

Bei Rehböcken ist bekannt, dass sie sich gegenüber Reviereindringlingen sehr aggressiv verhalten.



FOTO: J. GAUSS

Bis hierher – und nicht weiter!

Territorialität begegnet einem praktisch überall. Ob es der am Hoftor bellende Hund ist oder der Vogelgesang am Morgen. Selbst der allgegenwärtige Gartenzaun ist ein klares Territorialitätssymbol. Alles steht im Sinne der Sicherung eines eigenen Areals.

Grundsätzlich beschreibt Territorialität alle Verhaltensweisen, die der Abgrenzung und damit der Mono-

Von Konstantin Börner

polisierung von Ressourcen dienen. Eine zentrale Frage ist dabei: Warum entwickeln Tiere eine Territorialität? Der Aufwand zur Verteidigung eines

Reviers ist nämlich erheblich und kostet viel Energie.

Ein Rechenbeispiel zum Verständnis

Ein kleines Beispiel soll uns behilflich sein, das Konzept von Territorialität und der „ökonomisch lohnenden Verteidigung“ zu verstehen. Der Sichelnektarvogel ist eine in Kenia verbreitete

Art, die zumindest zeitweise territorial lebt. Forscher stellten sich die Frage, unter welchen Bedingungen es zur Territorialität der Tiere kommt. Dazu stellten sie eine Kosten-Nutzen-Rechnung an. Auf der Grundlage von metabolischen Untersuchungen wurden zunächst die Kosten für die einzelnen Verhaltensweisen ermittelt. Die Nektarsuche kostet den Vogel danach

1.000 Kalorien pro Stunde (cal/h), die Revierverteidigung 3.000 cal/h und das Ruhen auf dem Ast 400 cal/h. Kann der Vogel besonders nektarreiche Blüten für sich beanspruchen, spart er täglich 1,3 Stunden für die Futtersuche, was immerhin 780 cal entspricht. Dafür entstehen jedoch zusätzliche Kosten für die Revierverteidigung. Studien zeigen, dass der Vogel täglich zirka 20 Minuten mit der Verteidigung beschäftigt ist. Es entstehen ihm also Kosten in Höhe von 728 cal. Das bedeutet, dass es sich für

Wie intensiv Territorien verteidigt werden, hängt in hohem Maße davon ab, wie wertvoll die zu verteidigende Ressource ist.

den Vogel unter diesen Bedingungen lohnt, das Revier zu verteidigen, weil der energetische Gewinn größer ist als der Verlust. Während also bei sehr geringen Nektarmengen kein Territorialverhalten sichtbar war, stellte es sich ab einer gewissen Erneuerungsrate der Pflanzen ein. Interessant ist dabei, dass die Vögel bei sehr hoher Nektarverfügbarkeit ihr Revierverhalten wieder aufgaben, da es nicht lohnenswert ist, Energie in die Verteidigung einer schnell nachwachsenden Ressource, die in Übermaß zur Verfügung steht, zu investieren.

Heimliche Grenzgänger

Bei unseren heimischen Raubsäugetern finden wir ebenfalls klassische Arten, die normalerweise territorial leben. Füchse zum Beispiel grenzen ihr Revier unter anderem durch Losung und Urin gegen ihre Nachbarn ab. Dabei markieren die Inhaber eines Territoriums mehrere Dutzend Mal in einer Nacht, wobei sich beide Geschlechter an dieser Aufgabe beteiligen. Bei eigenen Untersuchungen mit besenderten Füchsen, deren Territoriumsgrenzen mir bekannt waren, konnte ich regelmäßig beobachten, dass die Stücke auch die Grenzen zu den Nachbarn übertraten. Durch das Auslegen von Ködern konnte ich provozieren, dass sie ihr eigenes Gebiet verließen und sich sozusagen beim

Nachbarn bedienten. Was ich im fremden Revier jedoch niemals beobachten konnte, war das im eigenen Revier übliche Markierverhalten.

Verstärkte Patrouille

Der bekannte Fuchsforscher David Macdonald ging bei seinen Studien noch einen Schritt weiter. Er versetzte bestimmte Markierungspunkte der Füchse in das Revier des Nachbarn. Dabei grub er zum Beispiel kleinere Hügel, die mit Vorliebe genutzt wurden, aus und platzierte sie jenseits der Reviergrenze. Kamen die Füchse im fremden Revier nun daran vorbei, markierten sie ihren eigenen „Grenzstein“ nicht, obwohl sie ihn erkannten. Wurde dieser wieder zurückverlegt, bezogen die Füchse ihn bei ihren Markierungen wieder mit ein. Auch das Platzieren fremden Fuchsurins kann eine deutliche Reaktion der Territoriums inhaber auslösen. Die Füchse patrouillieren dann vermehrt in den Bereichen, wo der fremde Urin festgestellt wurde. Ein Aufeinandertreffen kann zuweilen heftig ablaufen. Bei Füchsen sterben nach einer britischen Untersuchung etwa sieben Prozent aller Stücke bei derartigen Kämpfen. Den weitaus überwiegenden Teil der getöteten Füchse bilden „Floater“, also revierlose Füchse. In einer japanischen Untersuchung



Mal Freund, mal Feind

Der Buchfink und die Kohlmeise kommen bei uns in den gleichen Lebensräumen vor, ohne dass es zu einer Konkurrenzsituation kommt. Vergleichbar ist dies mit der Situation an der Westküste Schottlands. Auch dort leben die beiden Vogelarten nebeneinander, ohne dass es zu Konkurrenz kommt. Ganz anders verhält es sich jedoch auf der nur wenige Kilometer vom schottischen Festland entfernten Hebrideninsel Eigg. Dort experimentierte man mit Playback-Versuchen, indem man den Arten den Reviergesang der jeweils anderen Art vorspielte. Im Gegensatz zum Festland reagierten die Vögel auf den andersartigen vermeintlichen Eindringling, als wäre es ein Artgenosse. Die Reviere wurden also auch gegen die andere Art aggressiv verteidigt. Die Forscher vermuten, dass die Nischenüberschneidung auf der kargen Insel so groß ist, dass es sich lohnt, das Revier auch gegen die andere Art zu verteidigen.

Füchse grenzen ihr Revier durch Losung und Urin gegen ihre Nachbarn ab. Dabei markieren die Inhaber eines Territoriums mehrere Dutzend Mal in einer Nacht, wobei sich beide Geschlechter an dieser Aufgabe beteiligen.



FOTOS: ADOBE STOCK, ANDRIK, M. BREUER



FOTO: NATUREFOTO HOFMANN

Territorium versus Streifgebiet

Wenn ein Revier gegen Eindringlinge verteidigt wird, spricht man in der Biologie von einem Territorium. Es stellt sicher, dass wichtige Ressourcen durch den Besitzer monopolisiert werden. Dabei geht es oft um die Sicherung von Nahrung, manchmal wird aber auch der Zugang zu einem Fortpflanzungspartner auf diese Weise gesichert. Im Gegensatz dazu ist ein Streifgebiet ein umschriebenes Gebiet, das durch andere Artgenossen mitgenutzt wird. Es besteht also im Unterschied zum Territorium keine Exklusivität.

stellte man fest, wie es bei punktuell vermehrt vorhandener Nahrung zu verändertem Raumnutzungsverhalten von Füchsen kam. Die Nahrungskonzentration bestand aus Lachsen, die nach dem Laichen in großen Mengen angespült wurden. Die Studie wies nach, dass die Füchse aus Entfernungen von bis zu acht Kilometern an die Flüsse kamen, um dort die verendeten Lachse zu fressen. Für Füchse aus größeren Entfernungen wäre der Aufwand zu groß, sie würden dadurch mehr Energie verlieren, als sie gewinnen. Die Wanderungen der Füchse führten zudem zu erheblichen Überschneidungen der Fuchsreviere, die sonst nicht vorkamen. Füchse geben aber nicht nur unter diesen Bedingungen ihre Territorialität auf. So gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Lebensraum und dem Territorialverhalten. Denn sind die Lebensräume so

ausgeräumt, dass nur wenig Nahrung zu finden ist, müssen entsprechend große Flächen nach Beute abgesucht werden. Diese riesigen Streifgebiete können aus ökonomischen Gründen aber nicht mehr verteidigt werden, weil der Aufwand dafür viel zu groß wäre.

Hoher Einsatz, aggressive Nachbarn

Wie intensiv Territorien verteidigt werden, hängt in hohem Maße davon ab, wie wertvoll die zu verteidigende Ressource ist. Das Waldbrettspiel, ein bei uns häufiger Tagfalter, lebt überwiegend im Wald. An kleinen Sonnenplätzen warten die Männchen auf vorbeikommende Weibchen und verteidigen ihre Plätze gegen Geschlechtsgenossen. Die Kämpfe werden dabei aber nicht mit besonderer Härte geführt, weil diese Ressource häufig vorhanden ist.

Eindringlinge verlieren die Auseinandersetzungen übrigens immer gegen die „Revierinhaber“. Dieses Phänomen wird in der Biologie als arbiträre Konvention bezeichnet. Bei Versuchen an Blaumeisen ging man einen Schritt weiter und entfernte den Territoriums-inhaber aus dem Revier. War das Revier durch ein anderes Männchen neu besetzt, setzte man den alten Inhaber wieder zurück, woraufhin es zu erheblichen Kämpfen kam, die sonst mit dieser Vehemenz nicht zu beobachten waren. Umso später die alten Revierinhaber nach der Übernahme eingesetzt wurden, desto geringer waren die Chancen, es zurückzugewinnen.

„Lieber-Feind-Konvention“

Grundsätzlich werden unbekannte Eindringlinge am schärfsten verfolgt. Bei Rehböcken ist bekannt, dass sie sich gegenüber Reviereindringlingen sehr aggressiv verhalten. Dabei sind sie umso aggressiver, je stärker der nicht residente Eindringling ist. Dagegen werden schwache Jahrlinge nur selten angegriffen. Von ihnen geht offenbar keine große Gefahr aus, sodass sie eher im eigenen Revier geduldet werden. Ebenso selten werden Territoriums-nachbarn angegriffen. Dies folgt der „Lieber-Feind-Konvention“, wonach Kontrahenten, die einander kennen, weniger heftig aufeinander losgehen. Man kennt und akzeptiert den jeweils anderen und die Grenzen der Reviere.

Damhirsch – Herrscher im eigenen Reich

Wie wichtig ein eigenes Territorium für den Fortpflanzungserfolg ist, wird bei den Damhirschen deutlich. Von ihnen ist bekannt, dass sie auf dem Brunftplatz bestimmte Areale besetzen und verteidigen. Dabei sind Hirsche im Alter zwischen fünf und sieben Jahren die erfolgreichsten. Jüngeren oder älteren Hirschen gelingen nur gelegentlich Beschläge. Hirsche ohne „Territorium“ versuchen, sich Kopulationen zu erschleichen. Ihr Reproduktionserfolg ist jedoch um den Faktor 38 geringer als jener der territorialen Hirsche auf den Brunftplätzen. Die Grenzen der Brunftterritorien werden dabei jedoch auch regelmäßig verlassen. Denn nur 36 Prozent aller Beschläge werden im „eigenen Revier“ realisiert.

Zusammenhang zwischen Lebensraum und Territorialität beim Rotfuchs

Größe des Territoriums	Lebensraum	Territorialität
5.000 ha	arktische Regionen	nein
1.000 ha	Skandinavien	nein
250 ha	Offenlandschaften Mitteleuropas	ja
50 ha	Städte	ja