Reicholf (1980) gleichbedeutend mit der *Adresse* einer Art, im Gegensatz zur «ökologischen Nische», die als *Beruf* einer Art verstanden wird. Nach dieser Definition beschreibt das Habitat also, *wo* man erwarten kann, eine Art zu finden (und zwar unabhängig davon, ob sie zum gegenwärtigen Zeitpunkt anwesend ist oder nicht). Als «Habitattyp» bezeichne ich einen relativ gleichförmigen Bestandteil eines Habitats, der nach seinen auffälligsten Strukturmerkmalen benannt wird, so z.B. Kiefernwald, Sanddünen etc. Die Begriffe «Habitatwahl» und «Habitatnutzung» werden häufig miteinander verwechselt.

«Habitatwahl» bezeichnet einen aktiven Wahlvorgang zwischen mindestens zwei frei wählbaren Alternativen und kann deshalb eigentlich nur in Experimenten unter Ausschluss möglicher Konkurrenten und anderer Beschränkungen getestet werden. Dagegen ist die «Habitatnutzung» das Resultat aus einem Wahlvorgang *und* begrenzenden Randbedingungen, wie z.B. Konkurrenz. Sie sollte in der unmanipulierten Umwelt einer Population untersucht werden.

### 1. Mechanismen der Habitatwahl

Wie gelangen Tiere zur Entscheidung, wenn mehrere Habitate zur Wahl stehen? Diese Frage kann nach zwei Kriterien untersucht werden: (1) Wahlkriterien, d.h. Art der berücksichtigten Wahlkriterien. (2) Ursprung von Präferenzen (angeboren oder erworben).

#### 1.1. Wahlkriterien

Es gibt direkte und indirekte Qualitätsmasse. Experimente von Stamps (1994) an juvenilen Anolis-Echsen (*Anolis aeneus*) zeigten zum Beispiel, dass im Laufe eines Wahlprozesses

verschiedene direkte und indirekte Kriterien beteiligt sein können. Juvenile *Anolis* verteidigen Territorien in anderen Habitaten als Subadulte und Adulte. Juveniltterritorien liegen immer auf Waldlichtungen, müssen ein Geflecht aus geeigneten Zweigen als Sitzwarten enthalten, mittags beschattet sein und eine genügend hohe Beutedichte aufweisen.

Juvenile *Anolis* verhielten sich positiv phototaktisch, d.h. sie beurteilen den Faktor «Licht» direkt. Ebenso wurde das Zweiggeflecht durch Benutzung direkt untersucht. Dagegen ist die sofortige Einschätzung einer unbekannten Fläche bezüglich der Beschattung zur Mittagszeit und der Beuteverfügbarkeit nicht ohne weiteres möglich. Für diese Faktoren verwendeten die Echsen anscheinend ein indirektes Kriterium. Stamps errichtete auf noch unbesiedelten Lichtungen je zwei Gehege in der Grösse von durchschnittlichen Territorien, besetzte aber nur eines davon mit einem *Anolis*. Neuankömmlinge hatten die Wahl, ihr Territorium angrenzend an ein besetztes oder an ein unbesiedeltes Gebiet zu errichten. In allen Fällen siedelten sie direkt neben dem besetzten Gehege. Hier dienen also die eigenen Artgenossen zur Einschätzung der Habitatqualität.

### 1.2. Ursprung von Präferenzen

Der Einfluss von Jugenderfahrung auf spätere Habitatwahl wurde experimentell zum Beispiel bei Hänflingen (*Acanthis cannabina*; Glück 1984) und Tannenmeisen (*Parus ater*; Grünberger & Leisler 1993) getestet. Hierzu wurden Nestlinge in bestimmten Strukturen von Hand aufgezogen, die verschiedene Habitate simulieren sollten. Später wurden diese Tiere in einem Wahlversuch auf ihre Präferenzen für Testhabitate untersucht.

Die Hänflinge wurden im Nestlingsstadium aus zwei verschiedenen Habitaten (Laub- und Nadelwald) entnommen und anschliessend, unabhängig von ihrer Herkunft, entweder in einem Laub-, Nadel- oder Plastikstangen«habitat» aufgezogen. Hänflinge, die in einer der beiden natürlich vorkommenden Umgebungen aufwuchsen, bevorzugten diese im Wahlversuch auch dann, wenn sie nicht mit ihrem Her-

kunftshabitat übereinstimmten. Dagegen zeigten Hänflinge, die im naturfernen Plastikstangen«habitat» aufwuchsen, später eine ähnlich starke Präferenz für ihr Aufzuchtshabitat wie für ihr Herkunftshabitat. Damit liegt die Interpretation nahe, dass genetische Prädetermination und Jugenderfahrung bei der Habitatwahl adulter Hänflinge ineinandergreifen.

Die Tannenmeisen wurden in vier verschiedenen Umgebungen aufgezogen: in solchen mit Nadelbaumzweigen, die dem natürlichen Habitat dieser Art entsprechen, ferner in solchen mit Laubzweigen und in zwei verschiedenen stark strukturierten Umgebungen ohne Vegetation. Tannenmeisen aus vegetationsfreien Aufzuchtskäfigen bevorzugten später Nadelzweige, wenn sie *nur* zwischen diesen und Laubzweigen wählen konnten. Es war also eine angeborene Präferenz für ihr natürliches Habitat vorhanden. Jedoch bevorzugten alle vier Gruppen ihr eigenes Aufzuchtshabitat gegenüber jedem der anderen Habitattypen. Dies zeigt, dass die angeborene Präferenz durch einen Lernvorgang in der frühen Jugendentwicklung überdeckt wurde.

## 2. Funktionen der Habitatnutzung

Funktionelle Fragen untersuchen den adaptiven Wert einer gegebenen Habitatnutzung. Ideal wäre es natürlich, die Auswirkungen der Habitatnutzung direkt auf die Fitness der betreffenden Tiere zu messen. Dies ist jedoch oft aufwendig und vielfach auch undurchführbar und wird deshalb in der Regel durch die Messung von Fitnessäquivalenten ersetzt. Richner (1989) konnte an Rabenkrähen *Corvus c. corone* allerdings die Auswirkungen der Variation im Jugendwachstum auf die Fitness messen. Das Jugendwachstum wiederum unterschied sich gravierend zwischen Krähen, die in einem Agrarhabitat und solchen, die in einem Stadthabitat aufwuchsen. Ein geringeres Grössenwachstum in der Stadt führte zu geringerer endgültiger Körpergrösse. Die Territorienbesetzung erfolgte entsprechend dem Dominanzstatus der Krähen, welcher wiederum von der Körpergrösse abhing. Um ein Territorium besetzen und brüten zu können, mussten die

Krähen eine bestimmte Mindestgrösse erreichen. Diese Mindestgrösse wurde im Agrarhabitat von 76 % der Vögel erreicht, in der Stadt jedoch nur von 21 %. Auch die Zahl flügger Junger unterschied sich zwischen beiden Habitaten. Die elterliche Fitness war im Agrarhabitat fünfmal so hoch wie im Stadthabitat, d.h. es gab eindeutig ein besseres und ein schlechteres Habitat.

Theoretisch ist zu erwarten, dass Habitate unterschiedlicher Qualität so besiedelt werden, dass die Fitness der Individuen maximiert wird. Da dies wiederum von der Entscheidung und Dichte anderer Individuen abhängt, sollte sich eine ideal-freie Verteilung der beteiligten Tiere einstellen (Fretwell & Lucas 1969). Nach dieser Vorstellung sollten sich konkurrierende Individuen proportional zum Ressourcenangebot ansiedeln, und zwar unter Berücksichtigung der Konkurrenz, so dass sich für alle Individuen der gleiche Fortpflanzungserfolg einstellt. Dieses Grundmodell wurde durch eine Reihe von Modifizierungen ergänzt, wobei unter anderem auch Unterschiede im Reproduktionserfolg thematisiert wurden.

Die Ökomorphologie beschäftigt sich mit den Bedingungen, die die Habitatnutzung begrenzen. Man geht davon aus, dass sich die Fortbewegungsweise einer Art direkt in ihrer Morphologie widerspiegelt und dass diese wiederum die Habitatnutzung beschränkt. So können schilfbewohnende europäische Singvögel schräge oder gar vertikale Sitzwarten durch Grätschen der Beine nutzen. Je mehr eine Art die Beine grätschen kann, desto steilere Sitzwarten kann sie benützen und desto besser kann sie in reinen Schilfbeständen leben. Wie weit aber diese Grätschung möglich ist, korreliert eng mit der Beckenstruktur einer Art und lässt sich mit Hilfe einer Regression gut voraussagen (Leisler & Winkler 1994). Dies ist ein Beispiel dafür, dass morphologische Randbedingungen direkt auf die Habitatnutzung wirken.

### 3. Konsequenzen für den Naturschutz

Zwei für den Naturschutz relevante Ziele lassen sich von diesen verhaltensökologischen Habitatstudien ableiten:

(1) Die Suche nach Mechanismen, die eine optimale Habitatnutzung limitieren könnten. Wenn eine Art angeborene Kriterien zur Beurteilung der Habitatqualität benutzt oder sie in frühester Jugend erlernt, können diese Kriterien nicht auf kurzfristig geänderte Bedingungen eingestellt werden, und damit kann die Art auch nicht auf eine kurzfristige Verschlechterung des Habitat reagieren.

(2) Die Suche nach Kriterien zur Evaluierung von Habitaten. Hier kann eine ausschliessliche Erhebung von Individuendichten ein verzerrtes oder gar vollkommen falsches Bild liefern. Zum Beispiel können Dominanzhierarchien zur Besiedelung qualitativ schlechterer Habitate führen. In diesem Fall wären also Reproduktionsraten ein wesentlich verlässlicheres Mass als Populationsdichten. Auch das Wissen über die morphologische Passung einer Art an ein bestimmtes Habitat kann vonnöten sein, um abschätzen zu können, wie sich der Verlust eines Habitats auswirken könnte. Je mehr Informationen also über die Einflüsse des Sozialsystems auf die Verteilung von Individuen und deren Fortpflanzungserfolg und über morphologische Randbedingungen vorhanden sind, desto besser und biologisch sinnvoller kann eine Evaluierung ausfallen.

### 4. Untersuchungsebenen

Der vielleicht wichtigste Beitrag der Verhaltensökologie zum Naturschutz entstammt der Suche nach sinnvollen Kriterien zur Habitat-evaluierung. Solche Studien können auf unterschiedlich detaillierten Ebenen durchgeführt werden. Die folgenden drei Ebenen möchte ich hier unterscheiden: (I) Populationsdichte, (II) Sozialstruktur und Demographie und (III) zeitlich-räumliche Nutzung. Ich möchte am Beispiel von zwei bedrohten Tierarten aufzeigen, dass man auf verschiedenen Ebenen zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen kommen kann.



Abb. 1. Brauner Kiwi in einem Kiefernwald. — *Brown Kiwi in a pine forest.*

Man muss hier im Einzelfall entscheiden, welche Informationsebene die sinnvollsten Kriterien liefert.

#### 4.1. Habitatnutzung des Braunen Kiwis

Der Braune Kiwi (*Apteryx australis*) ist ein nachtaktiver, flugunfähiger und endemisch in Neuseeland lebender Vogel (Abb. 1). Er ist in Urwäldern und in einer Reihe anderer, sehr diverser Habitate anzutreffen. Unter anderem kann er sehr gut in Monokulturen aus eingeführten amerikanischen Kiefern existieren, auch wenn diese wirtschaftlich intensiv genutzt werden.

**Populationsdichte.** Pro 100 ha Fläche lebten in einem Urwald ein Kiwi, in einem Sekundärwald 19 Kiwis, in einem Wald aus amerikanischen Kiefern 17 Kiwis und in einem Grashabitat 41 Kiwis. Betrachtet man also aus-

schließlich die Dichten in verschiedenen Lebensräumen, so kommt man zu dem Schluss, dass Grasland das beste Habitat für Kiwis darstellt, gefolgt von den ungefähr gleichwertigen Kiefern- und Sekundärwäldern, und dass Urwald das schlechteste Habitat ist.

**Sozialstruktur und Demographie.** Kiwis sind monogam und in der Regel territorial. Im folgenden werden Ergebnisse aus einer Studie in einem Wald aus amerikanischen Kiefern dargestellt. In diesem Wald war das Geschlechterverhältnis zugunsten der ♂ verschoben (Taborsky & Taborsky 1991). Bei dem strikt monogamen Paarungssystem dieser Population war somit etwa ein Drittel der ♂ unverpaart. Für eine fundierte Bewertung eines Habitats sollte man die Zahl der reproduktiven Tiere kennen. Im genannten Beispiel ergibt also die Berücksichtigung von Information über Paarungssystem und Geschlechterverhältnis einen

**Abb. 2.** Zwei der im Kiwi-Untersuchungsgebiet vorkommenden Habitattypen: Kiefernkulturen (gemieden) und Wegrandvegetation (bevorzugt). — *Two of the habitat types available in the kiwi study area: pines (avoided) and road margins (preferred).*



wesentlich besseren Schätzwert als die reine Erhebung der Individuendichte.

*Zeitlich-räumliche Nutzung.* Innerhalb des Kiefernwaldes gab es neben bewirtschafteten, plantagen-ähnlichen Kiefernflächen auch kleinere Flächen mit anderen Habitattypen (Abb. 2). Das Habitat wurde innerhalb der Territorien zu verschiedenen Tageszeiten unterschiedlich genutzt (Taborsky & Taborsky, im Druck). Nachts, wenn die Kiwis auf Nahrungssuche waren, bewegten sie sich bevorzugt in Urwald-Resthabitaten und entlang von Weg-

rändern. Tagsüber ruhten sie dagegen häufiger als erwartet in Sümpfen und wiederum in der Wegrandvegetation. Kiefern, die den weitaus grössten Flächenanteil aller Territorien ausmachten, wurden seltener als erwartet genutzt. Hieraus lässt sich folgern, dass die Habitatqualität eines Territoriums in diesem Kiefernwald von der Verfügbarkeit bevorzugter, aber seltener Habitattypen bestimmt wird.



**Abb. 3.** Kokardenspecht (Aufnahme: H. Winkler). — Red-cockaded Woodpecker.

#### 4.2. Habitatnutzung des Kokardenspechts

Der Kokardenspecht (*Picoides borealis*) besiedelt ausschliesslich Kiefernwälder im SE Amerikas (Abb. 3, 4). Diese Wälder sind stark an das Auftreten natürlichen Feuers angepasst. Waldbrände vernichten den Hartholz-Unterschwamm (hauptsächlich Eichen), lassen die Kiefern aber unversehrt. An dieses Ökosystem hat sich wiederum der Kokardenspecht in mehrfacher Weise angepasst, allem voran bei der Wahl eines Platzes für seine Höhlen. Kokardenspechte schlagen ihre Höhlen in *lebende*

Bäume, wo sie gut vor Feuer geschützt sind. Tote Bäume sind aufgrund der häufigen Brände ohnehin kaum verfügbar. Auch unser heimischer Buntspecht baut gelegentlich Höhlen in lebenden Weichholz-Stämmen. Da jedoch der Kokardenspecht im Vergleich zum Buntspecht kein typischer Hackspecht ist und damit seine Hackfähigkeit wesentlich geringer ist, bedeutet es für ihn einen enormen Aufwand, das Eingangsloch durch das lebende Saffholz zu schlagen. Der Bau solcher Höhlen kann zehn Monate oder länger dauern. Nur sehr alte Kiefern (möglichst >100 Jahre) sind dick genug, dass



**Abb. 4.** Typisches unterwuchsfreies Kiefernhabitat des Kokardenspechts (Aufnahme: H. Winkler). — *Typical pine habitat of the Red-cockaded Woodpecker without undergrowth.*

die Spechte ihre Höhlen ausschliesslich im Kernholz anlegen können. Ausserdem ist bei diesen alten Bäumen das Kernholz häufig durch Pilzbefall etwas aufgeweicht, was den Höhlenbau erleichtert.

**Populationsdichte.** Die Verbreitung des Kokardenspechts ist eng an das Auftreten bestimmter, feuerresistenter Kiefernarten gekoppelt. Die Wälder müssen frei von Unterwuchs sein. Erreicht das Unterholz eine Höhe von 6–10 m, weil sich für längere Zeit kein Brand ausgebreitet hat, so verlassen die Kokardenspechte diesen Wald. Innerhalb der vom Kokardenspecht besiedelten Wälder ist die Populationsdichte von der Nahrungsverfügbarkeit abhängig. Es gibt jedoch keine eindeutige Beziehung zwischen irgendeiner Habitatvariablen und der Tatsache, ob innerhalb der besiedelbaren Flächen Spechte überhaupt vorkommen oder nicht. Viele scheinbar geeignete Flächen

sind nicht besiedelt. Eine Dichteerhebung zeigt also eine enge Bindung der Kokardenspechte an unterholzfreie Kiefernwälder, liefert aber keine Erklärung für ihr Fehlen in vielen scheinbar geeigneten Gebieten.

**Sozialstruktur und Demographie.** Kokardenspechte haben ein komplexes Sozialsystem: Sie leben gemeinschaftlich in Familiengruppen. Nach dem Ausfliegen bleiben junge ♂ oft im Territorium ihrer Eltern und werden Brutpflegehelfer. Ein Elternpaar kann bis zu drei Helfer haben. Solche Sozialsysteme sind sehr oft die Konsequenz einer gesättigten Umwelt. Kokardenspechte können nur dann Brutvögel werden, wenn ein bereits etablierter Brutvogel in einer Gruppe ausfällt und sie dessen Platz übernehmen können. Neue Gruppen in noch unbesiedelten Flächen entstehen so gut wie nie, obwohl in vielen Fällen gutes Habitat mit geeigneten Nistbäumen in erreichbarer Nähe vor-

handen wäre. Dies lässt auch hier eine Umweltsaturierung vermuten. Nachdem diese offenbar nicht durch einen Mangel an geeignetem Habitat verursacht wird, nahm Walters (1991) an, dass die Zahl der vorhandenen Bruthöhlen der limitierende Faktor in diesem System ist. Er legte selber Höhlen in unbesiedeltem Gebiet an und konnte damit die Bildung neuer Brutgruppen bewirken. Die Untersuchung des Sozialsystems und der Brutbiologie zeigte also, dass das Höhlenangebot die Verbreitung der Kokardenspechte entscheidend limitiert, obwohl diese Art ihre eigenen Höhlen baut.

*Zeitlich-räumliche Nutzung.* Untersucht man die Habitatnutzung der Kokardenspechte bei verschiedenen Aktivitäten, findet man die bereits beschriebene hohe Spezialisierung auf Kiefernwälder bei der Nistplatzwahl. Dagegen scheinen die Spechte bei der Nahrungssuche nicht so hoch spezialisiert zu sein: Obwohl sie hauptsächlich in den Kiefernwäldern Nahrung suchen, gehen sie auch auf Felder, um Regenwürmer zu fressen (Hooper & Lennartz 1991). In diesem Fall liefert die dritte Untersuchungsebene eine Zusatzinformation zur zweiten, ändert aber nichts an den Schlussfolgerungen aus der zweiten Untersuchungsebene.

## 5. Problemdiagnose

Mit Hilfe der Ergebnisse solcher Untersuchungen lassen sich Kernprobleme für gefährdete Arten herausarbeiten. Nach Einschätzung des ICBP (1992) ist Habitatzerstörung das hauptsächliche Problem von 63 % der bedrohten Vogelarten. Während der Kokardenspecht ein typisches Beispiel dafür ist, gibt es jedoch auch Arten wie den Kiwi, wo Habitatzerstörung zwar die Dezimierung einer Art vielleicht begünstigt hat, bei denen die Kernprobleme aber auf anderen Gebieten zu suchen sind (Tabor-sky 1988).

### 5.1. Kiwi

Vor der Besiedlung durch den Menschen war Neuseeland zu 80 % von Urwald bedeckt. Durch die radikalen Rodungen ging er auf

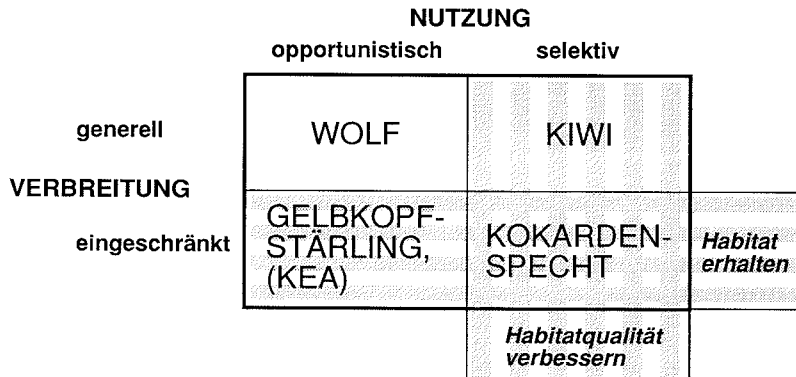
20 % zurück, und die Kiwis wurden stark dezimiert. Heute sind Rodungen jedoch kein zentrales Problem mehr für Kiwis. Die Restbestände der vormals extrem dichten und weit verbreiteten Kiwipopulationen bewohnen die unterschiedlichsten Habitate. Kiwis sind daher als Habitatgeneralisten zu sehen, aber dennoch in ganz Neuseeland stark bedroht. Der Grund dafür wurde uns schmerzlich vor Augen geführt, als 1987 unsere Studienpopulation von einem einzigen Hund binnen 2–3 Monaten von 900–1000 Vögeln auf die Hälfte reduziert wurde. Bevor dieser Hund erlegt werden konnte, lebte er über Monate im Wald und tötete täglich mehrere Kiwis, ernährte sich aber von anderer Beute (Taborsky 1988). Nach der Verbreitung dieses dramatischen Ereignisses in den neuseeländischen Medien tauchten aus dem ganzen Land Meldungen auf, die zeigten, dass dies kein Einzelfall war. Offenbar besteht ein hoher Raubdruck auf Kiwis in ganz Neuseeland, vor allem durch Hunde, aber für junge Kiwis auch durch Katzen, Marderartige und verwilderte Hausschweine.

Für den Schutz von Kiwis sollte deshalb die Bekämpfung der eingeschleppten Raubsäuger die oberste Priorität haben. Erst an zweiter Stelle stehen Massnahmen zur Erhaltung und zur Verbesserung der Habitatqualität. Hierbei sollten Flächen mit hoher Habitatqualität innerhalb von suboptimalen Gebieten (wie z.B. Kiefernwäldern) erhalten werden. Zum anderen wäre es wichtig, grössere, noch geschlossene Waldflächen als Refugien vor Raubfeinden zu erhalten. Die zunehmende Habitatfragmentierung schafft nämlich für die meisten eingeführten Räuber ideale Bedingungen zur Besiedelung neuer Areale und damit zu ihrer weiteren Ausbreitung.

### 5.2. Kokardenspecht

Der Kokardenspecht als extremer Habitatspezialist wird in erster Linie von der Zerstörung geeigneter Habitate bedroht, die vor allem durch folgende Ursachen voranschreitet: (a) durch selektives Fällen alter Bäume, die als Nistbäume wichtig sind, und (b) durch die Verhütung natürlicher Waldbrände, was die für den Kokardenspecht geeigneten Kiefernflä-





**Abb. 5.** Eine Gegenüberstellung der Endpunkte zweier Gradienten, die die Verbreitung von Arten über Habitate und die Habitatnutzung bewerten. In jedes Feld wurde eine Art als Beispiel eingetragen. Aus dem Schema ergeben sich generelle Schlussfolgerungen für Massnahmen zum Habitatschutz. — *Opposite extremes of two gradients which characterize the distributions of species among habitats, and habitat use. Species are given as examples. Habitat management is suggested to respond to the patterns shown in the diagram.*

chen zurückdrängt. Als Massnahmen zum Schutz des Kokardenspechts sollte die geforderte Habitatqualität innerhalb geeigneter Kiefernwälder (a) durch die Erhaltung natürlicher oder die Schaffung künstlicher Nistbäume und (b) durch Entfernen des Unterwuchses (mechanisch oder durch Feuermanagement) gesichert werden.

### 5.3. Genereller Diagnoseansatz

Abb. 5 stellt in Form zweier Gegensatzpaare einen generellen Ansatz für die Problemdiagnose vor. Das erste Paar unterscheidet eine *generelle* von einer *eingeschränkten* Verbreitung von Populationen über Habitate. Das zweite Paar unterscheidet eine *opportunistische* von einer *selektiven* Nutzung von Habitaten auf individueller Ebene. Opportunistisch bedeutet hierbei, dass das Habitat entsprechend dem Angebot genutzt wird, während eine selektive Nutzung vom auf zufälliger Nutzung basierenden Erwartungswert abweicht. Diese Begriffspaare beziehen sich ausschliesslich auf die räumliche, nicht auf die zeitliche Ebene. Die Inhalte der vier Felder sind die Extrempunkte zweier Gradienten und damit die Folge einer starken Vereinfachung.

Kiwis bewohnen zwar eine Reihe von Habi-

taten, nutzen diese aber selektiv (generell und selektiv). Gelbkopfstärklinge (*Xanthocephalus xanthocephalus*) besiedeln ausschliesslich Sümpfe und sind damit Habitatspezialisten. Die Position ihrer Territorien innerhalb der Sümpfe ist aber unabhängig vom Ressourcenangebot (Orians & Wittenberger 1991; eingeschränkt und opportunistisch). In das gleiche Feld gehören Keas (*Nestor notabilis*), deren Verbreitung auf montane Höhenlagen beschränkt ist, die aber dort sämtliche vorkommenden Habitattypen nutzen. Der Kokardenspecht ist sowohl spezialisiert auf bestimmte Kiefernwälder als auch in der Nutzung dieser Wälder selektiv (eingeschränkt und selektiv). Für Arten, die eine eingeschränkte Verbreitung haben, müssen vor allem diese wenigen Flächen erhalten werden. Dagegen ist die Verbesserung der Habitatqualität für diejenigen Arten wichtig, die ihr Habitat selektiv nutzen. Zum linken oberen Feld gehören Arten, die nicht durch Habitatmanipulation bedroht sind, zum Beispiel viele bedrohte Grosspredatoren (hier vertreten durch den Wolf), die früher eine sehr weite Verbreitung hatten und in ihrem Verbreitungsgebiet nahezu sämtliche Habitate opportunistisch nutzen können. Bei der Suche nach Ursachen für die Gefährdung dieser Arten braucht man nicht in erster Linie an Habitatzer-

störung zu denken. Die meisten dieser bedrohten Predatoren sind Opfer einer zu starken Bejagung durch den Menschen. Habitatunabhängige Bedrohungen sind selbstverständlich auch für Arten möglich, die einem der drei anderen Felder zuzuordnen sind (z.B. Kiwi).

## Literatur

- FRETWELL, S. D. & H. C. LUCAS (1969): On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19: 16—36.
- GLÜCK, E. (1984): Habitat selection in birds and the role of early experience. *Z. Tierpsychol.* 66: 45—54.
- GRÜNBERGER, S. & B. LEISLER (1993): Die Ausbildung von Habitatpräferenzen bei der Tannenmeise (*Parus ater*): genetische Prädisposition und der Einfluss der Jugenderfahrung. *J. Orn.* 134: 355—358.
- HOOPER, R. G. & M. R. LENNARTZ (1991): Foraging behavior of the Red-Cockaded Woodpecker in South Carolina. *Auk* 98: 321—334.
- ICBP (1992): Putting biodiversity on the map: Priority areas for global conservation. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- LEISLER, B. & H. WINKLER (1994): Morphological aspects of habitat selection. *J. Orn.* 135: 482—483.
- ODUM, E. P. & J. REICHOLF (1980): Ökologie. 4. Aufl. München.
- ORIAN, G. H. & J. F. WITTENBERGER (1991): Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am. Nat.* 137, S. 29—49.
- RICHTER, H. (1989): Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus c. corone*). *J. Anim. Ecol.* 58: 427—440.
- STAMPS, J. A. (1994): Territorial behavior: Testing the assumptions. *Advances in the study of behavior* 23: 173—232.
- TABORSKY, B. & M. TABORSKY (1991): Social organization of North Island Brown Kiwi: Long-term pairs and three types of male spacing behaviour. *Ethology* 89 : 47—62. — (im Druck): Habitat use and selectivity by Brown Kiwi (*Apteryx australis mantelli*) in a patchy environment. *Auk*.
- Taborsky, M. (1988): Kiwis and dog predation: observations in Waitangi State Forest. *Notornis* 35, 197—202.
- WALTERS, R. J. (1991): Application of ecological principles to the management of endangered species: the case of the Red-cockaded Woodpecker. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 505—523.