

Zur Territorialität einer Grauammer-Population *Emberiza calandra*¹

von JOHANN HEGELBACH und VINZENZ ZISWILER²

1. Einleitung

Untersuchungen von Gliemann (1970, 1973) in Ostdeutschland und von Gyllin (1965) in England hatten unter anderem das Territorialverhalten der Grauammer zum Gegenstand. Da in Mitteleuropa das Territorialverhalten der Grauammer bisher noch nicht untersucht wurde, versuchten wir während zweier Brutzeiten die Revierdynamik an einer überblickbaren Population farbbringender Grauammern zu erfassen. Diese Dynamik steht einerseits mit den Ansprüchen der ♂ an die Qualität der Reviere in Zusammenhang. Andererseits ist sie für die Paarbindungsverhältnisse dieser als polygam beschriebenen Art (Walepole-Bond 1931, Ryves 1934) von Bedeutung. Weitere Befunde an dieser Population über Brutbiologie, Sexualdimorphismus, Populationsdynamik, Lautäußerungen und Nahrungskonkurrenz werden später veröffentlicht.

Wir danken Marcel Güntert, Assistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich, für seine freundschaftliche Mithilfe und vielen guten Ratschläge, ebenso Ch. Bußmann und R. Klöti. Dank schulden wir auch Dr. R. Furrer, Sempach, für Beratung in ökologischen Fragen und Mithilfe bei der Übersetzung der Zusammenfassung.

2. Material und Methoden

Von April 1974 bis April 1976 wurde an 170 Tagen während rund 800 Stunden im Gebiet beobachtet. Die Reviergrenzen wurden nebst direkter Registrierung (vergl. 4.2. und 4.3.) mit Hilfe einer Klangattrappe mit Grauammer-Gesang bestimmt. Zum Fang der Vögel wurden die verschiedensten Methoden und Hilfsmittel getestet. Japannetze, um eine Singwarte aufgestellt, erwiesen sich schließlich als am wirkungsvollsten. Zum Anlocken der ♂ wurde ein Uher-Tonbandgerät mit Endlosband eingesetzt.

Die Fänglinge wurden zur individuellen Kennzeichnung mit farbigen Celluloidringen versehen. Ein Kontrollsatz mit den Farben rot, orange, blau, hellblau, hellgrün, gelb und weiß wurde der Witterung ausgesetzt, um die Farbechtheit zu prüfen. Der Vergleich nach zwei Jahren zeigte, daß Farbveränderungen bei Südexposition eindeutig stärker sind als an den Läufen der Vögel. Im Feld ließen sich von den erwähnten Farben hellgrün und hellblau am schlechtesten auseinanderhalten. Als Vorsichtsmaßnahme wurden die Ringe von Nestlingen mit wasserlöslicher Farbe übermalt (Hegelbach 1978). Ringverluste wurden keine festgestellt.

3. Das Untersuchungsgebiet

3.1. Geographie, Geologie, Niederschlag.

Anhand von Landeskarte, Übersichtsplan der Grundbuchvermessung, Katasterplan und Luftaufnahmen wurde eine detaillierte Geländeskizze im Maßstab

¹ Teil einer Diplomarbeit an der Universität Zürich.

² Das Forschungsprogramm des zweiten Autors wird unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

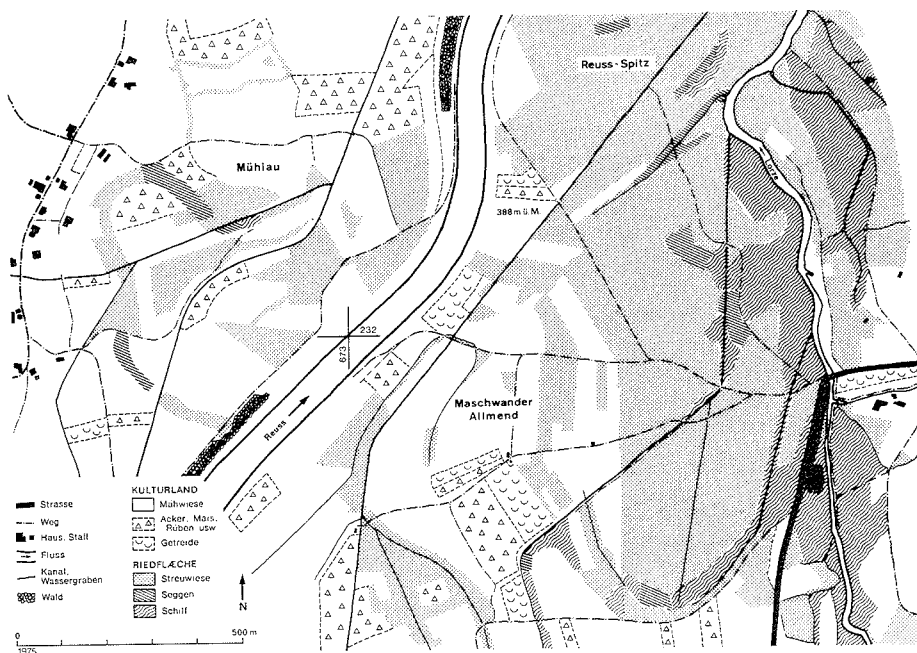


ABB. 1. Übersichtskarte 1975 Maschwander Allmend und Umgebung. – Study area in 1975. The uncultivated, humid part («Riedfläche») is shaded as screen.

1 : 5000 erstellt. Pflanzengesellschaften, Vegetationsgrenzen, Kulturlandflächen, Art der Gewächse, Bäume, Meliorationsgraben usw. wurden nach Aufzeichnungen im Gelände darin festgehalten (Abb. 1).

Als Reuß-Spitz und Maschwander Allmend wird die im Kanton Zug gelegene 2 km² große Ebene südlich der Einmündung der Lorze in die Reuß bezeichnet. Die Neigung dieses Gebietes entspricht dem Gefälle der Reuß (1 m pro km) bei einer Höhe von 390 m ü. Meer. Der geologische Untergrund besteht aus Mittelland-Molasse, überlagert von Deckenschottern in der Sohle, von Moränenschottern an den Hügelzügen. Die alluviale Oberschicht ist im Tal aus Lehmen und Tonen zusammengesetzt (Suter 1959). Dieser wasserundurchlässige Unterbau ist verantwortlich für den hoch liegenden Grundwasserspiegel, welcher bereits nach kurzen Regenperioden gegen die Oberfläche ansteigt. Zum Beispiel fiel in den vier Tagen vom 27. zum 30. Juni 1975 87,5 mm Regen, bei einer durchschnittlichen Niederschlagsmenge von 157 mm im ganzen Monat Juni. Regenfälle dieses Ausmaßes haben zur Folge, daß weite Teile des Untersuchungsgebietes überflutet werden, was jedes Jahr ein- bis zweimal vorkommt. Tritt dies während der Brutzeit ein, so gehen, wie Ende Juni 75, die Gelege der meisten Bodenbrüter verloren.

3.2. Vegetation

Auf der Maschwander Allmend sind auf einer Linie von NE nach SW alle Stadien einer Verlandungs-Sukzession in mehr oder weniger stationärer Form

vorhanden. Die am meisten feuchtigkeitsliebenden Gesellschaften sind in der Umgebung des Lorzelaufes zu finden. Im Norden, 600 m vor der Einmündung der Lorze in die Reuß, schließt ein 7 ha großer Auenwald an. Das Wegnetz ist locker von Bäumen gesäumt; entlang den Wassergraben und im offenen Gelände stehen vereinzelte Büsche oder Weiden *Salix* sp. In Mühlau, links der Reuß, ist die Landschaft uneinheitlicher parzelliert und weiter trockengelegt. Botanische Bestandesaufnahmen finden sich für die Maschwander Allmend bei Suter, Knopfli & Merz (1962), für Mühlau bei Stauffer (1960). Das Untersuchungsgebiet wurde 1975 nach folgenden Kriterien kartiert (Abb. 1):

RIEDFLÄCHE: Streuwiese: Extensiv oder gar nicht genutztes Land mit höchstens einer Streumahd im Herbst. Im NE vorwiegend Molinietum-Arten, insbesondere Pfeifengras *Molinia coerulea*, nach SW anschließend Mesobrometum-Arten wie Spierstaude *Filipendula ulmaria*, Habichtskraut *Hieracium* sp., Weidenalant *Inula salicina*, Färberscharte *Serratula tinctoria*, Schwertlilie *Iris sibirica* und wenige Horste der Goldrute *Solidago canadensis*. – **Seggen (*Carex*-Arten):** In den nassen Senken prägen *Carex*-Arten das Erscheinungsbild. Nach Regentagen steht regelmäßig Wasser zwischen den Büten. – **Schilf (*Phragmites*-Arten):** Nur die fertilen Bestände von über 2 m Höhe sind als solche vermerkt, daneben kommen Reste von *Phragmites communis* auf der ganzen Riedfläche vor.

KULTURLAND: Mähwiese: Gedüngte Fettwiesen zur Frischfutter- und Heugewinnung. Im Herbst werden einige Parzellen von Rindern bestoßen. Die Damm-Borde werden regelmäßig von Schafen abgeweidet. – **Acker:** Angepflanzt wurde 1975, nach Flächenanteilen geordnet: Mais, Kartoffel, Zuckerrübe, Raps, Gemüse. – **Getreide:** Weizen, Gerste, Roggen, Hafer/Futterbohne.

4. Ergebnisse

4.1. Vorkommen der Grauammer

Das Untersuchungsgebiet beherbergt eine relativ gut abgegrenzte Grauammer-Population (nach W. Knopfli in Glutz 1962 erst etwa seit 1930). Läßt man sporadisch auftretende Paare außer acht, sind die nächsten Vorkommen mehr als 30 km von hier entfernt (Kaltbrunner Ried, Oberglatt, Wauwiler Moos). Der Aktionsraum (home range) der Maschwander Population umfaßt etwa die in Abb. 1 dargestellte Region. 1974 kamen revierbesitzende ♂ nur auf der rechten Reußseite, der Maschwander Allmend, vor. 1975 war zusätzlich das Gebiet in Mühlau, auf der linken Reußseite, von Grauammern besiedelt. In diesem Jahr wurde gesamtschweizerisch eine Zunahme der Art registriert (Wartmann 1975).

4.2. Reaktion auf Tonband und Fang

Auf den Tonband-Gesang in ihrem Revier reagierten alle ♂, allerdings je nach Stand im Brutzyklus, der Anwesenheit und Aktivität von tatsächlichen Rivalen oder von ♀, in unterschiedlicher Intensität. Die Klangattrappe als vermeintlicher Eindringling hielt die ♂ zu häufigerem Gesang und zu plump-schwirrenden Imponierflügen mit durchgedrückter Brust und hängenden Läufen an. Mehrmals wurden bei dieser Gelegenheit auch Feldlerchen, Rohrhammern und Feldsperlinge angegriffen. 1974 wurden 8 ♂, 2 ♀ und 4 Jungvögel, 1975 9 ♂, 2 ♀ und 3 Jungvögel gefangen und markiert. Die beringten ♂ machten jeweils mehr

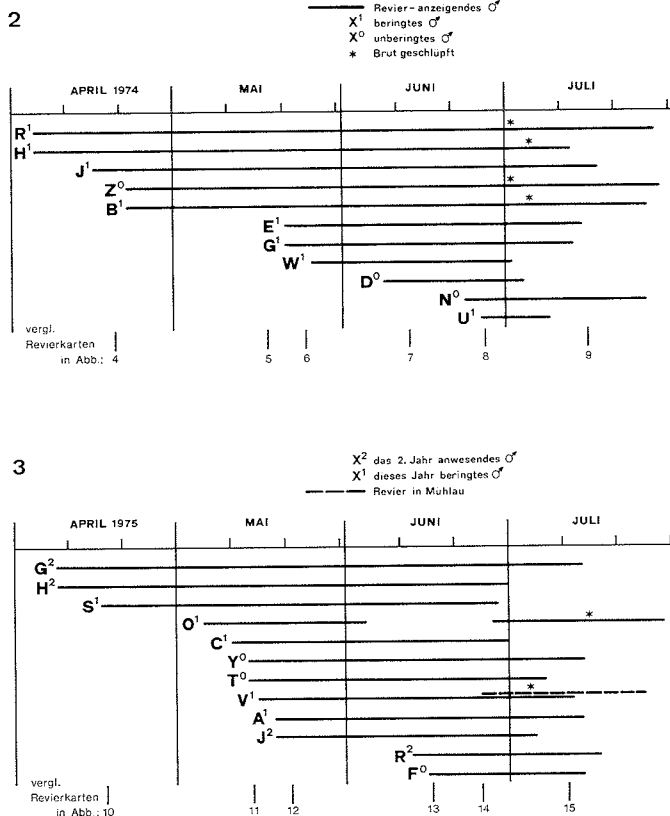


ABB. 2 und 3. Dauer der Revierbesetzung von Grauammer-♂ im Jahr 1974 (Abb. 2) und 1975 (Abb. 3). — Duration of territoriality of ♂ Corn Buntings in 1974 (fig. 2) and 1975 (fig. 3). X¹ = individually marked (resp. newly marked) bird, X² = ♂ present the second year, X⁰ = unmarked bird, * = brood hatched. As indicated at the bottom, the situation for six specific dates is shown in figs. 4–9 and 10–15 respectively.

als zwei Drittel aller Revierinhaber aus. Sporadische Durchzügler wurden in allen Stadien der Brutsaison festgestellt. Mehr als ein revierloses ♂ war aber zwischen Mai und Juli nie im Untersuchungsgebiet.

4.3. Definition und Revierverhalten der ♂

Als Revier (territory) definieren wir hier das Gebiet, welches ein ♂ länger als drei Tage besetzt hält und gegen andere ♂ verteidigt. Die raumgebundene Intoleranz gegenüber artgleichen Eindringlingen äußert sich in gesteigerter Gesangsintensität, Warnrufen, Angriffs- und Verfolgungsflügen mit wirklichen Kämpfen, aber auch in Balz- und Imponierflügen. Die weitaus häufigsten Auseinandersetzungen zwischen den ♂ finden an den Grenzen der Reviere statt. Alle regelmäßig benutzten Singwarten stehen innerhalb des Reviers. Die ♂ singen vor allem von freistehenden Büschen, Bäumen oder Pfosten auf 1 bis 8 m über Grund. Seltener sitzen sie auf weniger hohen Pflanzenstengeln, Erdschol-

len usw. oder fliegen zum Singen in höhere Bäume. Noch seltener wird auch im Flug bei Verfolgung eines Eindringlings gesungen.

4.4. Dauer der Revierbesetzung

Die ersten Reviere wurden 1974 zwischen dem 3. und 7. April (Abb.2), 1975 am 8. April (Abb.3) besetzt. Die meisten der nachher seßhaften ♂ erschienen erst viel später; Mitte Mai war erst die Hälfte des späteren Maximalbestandes erreicht. In beiden Jahren nahm die Zahl der revierbesitzenden ♂ von Anfang April bis Ende Juni ständig zu. Früher im Jahr zu hörende Gesänge stammten entweder von Durchzüglern oder umherstreifenden, noch nicht seßhaften ♂. Bis Ende Juli waren alle Reviere wieder aufgelöst.

4.5. Größe und Beschaffenheit der Reviere

Die durchschnittliche Reviergröße betrug im Jahr 1974 4,0 ha (Abb.8), im Jahr 1975 3,5 ha (Abb.14). Offensichtliche Unterschiede in der Qualität der einzelnen Reviere konnten keine festgestellt werden. Auch die Reihenfolge der Inbesitznahme durch die ♂ brachte diesbezüglich keinen Aufschluß. Auffällig ist jedoch, daß jedes Revier zumindest einen Teil Riedfläche miteinschloß. Kein Revier bestand nur aus Kulturland, weder in Mühlau noch auf der Maschwander Allmend (Abb.16). Geeignete Singwarten waren in jedem Revier vorhanden. Kompakte Baumbestände, sehr nasse Böden, reine Schilf- oder Seggenbestände wurden von den Graumammern gemieden. Auch Ackerland oder Getreidefelder lagen höchstens im Randbereich von Revieren. Zu keiner Zeit war irgendein Revier allseitig von Nachbar-Reviere umschlossen; es blieb jedem ♂ immer wenigstens ein schmaler Korridor frei für den Wegflug aus seinem Revier.

4.6. Die Reviere während der Brutzeit

In beiden Jahren wurden sowohl gleichbleibende, als auch sich verschiebende Reviere beobachtet. Einige besonders bemerkenswerte Fälle sind hier erwähnt³:

1974 (Abb.4–9)

R¹ versetzte sein Revier in zwei Etappen nach Norden, ohne daß er dazu von einem Rivalen gezwungen worden wäre. Nach dem 17. Mai blieb sein Besitz fast unverändert, deckte sich aber nirgendwo mit dem zuerst besetzten.

H¹ war im April und Mai das aktivste ♂; ab Mitte Juni trat er immer mehr Terrain an seine Nachbarn E¹ und G¹ ab. Nach dem 20. Juni begnügte er sich mit einer kleinen Restfläche.

J¹ verschob sich schrittweise nach Osten. Nach Mitte Juni grenzte sein Revier nicht mehr an das von H¹.

1975 (Abb.10–15)

G² besaß ziemlich genau das Gebiet des nicht wiederkehrenden B¹ vom Vorjahr. Der Kern dieses Reviers blieb auch dieses Jahr unverändert.

J² versetzte sein ganzes Revier innerhalb eines Monats gegen Süden, vor allem im Kampf gegen A¹. Nach Ende Juni überlappte sich sein Besitz nirgends mit dem zuerst gehaltenen.

³ Im Beringungsjahr werden die ♂ mit X¹ bezeichnet, im zweiten Jahr wiederkehrende mit X². Unberingte sind als X⁰ gekennzeichnet. Dementsprechend werden die beringten ♀ als ♀-a¹, bzw. als ♀-a² aufgeführt.

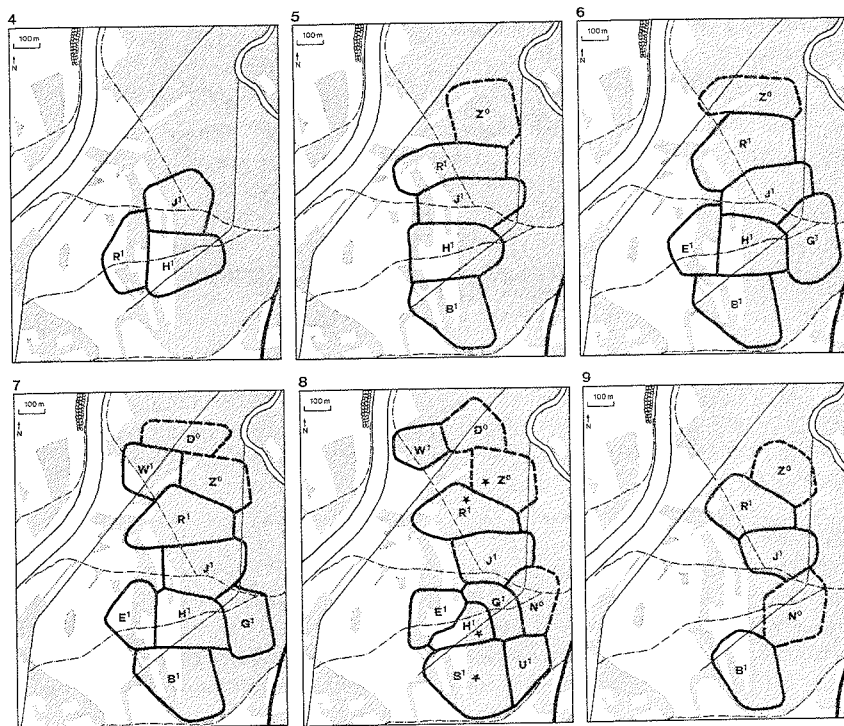


ABB. 4-9. Grauammer-Reviere im Jahr 1974: Verhältnisse am 19. April (Abb. 4), 17. Mai (Abb. 5), 24. Mai (Abb. 6), 12. Juni (Abb. 7), 26. Juni beim Höchststand von elf revierbesitzenden ♂ (Abb. 8) und 15. Juli (Abb. 9). Beschreibung im Text; geographische Einzelheiten vgl. Abb. 1. Beringte ♂ sind als X^1 , unberingte ♂ als X^0 bezeichnet und ihre Reviergrenzen gestrichelt eingetragen; * = Neststandorte. – Territories of ♂ Corn Buntings in 1974: Situations on 19 April (fig. 4), 17 May (fig. 5), 24 May (fig. 6), 12 June (fig. 7), 26 June with highest number of territories (fig. 8) and 15 July (fig. 9). For geographical details see fig. 1. Colour ringed ♂ are indicated as X^1 , unmarked ones as X^0 with dashed boundaries of their territories; * = location of nest.

R^2 sang erstmals am 13. Juni im östlichen Teil. Bereits eine Woche später hatte er sich auf Kosten von J^2 nach Westen verschoben.

S^1 hielt seit dem 16. April ein Revier. Am 13. Mai drängte sich O^1 zwischen ihn und H^2 . S^1 mußte nach Westen ausweichen. Fünf Tage später aber besaß S^1 wieder sein ursprüngliches Revier und O^1 siedelte sich peripher im Südosten an. Nach dem 4. Juni blieb O^1 für drei Wochen verschwunden. Am 27. Juni eroberte er, wieder im Kampf gegen S^1 , von Westen her das gleiche Revier, welches er schon vor Wochen für fünf Tage besessen hatte. Nach diesem Tag blieb S^1 unauffindbar.

V^1 etablierte sich am 15. Mai im Norden. Entsprechend der peripheren Lage seines Besitzes war er nur selten in Revierstreitigkeiten verwickelt. Bei einem Kontrollgang am 25. Juni in Mühlau, links der Reuß, konnte ich ihn erstmals auch dort identifizieren. Das von V^1 gleichzeitig besetzte Revier war etwa 800 Meter von jenem rechts der Reuß entfernt (Abb. 16). Nach seiner häufigen

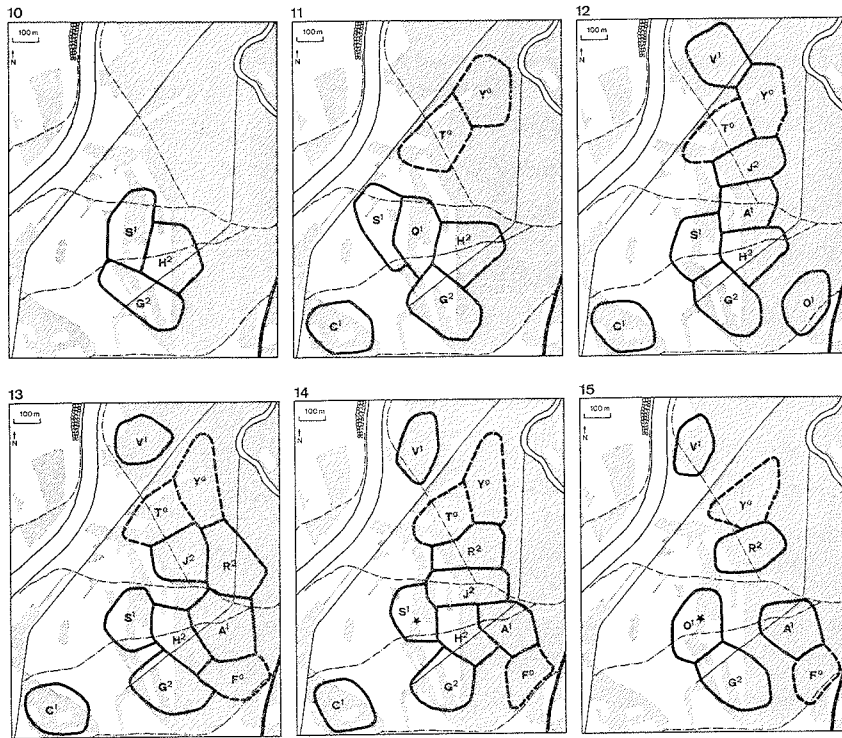


ABB. 10–15. Grauammer-Revier im Jahr 1975: Verhältnisse am 17. April (10), 14. Mai (11), 21. Mai (12), 16. Juni (13), 25. Juni (14) und 11. Juli (15). Im zweiten Jahr anwesende ♂ sind mit X² bezeichnet. Sonst wie Abb. 4–9. – Territories of ♂ Corn Buntings in 1975: Situations on 17 April (10), 14 May (11), 21 May (12), 16 June (13), 25 June (14) and 11 July (15). ♂ ringed this year are indicated as X¹, ♂ ringed the previous year as X². Rest corresponds to figs. 4–9.

Abwesenheit zu schließen, dürfte er das zweite Revier in Mühlau schon anfangs Juni in Besitz genommen haben. Durch Beobachtung belegt ist der doppelte Revierbesitz vom 25. Juni bis zum 11. Juli (simultane Polyterritorialität, von Haartman 1956). Nach dem 11. Juli wurde V¹ nur noch in Mühlau registriert. Am 15. Juli wurde in seinem Mühlauer Revier eine Brut flügge.

4.7. Ankunft und Reviertreue zurückkehrender ♂

Von acht im Jahre 1974 beringten ♂ kehrten vier im folgenden Jahr zurück:

H² war in beiden Jahren der erste Revierbesitzer. Er belegte in beiden Jahren das gleiche Revier, welches sich während der Brutzeiten jeweils verkleinerte.

J² erschien 1975 erst am 17. Mai, also einen Monat später als im Vorjahr. Nach und nach behauptete er sich gegen A¹ und konnte seine Reviergrenzen den vorjährigen angleichen.

R² erschien mehr als zwei Monate später als 1974. Nach kurzer Zeit hatte er einen Teil seines endgültigen Reviers vom Vorjahr erobert.

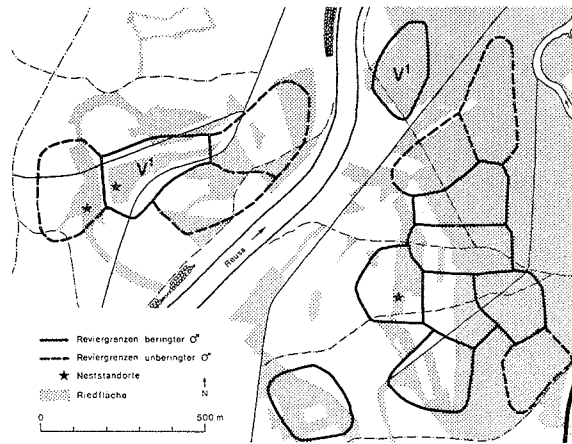


ABB. 16. Graumammer-Reviere am 25. Juni 1975 im erweiterten Untersuchungsgebiet Maschwander Allmend/Mühlau. Simultane Polyterritorialität des ♂ V¹. – *The situation of the whole population on 25 June 1975 in the enlarged study area. ♂ V¹ owned two territories simultaneously for more than three weeks.*

G² war 1974 erst nach dem 20. Mai eingetroffen. 1975 verteidigte er bereits am 8. April ziemlich genau das Gebiet des nicht zurückgekehrten B¹.

4.8. Beziehung der ♀ zu den ♂ und deren Revieren

Die ersten ♀ waren später als die ersten ♂ in den Revieren festzustellen. Allerdings nicht so spät, daß dadurch der relativ späte Brutbeginn erklärt werden könnte. 1974 wurden die ersten ♀ am 21. April, 1975 am 28. April zusammen mit ♂ in deren Revieren beobachtet. Der Gesamtbestand an ♀ war zu keiner Zeit genau erfaßbar.

♀-c² wurde 1974 als Nestling im Revier von B¹ beringt. 1975 konnte sie am 30. April und am 5. Mai zusammen mit H² identifiziert werden (Abb. 17). Am 9. Mai war sie mit dem ♂ T⁰, drei Tage später in Gesellschaft von S¹ zu beobachten. Am 19. Mai, 23. Mai und am 9. Juni wurde sie wiederum mit H² gesehen, am 27. Juni dann mit S¹. Am 21. Juli wurde ihre 7 Tage vorher geschlüpfte Brut beringt. Das Nest lag im Revier des ♂ O¹, welcher sie auch auf der Nahrungssuche begleitete und selbst einige Male Futter zutrug. In diesem Zusammenhang sei der Revierabtausch zwischen S¹ und O¹ nochmals erwähnt: Am 28. Juni 1975 wurde S¹ von O¹ aus dem Revier verdrängt, in welchem 17 Tage danach die Jungen im Nest von ♀-c² schlüpften. Entweder hat das von O¹ begattete ♀-c² sein Nest in ein fremdes Revier gebaut und O¹ hat dieses Revier erst nachträglich erobert oder O¹ war hier nur Pflegevater. Möglicherweise hat der vorherige Revierinhaber S¹ diese Brut gezeugt; er wurde noch am 27. Juni, 18 Tage vor dem Schlupf, zusammen mit dem ♀-c² beobachtet (Abb. 17).

♀-d¹ wurde am 1. Mai 75 zusammen mit G² gefangen, als sie von diesem innerhalb seines Reviers verfolgt wurde. Am 9. Mai wurde sie bei der Gefiederpflege zusammen mit dem ♂ S¹ in dessen Revier gesehen. Am 30. Mai und am 9. Juni war sie in Begleitung von J² in dessen Revier zu beobachten (Abb. 18).

Allgemein halten sich die ♀ nicht an die Reviere der ♂. Vor allem bei der

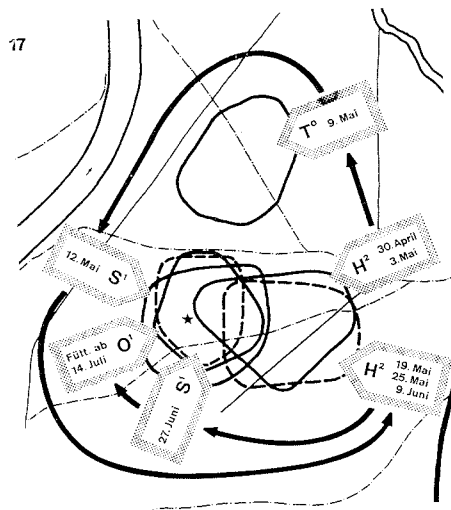


ABB. 17. Beobachtungen des ♀-c² mit verschiedenen ♂ im Jahr 1975. – Dates of observations of the ♀-c² in different territories with different ♂ in 1975.

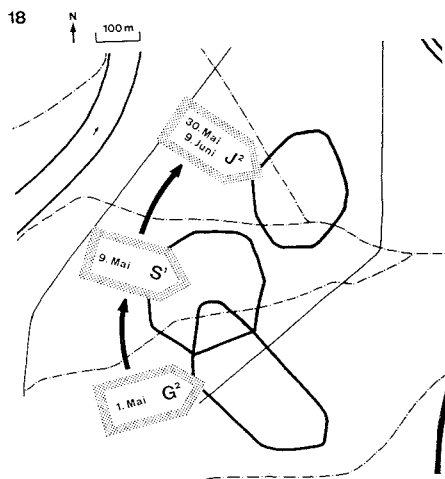


ABB. 18. Beobachtungen des ♀-d¹ mit verschiedenen ♂ im Jahr 1975. – Dates of observations of the ♀-d¹ in different territories with different ♂ in 1975.

Futtersuche sind sie in verschiedenen Revieren wie auch außerhalb von Revieren anzutreffen.

4.9. Die Bruten

1974 wurde ein Nest mit geschlüpften Jungvögeln gefunden, drei weitere konnten ungefähr lokalisiert werden. Sie lagen in den Revieren der ♂ B¹, R¹, H¹ (mit ♀-a¹) und Z² (mit ♀-b¹). Drei dieser vier Bruten wurden flügge; insgesamt kamen 9–11 Junge hoch.

1975 war auch Mühlau von 4 revierverteidigenden ♂ besiedelt. Zwei Bruten wurden hier flügge; eine davon im zweiten Revier des ♂ V¹ (Abb.16). In Maschwanden hatte in der zweiten Junihälfte ein Hochwasser fast die ganze Riedfläche unter Wasser gesetzt. Einzig im Revier von O¹ kamen zwei Junge des ♀-c² zum Ausfliegen. Der Bruterfolg der ganzen Population lag wiederum bei nur 8–10 flüggen Jungvögeln.

4.10. Schlafplätze

Vor und nach der Brutsaison konnten im Untersuchungsgebiet größere Graumammer-Schwärme beobachtet werden. Vor dem Einflug in ihren Schlafplatz versammelten sich die Vögel regelmäßig auf freistehenden Bäumen und brachten den charakteristischen Winter- oder Chorgesang («klirrende Reihen» nach Voigt 1961) hervor. Bei dieser Gelegenheit ließen sich die Schwärme relativ günstig nach beringten Individuen absuchen.

Im Frühjahr 1975 lag der Schlafplatz im Schilfbestand 300 m nordwestlich der Lorzbrücke (Abb.1). Im März und April waren hier bis zu 74 Graumammern zu zählen (Abb.19). Beringte Individuen konnten nie entdeckt werden. Auch G² und H², welche ab dem 8. April ihr Revier verteidigten, mischten sich nie in

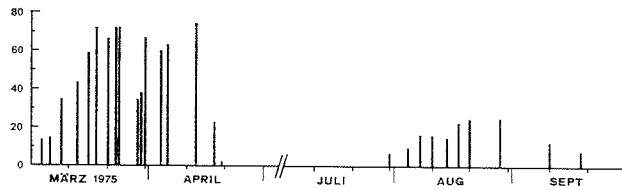


ABB. 19. Im Jahr 1975 am Schlafplatz in der Maschwander Allmend beobachtete Grauammern. – Number of Corn Buntings observed at the roost in the study area in 1975.

den Schlafplatz-Schwarm. Mehrmals sangen schon im März abends etwa eine Stunde vor dem Einflug oder frühmorgens nach dem Wegflug vom Schlafplatz unberingte ♂ im späteren Reviergebiet. Diese ♂ ließen sich nie fangen; sie verschwanden immer kurze Zeit, nachdem sie den Artgesang ab Tonband hörten.

Im März und April 1976 übernachteten die Grauammern wiederum in demselben Schilfkomples. Die Zahlen des Vorjahres wurden nie erreicht: am 14. März waren 19 Ex., am 17. April noch 11 Ex. anwesend. Auch unter dieser Frühjahrs-Schlafplatzgemeinschaft war nie ein beringter Vogel, obwohl dann im Laufe der Brutzeit insgesamt 10 beringte Ex. zurückkehrten.

Im Gegensatz zum Frühling nächtigten die im Herbst 1975 anwesenden Grauammern in einem Stück nicht gemähter Streuwiese im südöstlichen Teil der Maschwander Allmend. Der hier zu beobachtende Schwarm bestand mindestens zu einem Teil aus den ansässigen Individuen (Höchststand am 20. und 25. August mit 25 Ex., Abb. 19). Die frühe Integrierung der Jungvögel in diese Schlafplatzgemeinschaft konnte gut verfolgt werden. Die Jungen aus dem über einen Kilometer entfernt gelegenen Revier des ♂ V¹ waren schon am 4. August im Alter von 30 Tagen im Schwarm zu beobachten.

5. Diskussion

5.1. Reviere und Revierverhalten

Die unterschiedliche Territorialität ist ein wichtiger etho-ökologischer Merkmalskomplex bei der Diagnose einzelner Vogelarten. Die präzise und objektive Erfassung dieser Verhältnisse ist jedoch recht schwierig. Gerade bei Offenbrütern pendelt das verteidigte Gebiet über imaginären Grenzlinien; auffällige Geländemarken sind nur selten vorhanden. Von Haartman (1956) vergleicht die Reviere von Höhlenbrütern am Beispiel des Fliegenschnäppers *Ficedula hypoleuca* mit denen der meisten Offenbrüter am Beispiel der Ohrenlerche *Eremophila alpestris* (Abb. 20). Seine allgemeine Feststellung gilt auch für die Grauammer; Rivalenkämpfe finden gehäuft entlang der Reviergrenzen statt. Diese Tatsache reduziert die Bedeutung der Singwarten zu günstigen Beobachtungspunkten, und nicht als wichtigen Besitz und speziell zu verteidigendes Objekt. Die Auffälligkeit der singenden ♂ auf den Singwarten sollte den Beobachter nicht zu einer Überbewertung derselben verleiten.

Die aus der Literatur bekannten durchschnittlichen Reviergrößen zeigen wenig Abweichungen voneinander und liegen zwischen 4,3 ha in Hertfordshire, England (Williamson 1968), 4,7 ha in Dorset, England (Gyllin 1965) und 4,0–6,0 ha in der Oberlausitz, DDR (Gliemann 1970). Die Reviere von Maschwanden sind



ABB. 20. Schematische Darstellung der Revierkämpfe bei einem Höhlenbrüter (links) und bei einem Offenbrüter (rechts), nach von Haartman (1956). — *Schematic presentation of territorial fighting in the Pied Flycatcher Muscicapa hypoleuca around the nest-hole (left) and the Shore Lark Eremophila alpestris as an open-nesting species (right, after von Haartman 1956). The latter corresponds to the behaviour of the Corn Bunting.*

mit 4,0 ha, resp. 3,5 ha eher kleiner, möglicherweise weil sie tatsächlich am Tag der höchsten ♂-Dichte ermittelt wurden. Die Veränderlichkeit der Reviere kommt auch bei den Flächenmessungen zum Ausdruck: Am 12. Juni 1974 maßen die Reviere durchschnittlich 5,2 ha, 14 Tage später nur noch 4,0 ha. Der Bestandeszuwachs von 1975 gegenüber 1974 hatte eine Arealausweitung nach Mühlau zur Folge, nicht aber eine Verkleinerung der Reviere bei gleichbleibendem Besiedlungsraum. Dies spricht für die Zuverlässigkeit der ermittelten Werte. Die Angabe von 1.0 ha in Cambridge, England (Andrew 1956) wird vom Autor selbst als «extremely roughly» bezeichnet und allgemein angezweifelt.

Den Beginn der Revierbesetzung gibt Andrew (1956) in Cambridge mit Ende Januar an, Ryves (1934) in Dorset hingegen mit Anfang Mai. Gliemann (1973) beobachtete in der Oberlausitz im April die ersten revierbesitzenden ♂ und bezeichnet Auseinandersetzungen vor dieser Zeit als Scheinkämpfe. Diese Feststellung gilt auch für die Maschwander Allmend. Das späte Einsetzen der Territorialität steht in Beziehung mit der späten Ankunft der ♀ und dem späten Lesebeginn. Dieser wiederum hat möglicherweise seine Ursache im Bedarf einer fortgeschrittenen Vegetation, welche den Bodennestern bessere Deckung bietet, sowie in einer gewissen Abhängigkeit der Grauammer von der Getreidereife zur Futterbeschaffung.

Die in der Literatur angegebenen Biotop-Ansprüche der Grauammer vermitteln ein uneinheitliches Bild. Die Beschreibungen lassen sich aber qualitativ und geographisch aufteilen:

Schweiz, Süddeutschland:

Riedlandschaft im Schweizerischen Mittelland (Glutz 1962); Ried- und Mähwiesen in Baden-Württemberg (Hölzinger 1970); Streuwiese, Riedfläche in Maschwanden (eigene Beobachtungen).

Norddeutschland, Belgien, England, Schweden:

Ackerland, Getreidefelder, Wiesen in Norddeutschland (Niethammer 1937); Kultursteppe in Westfalen (Knoblauch 1968); «Grands champs cultivés» in Belgien (Lippens & Wille 1972); Rüben-, Kartoffel-, Kornfelder in Dorset (Gyllin 1965); Getreideland in Cambridge (Andrew 1956); «Hay, corn and root crops, rich in cultivation» in Cornwall (Ryves 1934); «Corn-crops predominating» in Hertfordshire (Course 1941); Weiden und Haferfelder in Südschweden (Karvik 1955).

Danach kommen in der Schweiz und in Süddeutschland Grauammern in wesentlich feuchteren Biotopen als in Nordwest-Europa vor. Diese Verschiedenheit liegt sicher nicht an einem Mangel oder Fehlen des einen oder des andern

Habitats in den beiden Arealteilen. Eine auf unterschiedlichem Futterangebot basierende Erklärung vermag nicht zu befriedigen: Grauammern sind keine Nahrungsspezialisten und scheinen sowohl im Kultur- wie auch im Brachland reichlich Nahrung zu finden. Auffälliger und einschneidender sind dagegen Unterschiede bezüglich der Neststandorte: Im Kulturland muß der Brutzyklus auf die Ernte abgestimmt sein. Bei Fruchtschnitt müssen die Jungen flügge sein, was voraussetzt, daß die Nester schon in noch niedrigem Getreide oder Gras gebaut werden mußten. Einerseits haben diese Nester dann eine geringe Deckung durch die Vegetation; andererseits sind sie vor Überschwemmungen sicher, im Gegensatz zu jenen in Riedgebieten. Es ist denkbar, daß die Bevorzugung eines bestimmten Biotop-Typs eine Folge von Brutorttreue oder Prägung auf den Geburts-Biotop ist.

5.2. Verhältnis zum Geschlechtspartner

Der Sammelbegriff Polygamie wird genauer bezeichnet mit Polyandrie (Vielmännerei), Polygynie (Vielweiberei) oder Promiskuität (wechselnde Geschlechtspartner). Alle diese Ausdrücke beziehen sich einzig auf den Tatbestand der erfolgten Kopulation. Die Definition verlangt weder ein längeres Beisammensein der Partner, noch eine erfolgreiche Befruchtung oder die Geburt eines Nachkommen. Man kann annehmen, daß ein Grauammer-♀, welches zur Brutzeit in Gesellschaft verschiedener ♂ beobachtet wird, von diesen auch begattet wird. Nach den gemachten Beobachtungen sind Grauammern somit als promisk zu bezeichnen. Marler (1956) erwähnt Buchfinken-♀ *Fringilla coelebs*, welche in benachbarten Revieren von «fremden» ♂ begattet werden und bezeichnet dies als «stolen copulation». Nach der Definition ist auch das ein Fall von zeitlich begrenzter Promiskuität. Dießelhorst (1950) machte Studien an farbberingten Goldammern *Emberiza citrinella* und stellte ein 1 : 1-Geschlechtsverhältnis und seltene Polygynie fest. Dabei führt der Autor aus: «... jedes Goldammer-♂ knüpft mit mehreren ♀ Beziehungen in gleicher Weise an, wenn auch nicht gleichzeitig. Ein ♂ gibt sich heute mit einem und morgen mit einem andern ♀ ab.» Betrachtet man nun die Situation eines bestimmten ♀, so wird offenbar, daß sich zwangsläufigerweise auch dieses mit verschiedenen ♂ abgibt. Somit liegt auch hier nicht Polygynie, sondern Promiskuität vor. Gerade bei Singvögeln könnten solche Paarungssysteme häufiger sein als bisher angenommen. Bezeichnenderweise wurden Abweichungen von der Monogamie bei vielen Arten erst nachgewiesen, nachdem Untersuchungen mit Farbmarkierung durchgeführt worden waren (Übersicht bei von Haartmann, 1969).

Die biologische Bedeutung der Promiskuität ist schwierig zu deuten. Es widerspricht der Selektionstheorie, wenn ein «hochwertiges» ♂ sich in irgendeiner Form an der Aufzucht von Nachkommen eines anderen, eventuell «minderwertigen» ♂ beteiligt. Dennoch könnte ein gewisser Anteil an promisken Individuen einer Population zuträglich sein: a) Infolge physiologischer oder ethologischer Defekte sterile, sonst aber kräftige ♂ blockieren nicht ein Revier. b) Während der Brutzeit durch Ausfall eines ♂ entstandene Lücken werden sofort ausgefüllt. Sogar Pflegevaterschaft ist möglich. c) Durch gelegentliche Kopulationen können Aggressionen unverpaarter ♂ abgebaut werden. Die brütenden Vögel werden demzufolge weniger durch Interaktionen von seiten der unverpaarten ♂ gestört.

5.3. Schlafplätze

Außerhalb der Brutzeit, während rund neun Monaten im Jahr, findet man Grauammern fast ausschließlich in Schwärmen. Die größten Ansammlungen entstehen an den über Jahre beibehaltenen, also traditionellen Schlafplätzen (Moll 1966). Auf der Maschwander Allmend nächtigen im Herbst die in der Umgebung ansässigen Vögel, während es sich im Frühjahr vermutlich um nordische Durchzügler und Überwinterer handelt. Folgende Gründe führten zu dieser Annahme: Am Herbst-Schlafplatz sind die im Untersuchungsgebiet beringten Grauammern zu beobachten, wogegen am Frühjahrs-Schlafplatz keine beringten Exemplare festgestellt wurden. Im weiteren wird im Herbst konsequent ein anderer Standort bezogen als im Frühjahr.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Grauammer-Population der Maschwander Allmend wurde 1974 und 1975 intensiv beobachtet. Während zweier Brutzeiten wurden 17 ♂, 4 ♀ und 7 Jungvögel farbberingt. Von acht 1974 markierten ♂ kehrten vier 1975 zurück. Das Untersuchungsgebiet umfaßt eine 3 km² große Ebene im Reustal auf 390 m ü. M. Das Vegetationsbild dieser alluvialen Riedlandschaft wird geprägt von Streuwiese.

Die ersten ♂ besetzten ihre Reviere anfangs April, die meisten aber erst im Laufe des Monats Mai. Alle Reviere wurden vor Ende Juli wieder aufgegeben. Die durchschnittliche Reviergröße lag 1974 bei 4,0 ha, 1975 bei 3,5 ha pro ♂. In jedem Revier war Streuwiese die vorherrschende Vegetationsform. Die Umriss- und Größenänderungen der Reviere während der Brutzeiten werden anhand von Skizzen dargelegt. Erstmals für diese Art wurde simultane Polyterritorialität eines ♂ nachgewiesen.

Die ♀ halten sich nicht an die Reviere der ♂; sie sind während der Brutzeit in Gesellschaft verschiedener ♂ zu beobachten. Bei einem ♂ konnte die Übernahme des Reviers durch einen Rivalen festgestellt werden, obwohl das ♀ mit der Brut schon begonnen hatte. Das Paarungs-System scheint nicht polygyn (Walepole-Bond 1931, Ryves 1934), sondern promisk zu sein.

Die Grauammern dieser Population hielten sich als Schlafplatz-Schwarm auch im Herbst im Untersuchungsgebiet auf. Im Gegensatz dazu bestand im Frühjahr bis jeweils Mitte April eine Schlafplatz-Gemeinschaft vermutlich aus Durchzüglern.

SUMMARY

*On the territoriality of a population of Corn Buntings *Emberiza calandra*.*

A well defined population of Corn Buntings was studied intensively in 1974 and 1975. The study area, the remnants of a large marsh, has an extent of about 3 km²; it is situated in the Swiss lowlands in the Reuss valley at an altitude of 390 m. The predominant vegetation is marsh and wet grassland (*Molinietum*, *Mesobrometum*) that is cut once a year in autumn. These humid plant societies («Riedfläche» in fig. 1) are surrounded by agricultural land: mostly meadows and a few cereal fields. The Corn Bunting population of the study area is rather isolated; no other breeding area is known within more than 30 km.

No Corn Bunting territory has ever been established in cultivated i.e. agricultural land. Thus nests are safe from mowing and harvesting operations. On the other hand they are readily flooded on the humid ground. Generally, Corn Bunting habitats seem to be considerably more humid in Southern Germany and Switzerland than in Northern Germany, Sweden, Belgium and England.

In these first two years of the ongoing study a total of 28 birds were colour-ringed. Every two days the boundaries of the territories were determined by observation and if necessary with the help of playback recordings. ♂ Corn Buntings occupied territories from early April until late July. Most ♂ did not arrive until May. Average territory size was 4,0 ha in 1974, and 3,5 ha in 1975. The changes and shifts in location, size and shape of the territories are shown for each year in figs. 4-9 and 10-15 respectively. Of 8 ♂ ringed in 1974 4 returned in 1975. One ♂ (VI) held two territories simultaneously for a period of more than 3 weeks (fig. 16). In one case,

an intruder (0¹) took over a territory in which a ringed ♀ had already started to breed. Observations on colour-ringed ♀ showed that to a certain extent the mating system is rather of a promiscuous manner than of a polygynous one as described by Walepole-Bond (1931) and Ryves (1934).

There was also a roost of Corn Buntings in the study area. In spring the roosting flock may consist of migrating northern birds. In autumn, however, the roost is mainly occupied by the local population.

LITERATUR

- ANDREW, R. J. (1956): Territorial behaviour of the Yellowhammer and Corn Bunting. *Ibis* 98: 502–505.
- COURSE, H. A. (1941): Some census work on the Corn-Bunting. *Brit. Birds* 35: 154–155.
- DIESELHORST, G. (1950): Erkennen des Geschlechts und Paarbildung bei der Grauammer. *Orn. Ber.* 3: 70–112.
- GLIEMANN, L. (1970): Das Revier der Grauammer. *Falke* 17: 260–267. – (1973): Die Grauammer. Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GYLLIN, R. (1965): Studier av en kornspärvpopulation. *Fauna och Flora* 60: 225–264.
- HAARTMAN, L. von (1956): Territory in the Pied Flycatcher. *Ibis* 98: 460–475. – (1969): Nest-site and evolution of polygamy in European Passerine Birds. *Ornis Fennica* 46 (1): 1–12.
- HEGELBACH, J. (1978): Zum Vorgehen beim Beringen von Grauammer-Nestlingen. *Orn. Beob.* 75: 48–49.
- HOELZINGER, J. et al. (1970): Die Vögel Baden-Württembergs. *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 145.
- KARVIK, N. G. (1955): Kornspärven – en slätlandsfågel in utdöende. *Ase och Viste* 3: 8–11.
- KNOBLAUCH, G. (1968): Grauammer. *Abh. Landesmus. Naturk. Münster/Westfalen* 31: 398–400.
- LIPPENS, L. & H. WILLE (1972): Bruant proyer. *Atlas des oiseaux Belgique et d'Europe occidentale*. Tielt, Belgium.
- MARLER, P. (1956): Behaviour of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Behaviour suppl.* 5.
- MOLL, G. (1966): Schlafplatz überwinternder Graumammern bei Alsdorf (Landkreis Aachen). *Charadrius* 2: 4–5.
- NIETHAMMER, G. (1937): *Handbuch der deutschen Vogelkunde*. Band 1: Passeres. Leipzig.
- RYVES, B. H. (1934): The breeding-habits of the Corn-Bunting as observed in the North Cornwall; with special reference to its polygamous habit. *Brit. Birds* 28: 2–26. – (1934): Supplementary notes on the breeding-habits of the Corn-Bunting as observed in North Cornwall in 1934. *Brit. Birds* 28: 154–164.
- SUTER, H. (1959): Beitrag zur Diluvialgeologie des Knonauer Amtes, Kt. Zürich. *Eclogae geol. Helv.* 52: 499–509.
- SUTER, H., W. KNOPFLI & W. MERZ (1962): Die Maschwander Allmend. *Vjschr. Naturf. Ges. Zürich* 107: 305–318.
- STAUFFER, H. U. (1960): Die aargauische Reußebene als Wohngebiet aussterbender Sumpf- und Wasserpflanzen. *Ber. Geobotan. Inst. Rübel* 32: 245–252.
- VOIGT, A. (1961): Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. Heidelberg.
- WALEPOLE-BOND, J. (1931): The breeding-habits of the Corn-Bunting, as observed in Sussex, with some notes on its song, cries and general deportment. *Brit. Birds* 25: 292–300.
- WARTMANN, B. (1975): Erfolgreiche Brut der Grauammer im Vorderrheinthal. *Orn. Beob.* 72: 282–284.
- WILLIAMSON, K. (1968): Buntings on a barley farm. *Bird Study* 15: 34–37.

J. Hegelbach und Prof. Dr. V. Ziswiler, Universität Zürich-Irchel, Zoologisches Museum, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich.