Ber. Vogelwarte Hiddensee H. 5 (1984) S. 86-94

Die „Revierbesetzungsquote" - ein Maß für die Beständigkeit der Dispersion einer Vogelpopulation

Klaus-Dieter Feige

Zusammenfassung

Zur Charakterisierung von Vogelpopulationen benötigt man Aussagen zur Beständigkeit der Dispersion in aufeinanderfolgenden Jahren.
Es werden Koeffizienten zu deren Quantifizierung anhand der „Revierbesetzungstreue" aufgezeigt.
Die Berechnungen und Interpretationen werden an einem fiktiven Beispiel sowie realen Erhebungen demonstriert.

The „Revierbesetzungsquote" - a unit for the stability of dispersion in a population of birds

Information regarding the frequency with which territories are re-occupied in consecutive years is required in order to characterize dispersion of bird populations.
This article presents coefficients that can be used to quantify this phenomenon.
The calculations and their interpretations are demonstrated by a fictitious example and data from actual surveys.

Ein Revier ist ein ortsfestes Raum-Zeit-System als reserviertes Teilgebiet eines Lebensraumes, der konkurrierendes Verhalten anderer Individuen der Art ausschließt (TEMBROCK, 1982). Es wird von einem Tier oder einer Mehrzahl artgleicher Tiere eingenommen und gegen andere Artgenossen behauptet und bietet dem Tier oder den Tieren den zur Entfaltung der Lebensäußerungen benötigten Raum (SCHWERDTFEGER, 1963).
Die spezifische Präferenz bestimmter Umweltverhältnisse läßt jedoch verschiedene Orte in unterschiedlichem Maße für die Individuen einer Art geeignet erscheinen. Das Präferenzverhalten einer Art führt dazu, daß es in Habitaten mit höherem Eignungsgrad auch zu größeren Individuenkonzentrationen der Art kommt.
Könnte man die mehrfaktorielle Präferenz direkt messen und die Bevorzugungsmaße als Höhenlinien über einem Untersuchungsgebiet abtragen, so würde sich ein „Gebirge" mit einer Reihe lokaler Minima und Maxima abzeichnen.
Ich gehe davon aus, daß es für die mehrfaktorielle Präferenz einen arttypischen Schwellenwert mit individueller Variation gibt, der überschritten sein muß, wenn ein Ort ein potentielles Revier darstellen soll.
Da die Bevorzugungsmaße (aufgrund der riesigen Menge von Umweltfaktoren und oft auch der Unkenntnis darüber, welche dieser Faktoren dominant sind) nicht direkt bestimmbar sind, bedient man sich der indirekten Messung über die unterschiedlichen Siedlungs- oder Revierdichten. Ein empirisches Verfahren findet man dazu bei FEIGE (1983), aber auch Methoden der Regressionsanalyse führen zu geeigneten Ergebnissen.
Bei manchen Vogelarten beobachtet man nun, daß bestimmte Lokalitäten über lange Zeiträume immer wieder, andere dagegen nur sporadisch besetzt werden. Weitere Arten zeigen dagegen von Jahr zu Jahr im selben Gebiet ständig wechselnde Reviere. Derartige Er-

scheinungen sind die Folge unterschiedlich steiler Präferenz-Maxima bzw. belegen die Existenz solcher Gipfel überhaupt. Darüber hinaus sind sie die Folge artspezifisch unterschiedlich ausgeprägter Ortstreue sowie unterschiedlicher Auslastung der gegebenen Umweltkapazität. Wahrscheinlich stehen sie auch mit der Menge dominierender Umweltfaktoren in Beziehung.

Unter „Revierbesetzungstreue“ möchte ich im Folgenden die Leistung einer Population einer Art verstehen, aus dem Angebot potentieller Reviere immer wieder dieselben (optimalen) auszuwählen. Das Merkmal 'Revierbesetzungstreue' beschreibt somit einen bestimmten Aspekt der zeitlichen Kontinuität der Populationsstruktur und faßt in diesem Sinne sowohl ökologische als auch verhaltensbiologische Erscheinungen zusammen. Es wird in diesem Beitrag lediglich auf jeweils von einem Paar besetztem Brutrevier bezogen, die Berechnungen lassen sich analog aber auch auf andere Reviertypen übertragen. Beringungsprogramme haben bei der Untersuchung des Phänomens der wiederholten Rückkehr zum Brutort (z. T. sogar ins vorjährige Brutrevier) gute oder hervorragende Ergebnisse gebracht. Bei vielen Arten ist die umfangreiche individuelle Markierung von Populationen z. Zt. praktisch noch unmöglich, so daß sich eine andere Vorgehensweise zur Bestimmung der Revierbesetzungstreue notwendig macht.

Ein. geeignetes Maß für das definierte Merkmal ist die „Revierbesetzungsquote“ Q(T, N). Sie gibt an, wie groß der Anteil der wiederholt besetzten Brutorte bezogen auf die Anzahl N der im Untersuchungszeitraum T bekannten potentiellen Brutorte ist.

Die Revierbesetzungsquote wird ebenfalls mittelbar, d. h. über die tatsächlich beobachteten Brutpaare, geschätzt. Q(T, N) läßt sich auch berechnen, wenn nicht alle Teilgebiete des Untersuchungsareals im gesamten Zeitraum T untersucht wurden:

$$Q(T,N) = \frac{\sum_{j=1}^{k} \sum_{i=1}^{t_j} n_{ij}}{\sum_{j=1}^{k} t_j n_{oj}} \qquad (1)$$

mit

j bzw k = Index bzw. Anzahl von Teiluntersuchungsflächen (Gebiete) mit jeweils gleichem Beobachtungszeitraum

i bzw. t = Index bzw. Anzahl der Beobachtungsjahre in j-ten Teilgebiet

n_{ij} = beobachtete Brutpaare im j-ten Teilgebiet im i-ten Jahr

n_{0j} = Anzahl der im j-ten Teilgebiet im Zeitraum T beobachteten verschiedenen Brutorte

Wurde nicht in allen Teilgebieten mit gleicher Anzahl von Jahren beobachtet, gibt man statt T bzw. N besser gemittelte Werte T' bzw. N' mit

$$T' = \frac{\sum_{j=1}^{k} t_j n_{oj}}{\sum_{j=1}^{k} n_{oj}} \quad \text{und} \quad N' = \frac{\sum_{j=1}^{k} t_j n_{oj}}{\sum_{j=1}^{k} t_j}$$

an, da so eine bessere Vergleichbarkeit der Q-Werte gegeben ist.

Q(T, N) nimmt den Wert 1 an, wenn in allen Beobachtungsjahren alle bekannten Brutorte besetzt sind, es strebt dagegen mit wachsendem T gegen Null, wenn die Brutpaare jährlich neue Reviere beziehen. Aus Q(T, N) = 1 folgt nicht notwendig, daß auch alle potentiellen Brutorte besetzt sein müssen.
Die Genauigkeit der Schätzung der tatsächlichen Revierbesetzungstreue einer Population mittels (1) sinkt mit wachsender Bestandsfluktuation.
Bezieht man in die Bestimmung der Q(T, N) jeweils immer nur zwei aufeinanderfolgende Jahre ein, kann man damit auch Tendenzen der Revierbesetzung charakterisieren.
Will man den Einfluß der Fluktuationsausprägungen ausschalten, muß man sich bei der Auswertung der Daten aus zwei Folgejahren lediglich auf die kleinere Brutpaarzahl beschränken. Diese Quasi-Durchschnittsbildung entspricht einer Normierung der Daten. Die so normierte Revierbesetzungsquote Q'(2, N) ergibt sich aus

$$Q'(2,N) = \frac{n_{min}}{n_d + 2(n_{min} - n_d)} \qquad (2)$$

mit n_d = Anzahl der in beiden Jahren besetzten Reviere und n_{min} = kleinere Zahl von Brutpaaren aus beiden Beobachtungsjahren.

Für T Beobachtungsjahre folgt dann im Sinne einer mittleren Revierbesetzungsquote:

$$Q'(T,N) = \frac{\sum_{l=1}^{T-1} n_{min,l}}{\sum_{l=1}^{T-1} \left(n_{dl} + 2(n_{min,l} - n_{dl})\right)} \qquad (2a)$$

wobei hier l der Index für das Jahrespaar 1 und (1 + 1) ist. Für Q'(T, N) berechnet man N gemittelt aus allen Beobachtungsjahren mit

$$N = \frac{\sum_{l=1}^{T-1} \left(n_{dl} + 2(n_{min,l} - n_{dl})\right)}{T-1}$$

Bei der Berücksichtigung verschieden lang untersuchter Teilgebiete verändert sich die Berechnung von Q'(T, N) analog der unkorrigierten Revierbesetzungsquote.
Q(T, N) kann in Abhängigkeit von T lediglich Werte zwischen T^{-1} und 1 annehmen.

Durch die Transformation

$$Q(N) = \frac{T \cdot Q(T,N) - 1}{T-1} \qquad (3)$$

erhält man Quoten, die unabhängig von der tatsächlichen Beobachtungsdauer normierte Skalen besitzen, und so Werte zwischen 0 und 1 annehmen. Diese sind allerdings nicht mehr

im oben genannten Sinne interpretierbar - doch besser vergleichbar.

Den gleichen Effekt erreicht man für Q'(T, N) durch

$$\mathbf{Q'(N) = 2\,Q'(T, N) - 1} \qquad (4)$$

und garantiert auch in diesem Fall Q'-Werte zwischen 0 und 1. Die verbale Interpretation der einzelnen Quoten erleichtert möglicherweise deren richtige Auswahl:

- Q(T, N) nach Formel (1) ist ein Schätzwert der Wahrscheinlichkeit, daß ein Brutort, bezogen auf ein festes Untersuchungsgebiet und einen bestimmten Untersuchungsraum besetzt ist.
- Q'(2, N) nach Formel (2) entspricht ebenfalls dem Schätzwert der Wahrscheinlichkeit, daß ein Brutort besetzt ist; hier jedoch auf zwei Jahre und die in *beiden* Jahren minimal vorhandene Populationsgröße bezogen. Fluktuationsbedingte ‚Überschüsse' in einem Beobachtungsjahr werden weggelassen.
- Q'(T, N) nach Formel (2a) ist ein über T Jahre *gemittelter* Schätzwert für die Wahrscheinlichkeit, daß ein Brutort besetzt ist, bezogen auf entsprechend Q'(2, N)-fluktuationsbereinigte Populationsgrößen.
- Q(N) nach Formel (3) ist ein transformierter Schätzwert, der Q(T, N) auf einen sehr (unendlich) großen Beobachtungszeitraum hochrechnet.
- Q'(N) nach Formel (4) ist ebenfalls ein transformierter Schätzwert, der Q'(T, N) auf einen sehr (unendlich) großen Beobachtungszeitraum hochrechnet und somit eine, Wahrscheinlichkeit dafür, daß in einer theoretisch nichtfluktuierenden Population in einem festen Untersuchungsgebiet ein Brutort besetzt ist.

Q(T, N) verwendet man zur Beschreibung einer bestimmten Beobachtungssituation,
Q'(2, N) zur Charakterisierung von Beobachtungsjahresserien,
Q'(T, N), als zusammenfassende Revierbesetzungsquote einer derartigen Serie.
Q (N) ist immer dann zu nutzen, wenn man die aktuellen Untersuchungsergebnisse mit anderen vergleichen möchte (so auch Q'(N), jedoch nur im Falle stark fluktuierender Populationen).

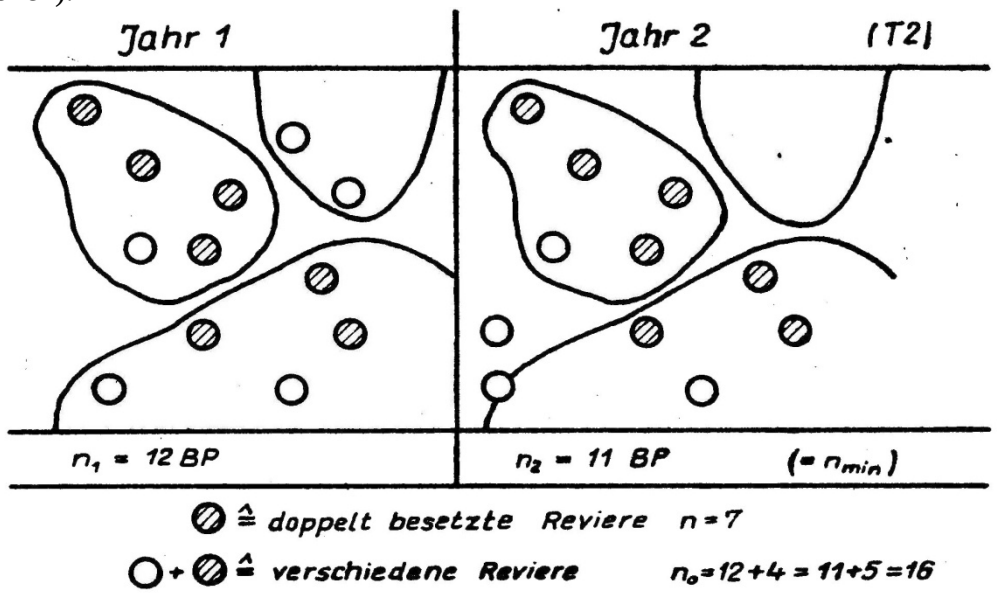

Abb. 1

Prinzip der Datenerhebung

$$Q\,(2, n_0) = Q\,(2{,}16) = \frac{11 + 12}{2 \cdot 16} = \frac{23}{32} = 0{,}72$$

$$Q'\,(2, n_0) = Q'\,(2{,}16) = \frac{11}{7 + 2\,(11 - 7)} = \frac{11}{15} = 0{,}73$$

$$Q\,(n_0) = Q\,(16) = \frac{2 \cdot Q\,(2{,}16) - 1}{2 - 1} = \frac{14}{32} = 0{,}44$$

$$Q'\,(n_0) = Q'\,(16) = 2 \cdot Q'\,(2{,}16) - 1 = \frac{7}{15} = 0{,}47$$

Abb. 1 veranschaulicht die Datenerhebung für T = 2.
Die Ergebniszeilen unter dem schematischen Karré entsprechen in der Reihenfolge von oben nach unten den Formeln (1) bis (4).

Tab. 1 demonstriert anhand fiktiver Beispiele eine Einordnung der einzelnen Quoten.

Tabelle 1
Fiktive Berechnungsbeispiele für Revierbesetzungsquoten

a) Jahr (i)	BP (n_i)	verschiedene Reviere (n_0)	doppelt besetzte Reviere (n)	Q (2, N)	Q (N)	Q′ (2, N)	Q′ (N)
1	100						
2	100	> 100	100	1,00	1,00	1,00	1,00
3	100	> 150	50	0,67	0,34	0,67	0,34
4	50	> 140	10	0,54	0,08	0,56	0,12
5	150	> 150	0	0,50	0,00	0,50	0,00
6	100	> 220	30	0,56	0,12	0,59	0,18
7	100	> 200	0	0,50	0,00	0,50	0,00
8	10	> 105	5	0,52	0,04	0,67	0,34
9	100	> 105	5	0,52	0,04	0,67	0,34
10	100	> 180	20	0,56	0,12	0,56	0,12
	910	500	gesamt:	Q (10, 500) = 0,18 Q (500) = 0,09		Q′ (10, 124) = 0,61 Q′ (124) = 0,22	

b) Jahr (i)	Teilgebiet (j)	BP (n_{ij})	verschiedene Reviere (n_{oj})	Beob.-zeit (t_j)	Q (T′, N′) Q (N′)	T′	N′
1	1	100	200	4	0,50 0,33	4	200
2	1	90					
3	1	110					
4	1	100					
1	2	20	150	3	0,44 0,16	3	150
2	2	150					
3	2	30					
1	3	10	95	2	0,53 0,06	2	95
2	3	90					
gesamt:	Q (T′, N′) = 0,49 Q′ (N′) = 0,26			T′ = 3,24	N′ = 160		

In Tab. 2 habe ich die Ergebnisse spezieller Erhebungen zusammengestellt.

Tabelle 2 Revierbesetzungsquoten realer Erhebungen

Art (Quelle)	Q (T, N)	T	N	Q′ (T, N)	N	Q (N)	Q′ (N)
Habicht — 1977–1979	0,81	2	88	0,82	85	0,62	0,65
Accipiter gentilis	0,85	2	87	0,92	79	0,69	0,85
(EHRING 1981)	0,72	3	108	0,87	82	0,58	0,74
Waldkauz — 1976–1980	0,62	2	12	0,67	9	0,25	0,33
Strix aluco	0,67	2	9	0,67	9	0,33	0,33
(SELLIN 1982)	0,70	2	10	0,75	8	0,40	0,50
	0,54	2	12	0,56	9	0,08	0,11
	0,40	5	17	0,66	8,75	0,25	0,31
Schwarzspecht — 1977–1978	0,81	2	34	0,84	31	0,62	0,68
Dryocopus martius	0,61	2	27	0,81	26	0,22	0,62
(MÖCKEL 1979)							
Weißstorch — 1933–1934	0,90	2	84	0,99	70	0,81	0,97
Ciconia ciconia							
(GRAUMANN, ZÖLLICK 1973)							
(PLATH 1972) 1970–1971	0,88	2	8	1,00	6	0,75	1,00
	0,93	2	69	0,98	61	0,86	0,97
(ZÖLLICK briefl. 1972–1983 Mecklenburg)	0,94	2	53	0,96	51	0,89	0,92
	0,92	2	58	0,96	53	0,84	0,92
	0,97	2	58	0,98	57	0,95	0,97
	0,94	2	62	0,95	60	0,87	0,90
	0,92	2	62	0,95	58	0,84	0,90
	0,92	2	59	0,93	58	0,85	0,86
	0,90	2	55	0,98	46	0,80	0,96
	0,94	2	48	0,94	48	0,87	0,87
	0,95	2	46	0,98	43	0,89	0,95
	0,92	2	44	0,95	41	0,84	0,90
	0,90	2	43	0,90	42	0,79	0,81
	0,67	12	73	0,95	50,6	0,64	0,91
1974–1983	0,89	2	66	0,91	64	0,79	0,81
	0,97	2	60	0,98	59	0,95	0,97
	0,94	2	59	1,00	52	0,88	1,00
	0,94	2	54	0,96	51	0,87	0,92
	0,99	2	49	1,00	48	0,98	1,00
	0,96	2	51	0,98	49	0,92	0,96
	0,88	2	56	0,89	55	0,77	0,78
	0,92	2	52	0,94	50	0,85	0,88

Art (Quelle)	Q (T, N)	T	N	Q′ (T, N)	N	Q (N)	Q′ (N)
	0,94	2	51	0,96	49	0,88	0,92
	0,69	10	76	0,96	53	0,65	0,91
Pirol – 1970–1974 Oriolus oriolus (MELDE, MELDE 1977)	0,51	5	20	–	–	0,39	–
(WULF, GRUBE 1981–1983	0,69	2	8	0,71	7	0,37	0,43
briefl. Süd-Mecklenburg)	0,81	2	8	0,86	7	0,62	0,71
	0,67	3	9	0,79	7	0,50	0,57
(eigene Erhebungen 1981–1983	0,74	2	68	0,81	60	0,48	0,62
Nord-Mecklenburg)	0,64	2	56	0,69	48	0,28	0,38
	0,55	4,1	88	0,70	42	0,32	0,40
Steinschmätzer – 1979–1983	0,75	2	58	0,76	55	0,50	0,52
Oenanthe oenanthe	0,77	2	56	0,79	52	0,54	0,58
(KNEIS briefl.)	0,78	2	45	0,88	33	0,56	0,76
	0,62	4	63	0,80	46,7	0,49	0,60
1980–1983	0,84	2	38	0,88	34	0,68	0,76
	0,83	2	36	0,83	36	0,66	0,66
	0,76	2	35	0,82	28	0,52	0,64
	0,82	2	25	0,90	20	0,64	0,80
	0,69	5	39	0,86	29,5	0,61	0,72
	0,61	2	22	0,63	19	0,22	0,26
	0,79	2	21	0,83	18	0,58	0,66
	0,72	2	20	0,85	13	0,44	0,70
	0,54	4	26	0,76	16,7	0,39	0,52
	0,75	2	14	0,77	13	0,50	0,54
	0,89	2	9	0,89	9	0,78	0,78
	0,94	2	8	1,00	7	0,88	1,00
	0,70	3	11	0,94	8	0,55	0,88
Schlagschwirl – 1982–1983 Locustella fluviatilis (eigene Erhebungen Nord-Mecklenburg)	0,60	2	15	0,64	11	0,20	0.28
Sprosser – 1982–1983 Luscinia luscinia (eigene Erhebungen Nord-Mecklenburg)	0,66	2	22	0,67	21	0,33	0,33
Weidenlaubsänger – Phylloscopus collybita (SCHÖNFELD 1978)	Skizzen zur Lage der Reviere ausgewählter Paare lassen Q (N) und Q′ (N) nur sehr wenig über 0 vermuten						

Geschweifte Klammern verdeutlichen eine Serie aufeinanderfolgender Jahrespaare!

Zunächst vermitteln die in Tab. 2 aufgelisteten Q (N) bzw. Q'(N) das erwartete Bild. Der Weißstorch, der schon immer als ein Musterbeispiel für Brutorttreue galt, besitzt die höchsten Quoten. Der Weidenlaubsänger, einziger Vertreter der revierwechselnden Arten, bildet den Schluß.

Verblüffend hohe Quoten zeigt der Steinschmätzer; für mich erstaunlich niedrige Werte der Waldkauz. Von praktischem Interesse sind darüber hinaus ein paar weitere Effekte:

- kleinere Populationen einer Art zeigen eine höhere jährliche Variation der Revierbesetzungstreue (Informationsmenge),
- N hat nur einen geringen Einfluß auf die mittleren Quoten einer Art,
- Q'(N) korrigiert durch unterschiedliche Populationsumfänge zwischen aufeinanderfolgenden Jahren bedingte Unterschiede besser als Q (N) - z. B. Schwarzspecht,
- Q(N) ist trotz der Normierung nicht unabhängig von T.

In nicht unwesentlichem Umfang hängen die ermittelten Quoten manchmal auch von subjektiven Einflüssen ab. In erster Linie sind das natürlich Auffassungen darüber, bis zu welchen Überschneidungen man zwei Reviere noch als verschieden ansehen darf. Besonders in kontinuierlich besiedelten Habitaten mit hohen Abundanzen können dabei Probleme auftreten. Im Zweifelsfall ist es notwendig, dieses Überschneidungsmaß zu definieren.

So sind bei der Auswertung der für Tab. 2 vorliegenden Weißstorch-Daten als gleiche Brutreviere jeweils nur identische Nester akzeptiert worden. Berücksichtigt man mögliche Umsiedlungen innerhalb einer Ortschaft, werden die Revierbesetzungsquoten sogar noch größer.

KNEIS (briefl. 1983) unterteilte seine kontrollierten Brutpaare (erste Jahresserie) in die im Kerngebiet der Untersuchungsfläche brütenden (zweite Jahresserie) und die im Restgebiet, also an der Peripherie brütenden (dritte Jahresserie). Die Unterschiede zwischen den Teilkollektiven treten besonders deutlich bei den Q (N) und Q'(N) hervor. Die anderen Daten entstammen Vergleichsarealen. Der Begriff „besetztes Revier“ ist bei KNEIS auch auf nur durch ♂♂ belegte potentielle Brutreviere ausgedehnt worden.

Sicherlich lassen sich Quotendifferenzen aus aufeinanderfolgenden Jahrespaaren auch über die Variation anderer Umweltfaktoren, die die Habitatsstruktur beeinflussen, wie z. B. die Witterung, interpretieren. Dazu stehen Untersuchungen noch aus. Intervallschätzungen der Quoten setzen die Unabhängigkeit der Brutortwahl durch die Einzelpaare einer aktuellen Population voraus, die in der Natur nicht angenommen werden kann.

Kann man diese Wechselwirkungen zwischen den Paaren als hinreichend klein vernachlässigen, empfehlen sich Konfidenzintervalle wie bei der Schätzung einer Wahrscheinlichkeit (RASCH, HERRENDÖRFER, BOCK, BUSCH 1978, 1981).

Dr. A. Siefke und J. Ulbricht sei für die kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt.

Literatur

- EHRING, R. (1981): Brutbestandsaufnahme des Habichts, Accipiter gentilis, im Bezirk Leipzig. - Actitis 20, 16-25.
- FEIGE, K.-D. (1983): Gewichtete Flächenmittel - eine Methode zur numerischen Differentiation, von Populationsstrukturen. - Zoologische Abhandl. Mus. Tierk. Dresden 39, 107-114.
- GRAUMANN, G., ZÖLLICK, H. (1973) : Bestandsentwicklung des Weißstorches (Ciconia ciconia) im Kreis Bad Doberan. - Orn. Rundbrief Meckl. H. 14, 19-27.
- MELDE, I., MELDE, M. (1977): Zur Biologie des Pirols. - Falke 24, 258-263.
- MÖCKEL, R. (1979): Der Schwarzspecht (Dryocopus martius) im Westerzgebirge. - Orn. Jber. Mus. Hein. 4, 77-86.
- PLATH, L. (1972) : Bestandsentwicklung des Storches (Ciconia ciconia) in den Kreisen Rostock-Stadt und Rostock-Land. - Orn. Rundbrief Meckl. H. 13, 19-29.
- SCHÖNFELD, M. (1978): Der Weidenlaubsänger. - Wittenberg-Lutherstadt.
- SELLIN, D. (1982): Zum Bestand des Waldkauzes im Forst Diedrichshagen im Zeitraum von 1976 bis 1980. - Orn. Rundbrief Meckl. H. 25, 20-23.
- SCHWERDTFEGER, F. (1963): Autökologie. - Hamburg, Berlin.
- RASCH, D., HERRENDÖRFER, G., BOCK, J., BUSCH, K. (1978/81): Verfahrensbibliothek Versuchsplanung und -auswertung. - Berlin.
- TEMBROCK, G. (1982) : Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere. Band I - Jena.

Verfasser: Dr. Klaus-Dieter Feige
DDR - 2551 Dummerstorf
PF 702