Der Ornithologische Beobachter

Band 90 / Heft 2 / Juni 1993 *Der Ornithologische Beobachter 90: 85–113 (1993)*

«Unser Weg ging nunmehr durchs Urserntal, das merkwürdig ist, weil es in so grosser Höhe schöne Matten und Viehzucht hat. Hier wachsen keine Bäume; Büsche von Salweiden fassen den Bach ein, und an den Gebirgen flechten sich kleine Sträucher durcheinander. Mir ist's unter allen Gegenden, die ich kenne, die liebste und interessanteste; es sei nun dass alte Erinnerungen sie wert machen, oder dass mir das Gefühl von so viel zusammengeketteten Wundern der Natur ein heimliches und unnennbares Vergnügen erregt.»

Johann Wolfgang Goethe, Briefe aus der Schweiz, 1779

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

Brutbiologie einer Gebirgspopulation der Gartengrasmücke *Sylvia borin*

Michael Widmer

Die Gartengrasmücke ist in der Schweiz und in ganz Mitteleuropa die am weitesten verbreitete Art der Gattung *Sylvia* und besiedelt geeignete Habitate von den Niederungen bis zur Baumgrenze. Häufiger ist nur die Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* (Schifferli et al. 1980, Glutz & Bauer 1991).

Trotz ihrer weiten Verbreitung sind Publikationen zur Brutbiologie der Gartengrasmücke spärlich und beruhen entweder auf Einzelbeobachtungen an wenigen Nestern (Steinfatt 1941, Raines 1945, Schneider 1974, Hellmich 1987), oder es sind summarische Übersichten, basierend auf landesweiten Nestkartenauswertungen (von Haartman 1969, Mason 1976, Bairlein et al. 1980). Eine 5-Jahres-Studie zur Brut- und Populationsbiologie stammt aus Südfinnland (Solonen 1977, 1979). Jahresperiodik, Ernährungs- und Zugphysiologie sowie Jugendentwicklung der Gartengrasmücke wurden hingegen sehr eingehend im Labor untersucht; an ihr wurden grundlegende Erkenntnisse über den Vogelzug gewonnen (Übersicht in Berthold 1990).

Die vorliegende Arbeit enthält quantitative Angaben zur Brutbiologie dieses Langstreckenziehers im Gebirge und vergleicht diese mit Literaturdaten aus den Niederungen. Im Vordergrund stehen folgende Fragen: (1) Bestehen Anpassungen in der Fortpflanzungsstrategie an die verkürzte Brutperiode? (2) Zeigen die Gartengrasmücken spezielle ethologische Anpassungen an die extremen Bedingungen des Gebirgsklimas, und inwieweit unterscheiden sich diese von denen anderer gebirgsbewohnender Singvogelarten? Als Untersuchungsgebiet wurde ein natürliches Auenhabitat im Urserental gewählt. Glutz (1987) hatte dort eine Population mit einer sehr hohen Siedlungsdichte gefunden.

Dank. Herzlichen Dank schulde ich all denjenigen, welche in irgend einer Form zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Besonders danke ich Herrn Prof. U. N. Glutz von Blotzheim für die Betreuung der Arbeit sowie für das Überlassen von Datenmaterial aus dem Jahr 1987, die Mithilfe bei der Feldarbeit und die kritische Durchsicht des Manuskripts. Carl' Antonio Balzari, Toni Fankhauser, Beat Häusler, David Jenny, Andreas Müller, Werner Müller, Martin Roost, Stephan Strebel, Christoph Vogel, Martin Weggler und Christa Wick unterstützten mich bei der Feldarbeit. David Jenny, Markus Jenny, Peter Keusch und Bruno Schelbert

Abb. 1. Blick auf das Untersuchungsgebiet Richtung E (talabwärts). Im Mittelgrund die Furkareuss und die Lorbeerweidengesellschaft. Im Hintergrund sind ausgedehnte Grünerlenbestände am Schattenhang sichtbar (Aufnahme vom 1. August 1990). – *Study area in the Urseren valley in the central Swiss Alps.*

stellten mir Material zur Verfügung. Die Vogelwarte Radolfzell sowie Roland Marti gaben mir zusätzliche Gartengrasmückennester aus den Niederungen. Prof. R. Prinzinger, Universität Frankfurt, stellte mir seine Apparatur für die Nestisolationsmessungen kostenlos zur Verfügung und gewährte mir Gastrecht an seinem Institut; Andrea Misovic-Pressmar, Frankfurt, führte einen Teil dieser Messungen durch. Alex Schläpfer, Christoph Vogel und Martin Weggler lasen das Manuskript kritisch durch und steuerten Verbesserungsvorschläge bei. Paul Mosimann verfasste die englische Zusammenfassung. Den Grundeigentümern und Behörden der Gemeinden Hospental und Realp sowie Herrn G. Gerig, Jagdinspektor des Kantons Uri, danke ich für Ihr Entgegenkommen und Interesse. Beiträge an die Druckkosten habe ich aus Uri vom Kanton, von der Korporation Urseren und von der Naturforschenden Gesellschaft erhalten, wofür ich herzlich danke. Ebenso danke ich der Stiftung für Suchende, Luzern, für einen Druckkostenbeitrag. Schliesslich bin ich in grosser Dankbarkeit meinen Eltern verbunden, welche mir mein Studium ermöglichten und mir in jeder Form Hilfe und Unterstützung gewährten.

1. Untersuchungsgebiet und Methode

1.1. Lage und Geologie

Das Untersuchungsgebiet liegt im Urserental (Kanton Uri) in den Zentralalpen. Das Haupttal ist ein vom Gletscher geformtes Trogtal mit steilen Hängen und hohen breiten Schultern und liegt mit dem Rhein- und Rhonetal in der gleichen, von SW nach NE verlaufenden tektonischen Linie. Der Untergrund des Talbodens besteht zum grössten Teil aus mesozoischen Sedimentgesteinen, an der Oberfläche befinden sich Sand- und Kiesalluvionen. Durch Rodungen wurde das Urserental schon im Mittelalter bis auf wenige Reste (Bannwälder) fast vollständig entwaldet (Kägi 1973).

Die Untersuchungsfläche (46°36'N, 8°31'E) befindet sich südlich der Furka-

reuss im ebenen Talboden zwischen Realp und Zumdorf (Gemeinde Hospental). Sie misst 18,25 ha und liegt in 1496–1510 m ü.M. Mitten durch das Gebiet führen eine Hauptstrasse und eine Eisenbahnlinie.

1.2. Vegetation

Die Untersuchungsfläche befindet sich vollständig im Bereich einer Aue der Subalpinstufe und enthält die charakteristischen, durch die Dynamik des Flusses geprägten Pflanzengesellschaften (Abb. 1). Wichtigstes Element ist die Lorbeerweiden-Gesellschaft *Salicion pentandrae*. Ihre Struktur wird in erster Linie durch die Reifweide *Salix daphnoides* und die Lorbeerweide *Salix pentandra* bestimmt. Beide werden vielfach baumförmig, erreichen eine Höhe von bis zu 7 m und ragen somit über die niedrige, zur Vegetationszeit stellenweise fast undurchdringliche Unterschicht hinaus. Dieses 2,0–2,5 m hohe Dickicht wird hauptsächlich durch die hier sehr häufige Bastardform Hegetschweilers Weide *Salix* × *hegetschweileri* gebildet; diese kommt in der Schweiz nur im Urserental und auf dem Gletschboden (Kt. Wallis) vor (Lautenschlager 1991). Zu diesen bestandsaufbauenden Weidenarten gesellen sich in abnehmender Häufigkeit Grünerle *Alnus viridis*, welche die feuchteren Stellen im Gebiet bevorzugt, sowie Spiessweide *Salix hastata*, Traubenkirsche *Prunus padus*, Purpurweide *Salix purpurea* und Vogelbeere *Sorbus aucuparia*. In der Krautschicht unter den Sträuchern dominieren verschiedene Gräser und Doldenblütler sowie Grauer Alpendost *Adenostyles alliariae* und Verschiedenblättrige Kratzdistel *Cirsium heterophyllum*. Entlang von Wegen und Trampelpfaden sowie auf den offenen Sandflächen, welche insbesondere durch das Hochwasser im August 1987 neu entstanden sind, findet man als häufigste Arten die Kriechende Quecke *Agropyron repens*, das Schmale Straussgras *Agrostis tenuis* und die Verschiedenblättrige Kratzdistel. Im feuchteren Teil der Untersuchungsfläche kommen stellenweise auch Flachmoorgesellschaften vor. In der Vergangenheit gerodete Gebüschflächen werden heute zum Teil als Weide- und Wiesland genutzt; die Wiesen werden gedüngt und dienen der Heuproduktion.

1.3. Klima und Witterung

Trotz der Lage in der inneren Alpenkette ist das Klima des Urserentals atlantisch geprägt und rauh, mit relativ niedrigen Temperaturen, bedeutenden Temperaturschwankungen und häufigen Niederschlägen. Die langjährigen Temperaturmittel (1901–1960) von Andermatt (1442 m ü.M.) liegen bei –6,0 °C im Januar, 11,7 °C im Juli und 3,1 °C im Jahresdurchschnitt. Die Jahresniederschläge erreichen im Talboden von Andermatt 1480 mm, bei Realp ca. 1600 mm und sind gleichmässig über die Monate verteilt. Eine geschlossene Schneedecke erstreckt sich über durchschnittlich 161 Tage und bleibt regelmässig bis Ende April/Anfang Mai im Talboden liegen (Kägi 1973). Im Untersuchungsgebiet sind in allen Monaten Schneefälle möglich; nur im Juli und August treten keine Frosttage auf.

Da sich das Untersuchungsgebiet im ebenen Talboden befindet, bilden sich am frühen Morgen zeitweise Kaltluftseen, was insgesamt zu deutlich ausgeprägteren täglichen Schwankungen der Temperaturen führt als auf den nahen Berggipfeln. Praktisch an allen Tagen weht ein schwacher Wind, meistens als typischer Berg-Talwind in der zweiten Tageshälfte. Bedingt durch die Lage des Urserentals in der SW–NE-Achse ist die tägliche Sonnenscheindauer gegenüber vielen in Nord–Süd-Richtung verlaufenden Gebirgstälern verlängert.

Über die Witterung der vier Untersuchungsjahre sowie markante Abweichungen vom 10-Jahres-Mittel 1979–1988 gibt Tab. 1 Auskunft. Der genaue Verlauf der mittleren Tagestemperaturen (= mT) zwischen Mitte Mai und Mitte Juli ist Abb. 4 zu entnehmen.

Längerdauernde, ungünstige Witterungsverhältnisse – geprägt durch markante Temperaturstürze, tiefe Temperaturen und

Tab. 1. Witterung der Monate Mai bis August in den Untersuchungsjahren 1989–1992 verglichen mit dem 10-Jahres-Mittel 1979–1988 der SMA Wetterstation beim Pfarrhaus Andermatt 1442m ü.M. (Ann. Schweiz. Meteorolog. Anst. 1979–1986 und SMA Klimadienst briefl.). Vom 10-Jahresmittel abweichende Werte (> 2°C bei den Temperaturen; > 25% bei den Niederschlägen) sind kursiv dargestellt. – *Mean daily air temperature and monthly temperature minima (°C), monthly total precipitation (mm) and snowfall (cm), as well as number of days with snowfall and with a snowcover; data taken from a meteorological station some 6km from the study area. Values deviating by more than 2°C (temperatures) or more than 25 percent (precipitations) from the 10-year means are italicized.*

		Mai	Juni	Juli	Aug.
Lufttemperatur (°C), Tagesmittel	**1979–88**	**6,3**	**9,6**	**12,3**	**11,7**
	1989	8,2	9,1	12,5	12,2
	1990	*9,2*	9,4	12,0	12,8
	1991	*3,7*	9,2	13,5	13,1
	1992	*9,2*	9,5	13,2	*14,5*
Tiefste Temperatur des Monats (°C)	**1979–88**	**−3,5**	**−0,5**	**2,8**	**1,9**
	1989	−1,9	−0,2	4,8	2,0
	1990	*−0,5*	0,9	3,9	0,3
	1991	−3,5	0,8	3,5	*5,3*
	1992	*1,0*	1,2	*5,5*	*5,0*
Niederschlag, Monatssumme (mm)	**1979–88**	**146**	**124**	**122**	**127**
	1989	*46*	*55*	112	98
	1990	*54*	127	*62*	*47*
	1991	*100*	*179*	129	*41*
	1992	*20*	*173*	*84*	156
Neuschneemenge, Monatssumme (cm)	**1979–88**	**35,0**	**5,4**	**0**	**0**
	1989	1	0	0	0
	1990	0	0	0	0
	1991	45	5	0	0
	1992	0	0	0	0
Anzahl Tage mit Schneefall	**1979–88**	**7,2**	**2,4**	**0,4**	**0,2**
	1989	1	3	0	0
	1990	0	2	0	0
	1991	14	2	0	0
	1992	0	1	0	0
Anzahl Tage mit Schneedecke > 50%	**1979–88**	**12,6**	**1,0**	**0**	**0**
	1989	4	0	0	0
	1990	0	0	0	0
	1991	9	1	0	0
	1992	6	0	0	0

hohe Niederschlagsmengen in Form von Regen und Schnee – sind im Urserental keine Seltenheit. Alljährlich traten während der Brutzeit der Gartengrasmücke solche Schlechtwetterphasen auf, besonders Anfang/Mitte Juni, seltener und weniger ausgeprägt im Juli und August.

1.4. Phänologie und Vegetationsentwicklung

Der phänologische Rhythmus von Pflanzen (Austrieb bis Samenreife) ist in beträchtlichem Mass Ausdruck der standörtlichen Temperaturwirkung. Zur Ergänzung der meteorologischen Daten wurde daher zwecks besserer Charakterisierung der lokalklimatischen Bedingungen sowie der Unterschiede zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren die Phänophasen der wichtigsten Pflanzenarten festgehalten (Tab. 2).

Frühlingseinzug und Vegetationsentwicklung verliefen 1989 und 1990 normal. Dagegen liess der ausserordentlich warme

Tab. 2. Blühphasen und Laubaustrieb einiger Straucharten in der Lorbeerweidengesellschaft des Urserentals 1989–1992. 27. Pentade = 11.–15.5.; 32. Pentade = 5.–9.6.; 37. Pentade = 30.6.–4.7. B = die ersten Individuen beginnen zu blühen; **V** = das Gros des Bestands steht in Vollblüte; E = das Gros des Bestands ist am Verblühen, wenige Ex. stehen noch in Vollblüte. 4 = Blatt aus Knospe tretend; 5 = Blatt in Entfaltung; 6 = Blatt voll entfaltet. – *Flowering periods and bud opening of some bushes in the study area during 1989–1992. B = the first individuals begin to bloom; V = period of full bloom; E = end of bloom; 4 = leaf sprouting; 5 = leaf developing; 6 = leaf fully developed.*

	Pentade										
Art und Jahr	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
1989											
Salix × hegetschweileri				E							
Salix × hegetschweileri		4			5–	6					
Prunus padus			B	**V**	**V**	**V**–	E				
Salix pentandra ♂					B	**V**	**V**	**V**	E		
1990											
Salix × hegetschweileri	**V**	**V**	E								
Salix × hegetschweileri		5			6						
Prunus padus	B	**V**	**V**	**V**	E						
Salix pentandra ♂			B	B	**V**	**V**	**V**–	E			
1991											
Salix × hegetschweileri				B	**V**	**V**–	E				
Salix × hegetschweileri				4		5		6			
Prunus padus					B	**V**	**V**	**V**–	E		
Salix pentandra ♂							B	B–	**V**	**V**–	E
1992											
Salix × hegetschweileri		B	**V**	**V**–	E						
Salix × hegetschweileri		4		5		6					
Prunus padus			B	**V**	**V**	**V**–	E				
Salix pentandra ♂					B	**V**	**V**	**V**–	E		

März 1991 (der wärmste des Jahrhunderts, Monatsmittel 2,7 °C; normal wären –1,2 °C) die Schneedecke grösstenteils schmelzen und die Vegetation verfrüht spriessen. Eine 8tägige Kälteperiode Ende April führte zu Frostschäden bei den jüngsten Weidentrieben (vor allem *Salix × hegetschweileri*). Als Folge davon verzögerte sich der Laubaustrieb; die Blattmasse blieb bei vielen Exemplaren gering. Ab Mitte Juni kam es zu einer Massenentwicklung von Spannerraupen Geometridae (als indirekte Folge der Frostschäden?). Diese frassen stellenweise ganze Weidenbüsche kahl (ca. 5 % der Fläche); besonders betroffen war wiederum *Salix × hegetschweileri*, die wichtigste Nestträgerpflanze der Gartengrasmücke. Auch 1992 kam es zu einer Gradation von Spannerraupen; von Frassschäden war in diesem Jahr vor allem *Salix daphnoides* betroffen.

1.5. Material und Methode

Die Datenaufnahme erfolgte 1989–1992 jeweils von Mitte Mai (1989 ab Anfang Juni) bis Ende August (1992 bis Ende Juli). 1989 besuchte ich das Untersuchungsgebiet an durchschnittlich 3–4 Tagen, 1990–92 an 5 Tagen pro Woche. Zur Ergänzung wurden zum Teil Daten von Glutz (1987) in die Auswertung einbezogen.

Phänologischer Kalender: Während der ganzen Untersuchungszeit hielt ich die Entwicklungsstadien (Blühbeginn, Vollblüte, Stadien der Blattentwicklung) aller Sträucher und einiger Kräuter fest. 1989 erfolgte die Datenaufnahme einmal pro Woche. Ab 1990 wurde die Vegetationsentwicklung detaillierter und zweimal pro Woche festgehalten und mit Photos dokumentiert. Als weitere phänologische Bezugsgrösse ver-

folgte ich 1991 und 1992 den Wachstumsverlauf der Spannerraupen. Dazu wurden alle 5 Tage von *Salix* × *hegetschweileri* und *Salix pentandra* je eine Probe von 10–50 Ex. eingesammelt, in 70% Alkohol konserviert und später im Labor vermessen (Genauigkeit 0,5 mm).

Nestersuche: Für die Ermittlung der brutbiologischen Daten suchte ich die ganze Untersuchungsfläche mindestens dreimal bis Mitte Juli nach Nestanfängen und Brutnestern ab. Die Nester markierte ich mit einem in der Nähe aufgehängten Plastikband. Die Suche nach Nestern erwies sich mit fortschreitender Belaubung der Sträucher und Wachstum der Krautschicht als immer schwieriger. Der Sucherfolg von Brutnestern kann aufgrund der Funde von vorjährigen Nestern im darauffolgenden Frühling ungefähr abgeschätzt werden und liegt für alle Jahre zwischen 80–85%.

Nestkontrollen: Die Brutnester kontrollierte ich in regelmässigen Abständen (1989 4–5 Tage, ab 1990 2–3 Tage). Nester mit bekanntem Legebeginn wurden weniger häufig kontrolliert als andere. Der Legebeginn wurde bei Bruten, welche erst in der Bebrütungs- oder Nestlingsphase gefunden wurden, berechnet; Annahme: Brutdauer 12 Tage, Bebrütungsbeginn bei Ablage des letzten Eies, Legeintervall 24 Stunden, Altersbestimmung der Nestlinge anhand von Gewicht und Federlänge (HS 8).

Bei 28 Bruten mit Verlusten während der Bebrütungsphase (vor allem 1991 und 1992) konnte ich den Legebeginn nur auf die Pentade genau ermitteln (anhand Embryonalentwicklung). Für die Berechnung des Medians der Legebeginne (Abb. 4) wurden diese Bruten mitberücksichtigt und dem mittleren Tag der Pentade zugeordnet. Alle Nestlinge (total 313) markierte ich im Alter von 6 Tagen (ausnahmsweise mit 5 bzw. 7 Tagen) mit einem Alu-Ring. Am 10. und 11. Lebenstag erfolgten aus einer Distanz, die keine vorzeitige Nestflucht auslöste (≥ 2 m), eine bis mehrere letzte Kontrollen.

Brutpflege, Fütterungsfrequenz: Die Bebrütungsfrequenz wurde mit 2 Methoden ermittelt: (1) Während der Bebrütungsphase kontrollierte ich aus genügender Distanz möglichst viele Nester und hielt die An- bzw. Abwesenheit brütender Altvögel fest. (2) Detailliertere Resultate zur Brutpflege (Brüten, Hudern) und zum Anteil der Geschlechter sowie zu Fütterungsfrequenz gewann ich 1992 an 2 Brutnestern durch Intensivbeobachtungen aus dem Tarnzelt.

Nestisolationsmessungen: Nach dem Ausfliegen der Jungen wurden alle gut erhaltenen Nester eingesammelt, an der Luft getrocknet und gewogen (Genauigkeit 0,1 g). Bezüglich Nestgewicht und Isolationseigenschaften wurden sie mit 9 Brutnestern aus den Niederungen (Bodensee und Region Zürich) verglichen. Die Bestimmung der Isolationswerte von Gebirgs- und Niederungsnestern konnte mit einer speziell dafür gebauten Messeinrichtung am Zoologischen Institut Frankfurt a.M. vorgenommen werden (Näheres zur Methode s. Prinzinger 1992).

2. Ergebnisse

2.1. Nestbau und Neststandort

2.1.1. Bau der Männchennester und Paarbildung

Erste Nestbautätigkeit konnte frühestens 7 Tage (1990) nach Ankunft der ♂ im Brutgebiet festgestellt werden. Diese ersten Nestanlagen, im folgenden als Männchennester (engl. «cock nest») bezeichnet, werden meist gut versteckt in die Sträucher gebaut. Gewöhnlich bestehen sie nur aus wenigen Grasrispen (vor allem von *Agrostis tenuis*), einige sind aber stattliche, unordentliche Haufen aus dürren Grashalmen und -rispen und können mehrere Gramm wiegen (Abb. 2). Der Bau von Männchennestern konnte während der ganzen Brutzeit nachgewiesen werden. Sie sind unregelmässig über die Untersuchungsfläche verteilt; die durchschnittliche Anzahl schwankte zwischen 1,2 und 2,0 pro Revier und Jahr. Maximal wurden 8 Nestplattformen auf einer

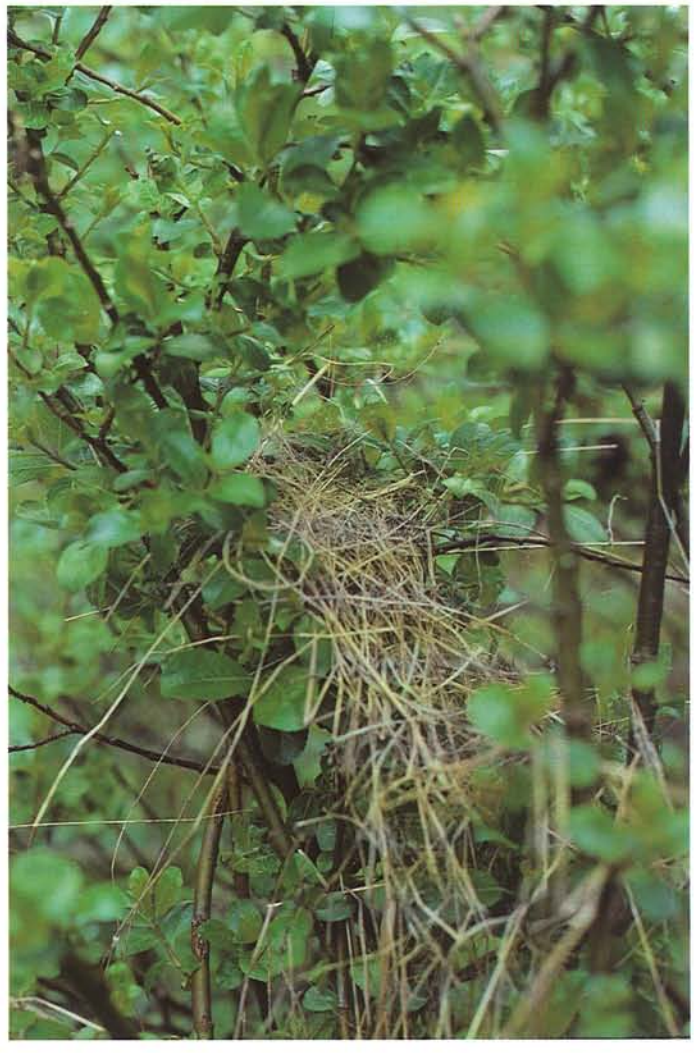


Abb. 2. Männchennest in Hegetschweilers Weide (Aufnahme vom 4. Juni 1992). – *Cock nest, built in Salix × hegetschweileri.*

Fläche von 180 m² in einem Revier gefunden; sie stammten von einem ♂, das sich erst zu einem späten Zeitpunkt verpaarte. Bei Kontrollen von früh gebauten Männchennestern waren einige nicht mehr aufzufinden oder nur noch in spärlichen Resten vorhanden; ein Abbau ist wahrscheinlich.

Wenige Male konnten singende ♂ auf oder unmittelbar neben Männchennestern beobachtet werden. Dabei äusserten sie nicht wie gewohnt Reviergesang, sondern einen halblauten, schwätzenden und nicht klar in Strophen gegliederten Werbegesang (engl. «courtship-song»). In 2 Fällen sangen ♂ auch bei vorjährigen Brutnestern. Beobachtungen zur Paarbildung und zum Balzverhalten gelangen nur wenige. Zweimal präsentierten sich ♂ dem sich nähernden ♀ während des Gesangsvortrags (Werbegesang) mit einem Grashalm bzw. Krautstengel im Schnabel. In einem anderen Fall zitterte ein singendes ♂ in aufrechter Hal-

tung mit waagrecht ausgebreiteten, leicht angewinkelten Flügeln in schneller Frequenz (Dauer ≥ 1,5 min) in Anwesenheit eines ♀ in der Nähe eines vollendeten Brutnests.

Angaben zur Bedeutung dieser Männchennester sind spärlich. Raines (1945) konnte beobachten, dass die ♂ bevorzugt in der Nähe dieser «cock nests» singen; zudem sollen diese auch als Ort der Paarbildung dienen. Ist diese vollzogen, scheinen die ♀ entweder eines der Männchennester oder einen völlig neuen Nistplatz auszuwählen, wobei sich dann beide Partner am Bau des Brutnestes beteiligen sollen. Lokale Ansammlungen von solchen Männchennestern stellten auch Norris (1983) und Burkitt (1928) fest; letzterer fand bis zu 20 solcher «dummy nests» in einem Revier. Einen Abbau von Männchennestern vermutet auch Siefke (1962) bei der Dorngrasmücke *Sylvia communis*.

Nach Sauer (1956) versuchen singende ♂ mit Nistmaterial im Schnabel, ♀ an ihren ausgewählten Neststandort zu locken (Nestplatzzeigen). Beidseitiges Fächern und Flügelzittern ist ein fester Bestandteil der Hauptbalz des ♂ (Sauer 1956, Glutz & Bauer 1991).

2.1.2. Bau der Brutnester

Brutnester werden einerseits auf einem Männchennest errichtet, andererseits konnte der Bau von Brutnestern auch an Standorten nachgewiesen werden, wo vorher keine Nestplattform bestand. In einem Fall wurde das Brutnest nur wenige cm neben einem bestehenden Männchennest gebaut. Der Bau der ersten Brutnester fällt in eine Phase, wo das Blattwerk der Sträucher noch nicht voll entfaltet ist und die Nester zum Teil noch recht auffällig und leicht zu finden sind.

Da die meisten Nester erst während des Baus gefunden wurden, sind die Werte zur Nestbaudauer als Minimalwerte zu betrachten. Da Vögel während der Nestbauphase auf Störungen empfindlich reagieren, wurde auf häufiges Kontrollieren verzichtet. Die Nestbaudauer von Erstbruten beträgt 3–4 Tage (n = 8). In einem Fall dauerte der Nestbau 6 Tage, wobei aber zwischen der Fertigstellung des Aussenbaus und der Auskleidung der Mulde (Innenbau) eine Pause von 3 Tagen lag. Das Intervall zwischen Fertigstellung des Nestes und Eiablage beträgt im Mittel 2,4 (1–4) Tage (n = 17). Bei Ersatz- und Zweitbruten scheinen Nestbaudauer und Intervall kürzer zu sein. So wurden bei einem Ersatzgelege 2 Tage nach Fertigstellung des Aussenbaus bereits das erste Ei im Nest gefunden.

2.1.3. Neststandort

Geeignete Neststandorte dürften der Gartengrasmücke in der Lorbeerweiden-Gesellschaft, zumindest in Jahren ohne Raupenfrass, fast in unbeschränkter Anzahl zur Verfügung stehen. 98% aller Männchen- und Brutnester befanden sich in Sträuchern. Nur in *Salix purpurea*, welche sich aufgrund ihrer Physiognomie nicht als Nestträgerpflanze eignet, wurde nie ein Nest gefunden. Die restlichen 2% der Nester standen in Himbeere oder Kräutern. Die Verteilung der Brutnester auf die nesttragenden Gebüsche entsprach 1989 und 1990 ungefähr dem Angebot (Tab. 3). In den anderen Jahren wurde *Alnus viridis* als Nestträgerpflanze überproportional bevorzugt.

Die Standhöhe von 190 vermessenen Brutnestern betrug 93 ± 42 (15–218) cm, wobei 73% aller Nester in einer Höhe zwischen 0,5 und 1,5 m angelegt wurden. Zwischen den einzelnen Jahren traten signifikante Unterschiede auf (ANOVA: $\hat{F} = 5{,}90 > 5{,}42 = F_{(3;\ 186;\ 0.001)}$). Dabei ausschlaggebend sind die Brutnester 1992, welche mit M_{52} 75 ± 31 cm deutlich tiefer lagen als diejenigen der Jahre 1989–91 mit M_{138} 100 ± 43 cm; innerhalb dieser Jahre waren keine Unterschiede festzustellen (ANOVA: $\hat{F} = 1{,}19 < 2{,}30 = F_{(2;135;0,10)}$).

Die Standhöhe von 223 Männchennestern aus den Jahren 1989–91 betrug 102 ± 39 (24–205) cm. Zwischen den Jahren konnte ein schwach signifikanter Unterschied

Tab. 3. Prozentuale Verteilung der Brutnester (BN) 1987/1989–1992 und der Männchennester (MN) 1990, 1991 auf die Nestträgerpflanzen im Urserental. In der untersten Zeile ist die Irrtumswahrscheinlichkeit für Verteilungen angegeben, welche sich vom vorhandenen Angebot unterscheiden (chi²-Test, FG = 5). Die am meisten abweichenden Einzelwerte sind fett dargestellt. Das Angebot der Straucharten (0–2 m Höhe) wurde 1990 aufgrund von Linientaxierungen entlang von 7 repräsentativen Teilstrecken (Gesamtlänge: 490 m) geschätzt. – *Percentage distribution of brood nests (BN) and cock nests (MN) in different species of bushes. The bottom line gives the significance levels for distributions differing from the available offer. Boldface type indicates single values differing the most.*

Art n	Angebot	BN 87 18	BN 89 34	BN 90 40	BN 91 60	BN 92 54	MN 90 71	MN 91 55
Alnus viridis	15,3	**44,4**	14,7	20,0	**30,0**	**33,3**	7,0	21,8
Sorbus aucuparia	0,5	5,6	2,9	0	1,7	1,9	0	0
Prunus padus	7,0	0	2,9	5,0	3,3	5,6	5,6	7,3
Salix hastata	12,5	} 44,4	} 73,5	15,0	10,0	7,4	9,9	5,5
Salix × hegetschweileri	45,2			57,5	48,3	44,4	**71,8**	**61,8**
Salix daphnoides	4,7	0	0	0	3,3	0	0	0
Salix pentandra	11,4	5,6	2,9	0	3,3	1,9	2,8	3,6
Salix purpurea	2,9	0	0	0	0	0	0	0
Rubus idaeus u. a.	0,5	0	2,9	2,5	0	5,6	2,8	0
Irrtumswahrscheinlichkeit ($p <$)		0,025	n.s.	n.s.	0,025	0,001	0,001	0,025

festgestellt werden (ANOVA: $\hat{F} = 3{,}36 > 3{,}00 = F_{(2;\ 220;\ 0{,}05)}$). Unterschiede in der Neststandhöhe zwischen Brut- und Männchennestern innerhalb der einzelnen Jahre traten jedoch nicht auf (z-Test, $p > 0{,}1$).

Die Höhe der Brutgebüsche betrug M_{158} 164 ± 46 (70–300) cm. Zwischen der Neststandhöhe und der Vegetationshöhe besteht eine positive Korrelation ($r = 0{,}67$, $p < 0{,}001$). Im Durchschnitt stehen die Nester bei M_{158} 58 ± 18 (18–89) % der Vegetationshöhe, was bedeutet, dass im allgemeinen das Nest etwas oberhalb der Mitte des Brutbusches angelegt wird. Diese Tatsache stimmt gut mit der Physiognomie der häufigsten Nestträgerpflanzen *Salix × hegetschweileri* und *Alnus viridis* überein, deren Verzweigungen und Blattwerk vor allem in der oberen Hälfte optimalen Sichtschutz sowohl gegen oben als auch gegen unten bieten.

Eine Erklärungsmöglichkeit für die Bevorzugung von *Alnus viridis* 1987, 1991 und 1992 könnten die hohen Niederschlagssummen im Juni dieser Jahre sein (1987: 237 mm; Tab. 1), welche die Blattentwicklung dieser feuchtigkeitsliebenden Art beschleunigten. 1991 und 1992 war die Präferenz für die Grünerle auch eine unmittelbare Reaktion auf die z.T. durch Raupenfrass stark in Mitleidenschaft gezogenen Weiden. Die markante Abweichung der mittleren Neststandhöhe 1992 kann als Folge des massiven Raupenfrasses im Vorjahr gedeutet werden.

Die Neststandhöhen im Urserental sind die bisher höchsten aus der Literatur bekannten; zum Vergleich: Grossbritannien M_{560} 50 cm (Mason 1976), Finnland M_{233} 55 cm (von Haartman 1969), Polen M_{144} 62 cm (Bocheński 1985) und Süddeutschland M_{642} 76 cm (Bairlein et al. 1980). Solche Vergleiche sind allerdings nur bedingt sinnvoll, da Angebot und Höhe der Nestträgerpflanzen, Feinddruck und interspezifische Konkurrenz durch andere Arten in unterschiedlichen Gebieten sehr verschieden sein können. Eine allmähliche Zunahme der Neststandhöhe mit fortschreitender Jahreszeit, wie sie Bairlein et al. (1980) in Süddeutschland fanden, konnte im Urserental, wo sich die meisten Nester in Sträuchern befinden, nicht bestätigt werden.

Abb. 3. Vergleich zwischen einem Nest aus dem Untersuchungsgebiet (rechts; Gewicht 11,4 g) und einem Nest aus den Niederungen (links; Gewicht 5,5 g). – *Comparison between a nest from the study area (right) and a nest from the lowlands (left).*

2.2. Nestgewicht und Nestisolation

2.2.1. Nestmasse und Nestgewicht

Gartengrasmückennester aus dem Gebirge unterscheiden sich von solchen aus den Niederungen durch höheres Gewicht und grössere Dimensionen (Abb. 3). Das mittlere Trockengewicht von insgesamt 147 Nestern beträgt 10,2 ± 2,8 g, wobei zwischen den Jahren keine signifikanten Unterschiede auftraten (Kruskal-Wallis-Test, $p > 0{,}1$). Die Variationsbreite ist beträchtlich; das leichteste vollständig erhaltene Nest wiegt nur 5,5 g, das schwerste 20,9 g. Beziehungen zwischen Nestgewicht und Nestbauzeitpunkt bzw. Nestbaupentade ($r = 0{,}009$, $n = 121$) oder zur Nestträgerpflanze konnten nicht gefunden werden.

Bei 40 Nestern betrug der Aussendurchmesser 120 ± 10,3 mm (nur das kompakte Nest berücksichtigt; ohne abstehende Halme) und der Muldendurchmesser 59 ± 2,9 mm; aus der Differenz ergibt sich eine durchschnittliche Nestwanddicke von 30,5 mm. Der Aussenbau besteht hauptsächlich aus Gramineenhalmen, daneben findet man Krautstengel und Würzelchen; das Nestinnere ist mit feineren Grashalmen und -rispen oder Würzelchen ausgekleidet (quantitative Angaben in Glutz 1987).

Nester aus den Niederungen sind deutlich leichter; Brutnester aus dem Bodenseegebiet und aus der Region Zürich wiegen im Mittel M_9 6,7 ± 1,3 (5,0–8,2) g. Das Gewicht weiterer 13 Gartengrasmückennester aus dem Bodenseeraum beträgt 6,6 ± 1,7 g (Berthold et al. 1990). Ebenso unterscheiden sich Nester aus den Niederungen auch in bezug auf die Ausdehnung der Nestwand; 67 Nester aus Polen hatten eine mittlere Nestwanddicke von 21,5 mm (Bocheński 1985), 13 Nester vom Bodensee eine solche von 23,5 mm (Berthold et al.

1990). Bezüglich Nistmaterial bestehen zwischen Nestern aus dem Urserental und solchen aus den Niederungen keine qualitativen Unterschiede (Bocheński 1985, Glutz & Bauer 1991).

2.2.2. Nestisolation

Nestgewicht und Wärmeisolationsvermögen sind schwach signifikant korreliert (r_s = 0,71, $p < 0,05$); ein genereller Unterschied der Isolationswerte zwischen Gebirgsnestern und Niederungsnestern unabhängig vom Nestgewicht ergab sich bei dieser kleinen Stichprobe nicht (Tab. 4).

Der Bau von schwereren und besser isolierenden Nestern als Kälteschutz scheint für im Gebirge brütende Populationen verschiedener Arten charakteristisch zu sein (Glutz 1990). Weil die Gartengrasmücken im Gebirge dieselben Nestmaterialien verwenden wie ihre Artgenossen in den Niederungen, bleibt das Wärmeisolationsvermögen der Gebirgsnester trotz höherem mittlerem Nestgewicht aber relativ tief (Tab. 4). Die Messungen wurden jedoch bei ruhiger Luft durchgeführt. Palmgren (1939) stellte bei Isolationsmessungen von Gartengrasmückennestern aus Finnland (Gewicht unbekannt) eine Verdoppelung der Wärmedurchlässigkeit zwischen ruhiger und bewegter Luft fest. Bei Wind dürften die Isolationseigenschaften der auffällig dickeren Gebirgsnester relativ besser sein.

Tab. 4. Durchschnittlicher Isolationswert und Trokkengewicht von 4 Gebirgsnestern (G; Urserental) und 3 Nestern aus den Niederungen (N; Bodenseeraum, Region Zürich; je 3 Messungen). Zum Vergleich die entsprechenden Werte eines Nestes vom Birkenzeisig *Carduelis flammea* aus dem Urserental. Diese Finkenart verwendet für die Auskleidung der Nestmulde viel Pflanzenwolle, ein Material welches viel bessere Isolationseigenschaften aufweist. – *Mean value of insulation and dry weight of 4 nests from the study area (G) and 3 nests from the lowlands (N). Corresponding values of a Redpoll nest are given for comparison.*

Nestnummer	Isolationswert ($J/h\,cm^2\,°C$)	Gewicht (g)
G-1	2,6	15,6
G-2	2,5	12,7
G-3	2,5	10,2
G-4	2,4	6,7
N-1	1,9	8,1
N-2	2,0	7,2
N-3	2,0	6,5
Birkenzeisig	*4,4*	*12,5*

2.3. Legebeginn und Legezeitraum

Das Intervall zwischen Ankunft und erster Eiablage schwankte zwischen 13 (1990) und mindestens 20 Tagen (1987) und war nicht vom Erstankunftsdatum abhängig (r_s = 0,55, $p > 0,1$; $n = 5$).

Zeitpunkt der ersten Eiablage und des Median des Legebeginns für Erstbruten variieren von Jahr zu Jahr erheblich. Zwischen dem Beginn der Eiablage im frühesten Jahr (1990) und im spätesten Jahr (1987) liegen 20 Tage (Abb. 4). Die Legemuster 1987, 1989 und 1990 sind eingipflig, diejenigen der Jahre 1991 und 1992 lassen aufgrund hoher Ausfälle bei den Erstbruten einen zweiten Gipfel (Ersatzbruten) erkennen. Zunehmende Synchronisation bei den Erstbruten in Jahren mit spätem Legebeginn konnte nicht festgestellt werden.

Eine auffällige Besonderheit zeigt sich im Legemuster 1991, bei welchem zwischen dem Legebeginn der ersten und zweiten Brut ein Intervall von 5 Tagen liegt. Beim ♀ (N 864), welches 1991 bereits am 7.6. mit Legen begann, handelte es ich um ein ortstreues, mindestens 3jähriges Ex., welches im Vorjahr zweimal erfolgreich gebrütet hatte. Bei den folgenden Betrachtungen wird dieses ausserordentlich frühe Datum nicht berücksichtigt und für 1991 der 12.6. als Datum der ersten Eiablage gewertet.

Zwei Fragen sollen nun beantwortet werden: Inwieweit werden die Legebeginndaten insbesondere der frühen Bruten durch die momentan herrschenden Temperaturen beeinflusst? Welche Faktoren sind für die erheblichen jährlichen Schwankungen des Datums der ersten Eiablage verantwortlich?

Die mT derjenigen Tage, an welchen ein Legebeginn erfolgte (nur Gelege mit exakt

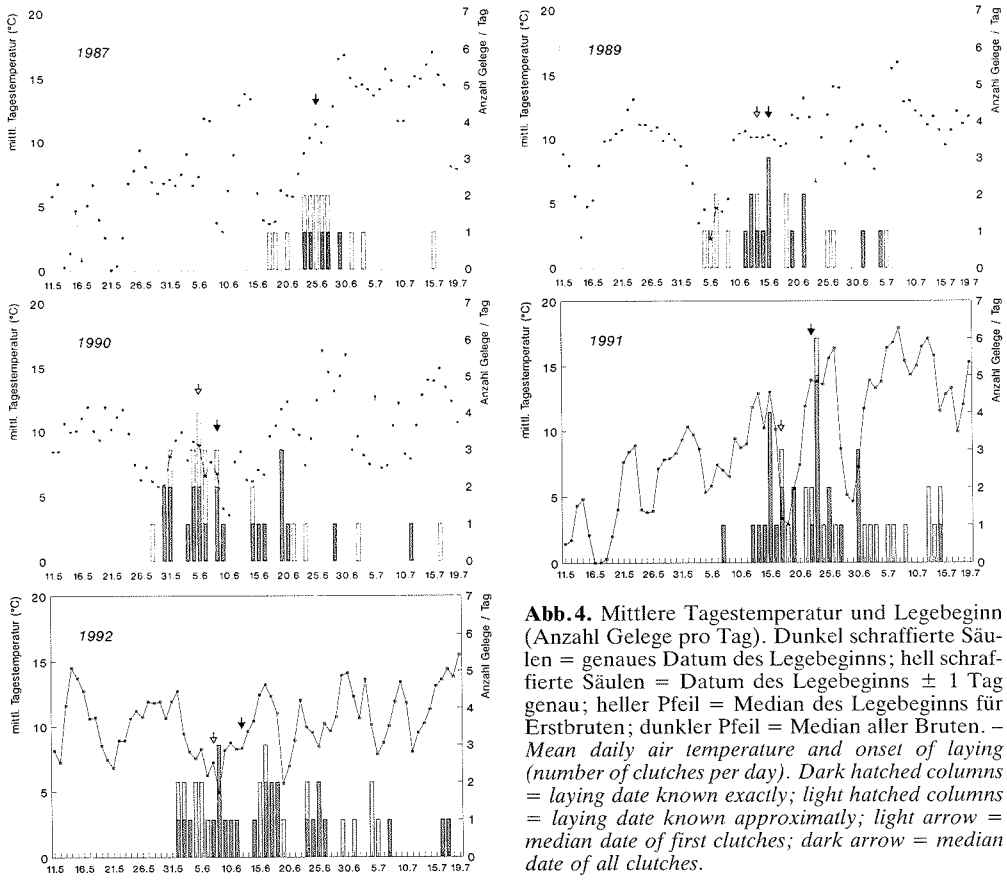


Abb. 4. Mittlere Tagestemperatur und Legebeginn (Anzahl Gelege pro Tag). Dunkel schraffierte Säulen = genaues Datum des Legebeginns; hell schraffierte Säulen = Datum des Legebeginns ± 1 Tag genau; heller Pfeil = Median des Legebeginns für Erstbruten; dunkler Pfeil = Median aller Bruten. – *Mean daily air temperature and onset of laying (number of clutches per day). Dark hatched columns = laying date known exactly; light hatched columns = laying date known approximatly; light arrow = median date of first clutches; dark arrow = median date of all clutches.*

Tab. 5. Anzahl Tage mit einer durchschnittlichen Tagestemperatur ≥ 6, 7, 8, 9 oder 10°C innerhalb der Zeitspanne von 15 Tagen vor dem Datum der ersten Eiablage (oben) bzw. vor dem Median des Legebeginns für Erstbruten (unten) 1987, 1989–1992. – *Number of days with mean daily air temperature ≥ 6, 7, 8, 9, or 10°C within a period of 15 days before the earliest laying date (top) and the median date of all first clutches (bottom) respectively.*

Jahr	Datum	Anzahl Tage				
		≥ 6°C	≥ 7°C	≥ 8°C	≥ 9°C	≥ 10°C
Erste Eiablage						
1990	28.5.	15	14	12	12	9
1992	1.6.	15	14	13	10	10
1989	4.6.	14	13	12	12	9
1991	12.6.	13	12	8	5	1
1987	17.6.	11	9	7	6	5
Median Legebeginn Erstbruten						
1990	5.6.	13	11	8	7	3
1992	7.6.	15	14	13	10	9
1989	13.6.	9	8	7	7	4
1991	17.6.	13	12	10	8	5
1987	25.6.	9	7	6	5	4

bekanntem Legebeginn berücksichtigt) unterscheidet sich nicht von solchen Tagen, an welchen keine erste Eiablage stattfand (für den Test wurden nur die ersten 15 Tage der Jahre 1989–92 berücksichtigt; Mann-Whitney-Test, $p > 0{,}1$). Entscheidender als der Legebeginn ist der Zeitpunkt der Ovulation (Eisprung); dieser ist nicht genau feststellbar, dürfte aber ca. 24h vor der Ablage des ersten Eies erfolgen (Stresemann 1927–34; Bezzel & Prinzinger 1990). Eine Abhängigkeit der Ovulation für das erste Ei von der Temperatur konnte ebenfalls nicht nachgewiesen werden. Der Durchschnitt aller mT derjenigen Tage, an welchen sicher ein Eisprung erfolgte, liegt mit M_{34} 9,5 (2,9–13,9)°C geringfügig höher als derjenige von solchen Tagen, an denen kein Eisprung stattfand (M_{16} 8,3 (3,5–13,2)°C); der Unterschied ist nicht signifikant (Mann-Whitney-Test, $p > 0{,}05$). Das gleiche Ergebnis zeigt sich, wenn man annimmt, der Zeitpunkt der Ovulation für das erste Ei erfolge bereits 48h vor der Eiablage. Kurze Unterbrechungen im Legemuster nach markanten Temperaturstürzen (Abb. 4), machen es aber trotzdem wahrscheinlich, dass längere Kälteeinbrüche geringe Verzögerungen in der Legefolge der Population bewirken können.

Weder das Datum der ersten Eiablage noch jenes des Medians des Legebeginns für Erstbruten sind von einer bestimmten Schwellentemperatur (Tab. 5) bzw. einem durchschnittlichen Tagesmittel einer bestimmten Zeitspanne zuvor (Tab. 6) abhängig. Ebenso haben auch Niederschläge keinen nennenswerten Einfluss auf diese Grössen.

Eine deutliche Beziehung des Legebeginns zeigt sich zum Stand der Vegetationsentwicklung (Tab. 2 und Abb. 5) und zu Wärmesummen (= Summe der positiven mT; Abb. 5). Aus Abb. 5 wird ebenfalls ersichtlich, dass Vegetationsentwicklung und Wärmesummen miteinander zusammenhängen. Die beobachteten Pflanzen scheinen die Temperaturwirkung gut zu integrieren; Beginn und Ende der Vollblüte hängen von bestimmten Schwellenwerten ab. Das erste Gelege der Gartengrasmücke wurde in allen 5 Jahren während der Vollblüte von *Prunus padus* gezeitigt; der Median des Legebeginns für Erstbruten fiel mit der Vollblüte der männlichen *Salix pentandra* zusammen. Die erste Eiablage erfolgte jedes Jahr an dem Datum, bei wel-

Tab. 6. Datum der ersten Eiablage (oben) und des Medians des Legebeginns für Erstbruten (unten) 1987, 1989–1992 in bezug zum durchschnittlichen Tagesmittel der Temperatur der 5, 10 oder 15 Tage zuvor und seit dem Ankunftsdatum. – *Earliest laying date (top) and median of all first clutches (bottom) in relation to the average of the daily temperature means 5, 10 or 15 days prior to egg-laying, and between arrival and laying date respectively.*

Jahr	Datum	durchschnittliches Tagesmittel (°C)			
		5 Tage	10 Tage	15 Tage	seit Ankunft
Erste Eiablage					
1990	28.5.	8,5	9,5	9,9	9,8
1992	1.6.	11,6	10,8	10,2	10,5
1989	4.6.	7,4	9,0	9,8	
1991	12.6.	8,1	7,7	8,1	7,5
1987	17.6.	9,9	8,3	8,3	
Median Legebeginn Erstbruten					
1990	5.6.	8,8	7,5	8,3	9,0
1992	7.6.	7,9	9,8	10,1	10,0
1989	13.6.	9,3	6,5	7,3	
1991	17.6.	11,6	9,9	9,0	8,3
1987	25.6.	7,6	6,1	7,7	

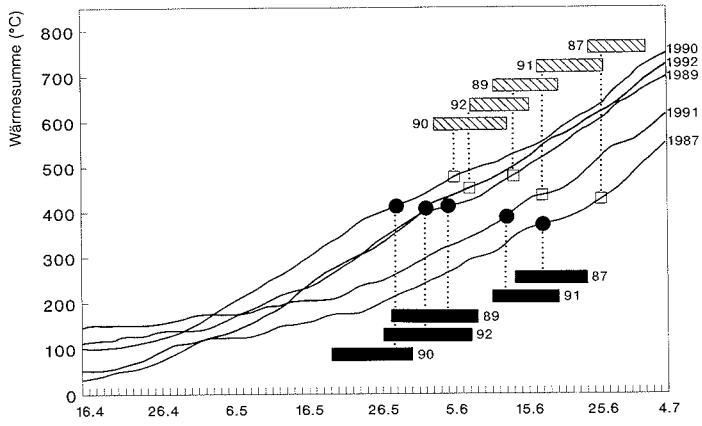


Abb. 5. Datum der ersten Eiablage (Punkte) und Median des Legebeginns für Erstbruten (Quadrate) in Beziehung zum Zeitpunkt der Vollblüte von Traubenkirsche *Prunus padus* (ausgefüllte Balken) und männlicher Lorbeerweide *Salix pentandra* (schraffierte Balken) sowie zur Wärmesumme. Um alle für das Pflanzenwachstum relevanten positiven Tagesmitteltemperaturen zu erfassen, wurde als Nullpunkt der Summierung der 1. März gewählt. – *Date of earliest laying (points), median date of first clutches (squares), and peak flowering period of Prunus padus (black bars) and of Salix pentandra (hatched bars), in relation to the cumulative mean daily air temperature. The cumulation was chosen to start on 1. March.*

chem die Wärmesummenkurve einen Wert von ca. 400°C erreichte; für den Median des Legebeginnns für Erstbruten liegt dieser Wert bei ca. 455°C.

Zwischen den Wärmesummenwerten für die erste Eiablage und dem Datum besteht trendmässig eine negative Beziehung (r_s =–0,70, p = 0,08; n = 5); dasselbe gilt auch für den Median des Legebeginns für Erstbruten (Abb. 5). Dies wäre ein Hinweis darauf, dass mit fortschreitender Brutzeit der Schwellenwert für die erste Eiablage sinkt. Bei einem Vergleich mit der Vegetation wir dies verdeutlicht. In frühen Jahren fällt das Datum der ersten Eiablage eher mit dem Ende der Vollblüte von *Prunus padus* zusammen, in späten Jahren eher mit dem Beginn.

Eine gute Übereinstimmung zeigt der Brutzyklus der Gartengrasmücke mit dem Entwicklungszustand von Spannerraupen, welche ihrerseits von der Vegetationsentwicklung abhängig sind (Abb. 6). Spannerraupen stellen für die Jungen der Erstbruten das wichtigste Futter dar. Der Median des Legebeginns für Erstbruten fällt etwa auf den Zeitpunkt, wenn die auf *Salix* × *hegetschweileri* und *Salix pentandra* fressenden Raupen eine Länge von ca. 7–8 mm haben; die ersten Jungen schlüpfen dann, wenn der Wachstumsverlauf der Spannerraupen leicht abflacht bzw. wenn die ersten Raupen ihre endgültige Grösse erreicht haben (Abb. 6).

In allen Jahren wurde das erste Gelege der Population durch ein mehrjähriges ♀ gezeitigt (Mindestalter in Klammern): 1990 N 835 (2), 1991 N 864 (3) und 1992 N 908 (3) bzw. E 873 (2). Bei 3 ♀ liess sich deren Gesamtrang bezüglich Eiablage über mehrere Jahre verfolgen. N 864 legte 1990 (2) als neunte, ein Jahr darauf begann sie als erste. N 908 war 1991 (2) die dritte, ein Jahr darauf die erste. E 493 war im Jahr 1990 (1) mit einem einjährigen ♂ (im Vorjahr als Nestling beringt) verpaart und begann mit der Eiablage sehr spät am 21.6. als zweiunddreissigste (ob Erstbrut?); 1992 (3) gehörte sie zur Gruppe der ersten ♀.

Die Legeperiode (Zeitpunkt zwischen dem ersten und letzten Legebeginn in der Population) beträgt 51 Tage (28.5.–17.7.;

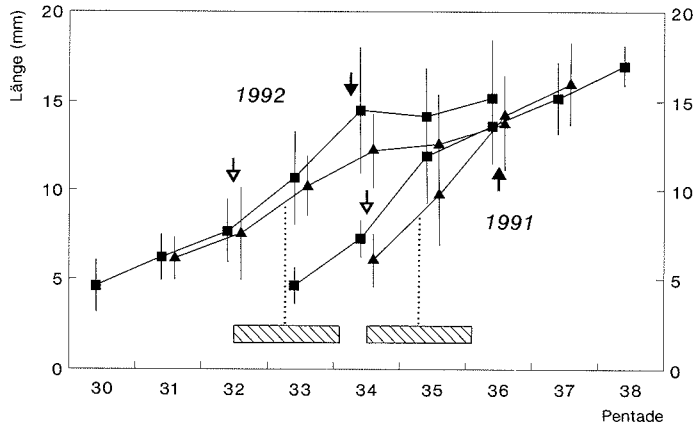


Abb. 6. Wachstum (Länge in mm) von Spannerraupen *Geometridae* (Mittelwerte und Standardabweichung pro Pentade) in den Jahren 1991 (unten) und 1992 (oben) auf *Salix × hegetschweileri* (Quadrate) und *Salix pentandra* (Dreiecke) in bezug zum Median des Legebeginns für Erstbruten (heller Pfeil) und Schlüpfdatum der ersten Nestlinge (dunkler Pfeil). Die schraffierten Balken bezeichnen die Dauer der Vollblüte der männlichen Lorbeerweide *Salix pentandra* in den entsprechenden Jahren. 30. Pentade = 26.–30. 5.; 38. Pentade = 5.–9. 7. – *Size development of caterpillars (family Geometridae) feeding on leaves of Salix × hegetschweileri (squares) and Salix pentandra (triangles) in 1991 (bottom) and 1992 (top) in relation to the median date of first clutches (light arrow) and the hatching date of the first fledglings (dark arrow). Bars indicate the peak flowering period of Salix pentandra in both years.*

alle Jahre zusammengefasst). Das Ende der Brutzeit fiel in allen Jahren auf Anfang/Mitte Juli. Die Legeperiode war in Jahren mit später erster Eiablage (29 Tage 1987) erheblich kürzer als in Jahren mit früher erster Eiablage (50 Tage 1990).

2.4. Gelegegrösse

Die mittlere Gelegegrösse aller Jahre beträgt M_{153} 3,97 ± 0,67 (Tab. 7). Die durchschnittliche Gelegegrösse war 1991 signifikant kleiner als in den anderen Jahren (Mann-Whitney-Test, alle $p < 0{,}005$); zwischen den anderen Jahren traten keine Unterschiede auf (Mann-Whitney-Test, alle $p > 0{,}05$). Die im Mittel kleineren Gelege 1991 sind auf den hohen Anteil von 3er Gelegen und das einmalige Auftreten von 2er Gelegen als vermutliche Folge eines markanten Kälteeinbruchs zurückzuführen (s. Kap. 2.6.).

1987, in einem Jahr mit sehr spätem Legebeginn, blieb die Gelegegrösse praktisch

Tab. 7. Gelegegrösse der Gartengrasmücke 1987 und 1989–1992 im Urserental. – *Clutch size of the Garden Warbler in the Urseren valley.*

Jahr	Gelegegrösse (Anzahl Eier)						
	2	3	4	5	6	$\bar{x} \pm s$	n
1987	0	1	15	2	0	4,06 ± 0,42	18
1989	0	5	11	6	1	4,13 ± 0,81	23
1990	0	5	16	12	0	4,21 ± 0,70	33
1991	3	12	24	1	0	3,58 ± 0,68	40
1992	0	4	30	5	0	4,03 ± 0,49	39
Total	3	27	96	26	1	3,97 ± 0,67	153

während der ganzen Legeperiode konstant. 1989, 1990 und 1992 mit relativ frühem Legebeginn zeigte sich zunächst ein schwacher Anstieg der mittleren Gelegegrösse, gefolgt von einem Rückgang gegen Ende der Brutzeit: Mai M_5 3,80 – 1. Hälfte Juni M_{53} 4,17 – 2. Hälfte Juni M_{24} 4,33 – Juli: M_{12} 3,58. Die Zunahme Mai – 2. Hälfte Juni sowie die Abnahme 2. Hälfte Juni – Juli sind signifikant (Mann-Whitney-Test, $p < 0{,}05$ bzw. $p < 0{,}005$). Diese Tendenz zeigt sich auch beim Vergleich der Mediane der 4er bzw. der 5er Gelege; in diesen Jahren lag nämlich der Median der 4er Gelege vor demjenigen der 5er Gelege (1989: 11.6. bzw. 19.6.; 1990: 6.6. bzw. 9.6.; 1992: 12.6. bzw. 16.6.).

In einem Fall konnte eine Steigerung der Gelegegrösse von Erst- zu Ersatzbrut sogar individuell nachgewiesen werden. Das mindestens 3jährige ♀ N 908 legte am 1.6.1992 als erstes ♀ der Population ein 3er Gelege (erst am 7. Bebrütungstag gefunden, daher nicht ganz sicher); das Ersatzgelege enthielt 5 Eier. In 3 weiteren Fällen wird eine Gelegegrössenzunahme von 4 auf 5 (2mal) und von 3 auf 4 zwischen Erst- und Ersatz- bzw. Zweitbrut vermutet.

2.5. Eiablage und Bebrütung

Eiablage

Bei genauer kontrollierten Bruten erfolgte die Eiablage in der Regel im täglichen Abstand. 1991 kam es bei einem 2er und einem 3er Gelege im Anschluss an einen markanten Kälteeinbruch (s. Kap. 2.6.) zu Legefolgen im 48-h-Rhythmus. Der Zeitpunkt der Eiablage war in 2 Fällen frühmorgens zwischen 5.00 und 7.00 Uhr (MEZ).

Bebrütungsbeginn

Bereits nach Ablage des ersten Eies können auf dem Nest sitzende Altvögel (wohl ♀) angetroffen werden. Bei 66% der Bruten konnte ein Bebrütungsbeginn ab vorletztem Ei entweder direkt nachgewiesen oder aufgrund asynchronen Schlüpfens der Jungen vermutet werden. 1991 (Jahr mit spätem Legebeginn) war der Anteil von solchen Bruten mit 80% (n = 20) höher als 1992 (Jahr mit frühem Legebeginn) mit 60% (n = 35); der Unterschied ist schwach signifikant (z-Test, $p = 0{,}05$). Vorverlegter Bebrütungsbeginn ist bei 5er Gelegen die Regel; bei 4er Gelegen beträgt der Anteil 61% (n = 44) und bei 3er Gelegen 70% (n = 10). Bruten mit asynchroner Schlüpffolge treten gehäuft in der zweiten Hälfte der Brutzeit auf (Median der Legebeginne 23.6.), solche mit synchroner Schlüpffolge eher am Anfang der Brutzeit (Median 8.6.; chi^2-Test, FG = 1, $p < 0{,}001$; n = 62).

Bebrütung

Bei 433 von 476 Nestkontrollen befand sich ein brütender Altvogel auf dem Nest. Dies entspricht einer durchschnittlichen Bebrütungsfrequenz (= relativer Anteil der Hellzeit, bei welcher Gelege bedeckt ist) von 91% über alle Bebrütungstage. Bezüglich der Tageszeit wurden zwischen 6 und 8 Uhr mit 85% und zwischen 10 und 12 Uhr (MEZ) mit 87% die geringsten Anwesenheiten ermittelt.

1992 wurde bei 2 Bruten die Bebrütungsfrequenz sowie der Anteil der Geschlechter (♂ + ♀ = 100%, bezogen auf Hellzeit) genauer ermittelt. Bei Paar A war das Gelege während 98,6% bedeckt (8./9. Bebrütungstag, 1208 min Beobachtungszeit). Trotz unterschiedlicher Witterung und Temperaturen an den beiden Tagen liessen sich keine signifikanten Unterschiede in der Bebrütungsfrequenz feststellen. Brutablösungen (diese dauerten in 17 von 28 genauer beobachteten Fällen weniger als 15 sec) erfolgten durchschnittlich alle 34,5 min. Brutpausen waren mit insgesamt nur 4 selten; die längste dauerte 4 min. Die durchschnittliche Sitzphase des ♀ dauerte M_{15} 38 ± 14 (19–63) min, diejenige des ♂ M_{16} 31 ± 7 (17–46) min. Der Bebrütungsanteil des ♂ betrug 46%.

Bei Paar B (860 min) war das Gelege am 4. Tag während 90,1% und am 7. Tag nur

während 82,1 % bedeckt; beide Tage waren sonnig und warm. Brutablösungen (alle 16,5 min) und Brutpausen (M_{30} 2,9 ± 1,6 min) waren häufiger als bei Paar A; die längste dauerte knapp 7 min. Entsprechend waren die durchschnittlichen Sitzphasen mit M_{28} 14 ± 7 (2–31) min beim ♀ und M_{24} 10 ± 4 (2–19) min beim ♂ kürzer als bei Paar A. Der Anteil des ♂ an der Bebrütung lag bei 38 %.

Bei beiden Bruten übernachtete das ♀ auf dem Gelege. Die erste Brutablösung am Morgen erfolgte zwischen 5.00 und 6.00 Uhr, die letzte um ca. 20.00 Uhr (MEZ).

An 2 Nestern auf der Kurischen Nehrung (Ostseeküste) ermittelten Efremov & Paevskii (1973) geringere Bebrütungsfrequenzen. Beim ersten Nest (10. Tag) betrug diese 79,1 %, beim zweiten Nest (8. Tag) 74,8 % (bezogen auf Hellzeit). Auffallend geringer war der Bebrütungsanteil der ♂; er betrug beim ersten Nest nur gerade 18 %; beim zweiten Nest brütete nur das ♀. Die längste beobachtete Brutpause dauerte 17 min. Bei anderen Grasmückenarten wurden folgende Bebrütungsleistungen und Anteile des ♂ an der Bebrütung ermittelt (wenige Nester, einzelne Tage): Dorngrasmücke: 83–92 % bzw. 38–53 %; Klappergrasmücke *Sylvia curruca*: 95–97 % bzw. 33–48 %; Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria*: 70–91 % bzw. 43 % und Mönchsgrasmücke: 82–86 % bzw. 22 % (alle Daten aus Efremov & Paevskii 1973). Zwischen dem Anteil des ♂ an der Bebrütung und der gesamten Bebrütungsfrequenz scheint ein positiver Zusammenhang zu bestehen.

Brutdauer

Die Brutdauer (Ablage des letzten Eies bis Schlüpfen des letzten Jungen) beträgt M_{39} 11,9 ± 0,7 (11–13) Tage. Es ergaben sich weder Beziehungen zwischen Brutdauer und Legebeginn noch Unterschiede der Brutdauer zwischen den einzelnen Jahren (Kruskal-Wallis-Test, $p > 0{,}1$); eine Beziehung zur Gelegegrösse besteht ebenfalls nicht ($r_s = -0{,}24$, $p > 0{,}05$).

2.6. Einfluss von späten Kälteeinbrüchen auf das Brutgeschehen

In allen Jahren wurden die Gartengrasmükken jeweils Anfang oder Mitte Juni von einer mehr oder weniger ausgeprägten Schlechtwetterperiode überrascht. Im folgenden werden der Witterungsverlauf dieser Ereignisse sowie die Auswirkungen auf das Brutgeschehen der Gartengrasmücke näher beschrieben.

1989: Die Schlechtwetterperiode Anfang Juni (durchschnittliches Temperatur-Tagesmittel vom 1.–8. 6. 4,8 °C; tiefste mT am 5. 6. mit 2,2 °C; tiefste Temperatur am 8. 6. –0,2 °C; Schneefall am 3., 4. und 5. 6.) fiel in die Zeit, als die ersten ♀ mit der Eiablage begannen. Bei einem am 7. 6. gefundenen verlassenen Nest mit 2 unversehrten Eiern kann die nasskalte Witterung als Verlustursache nicht ausgeschlossen werden.

1990: Vom Kälteeinbruch am 9./10. 6. (mT 4,0 °C bzw. 3,5 °C; Schneefall an beiden Tagen) waren insgesamt 17 Bruten betroffen; 5 befanden sich in der Legephase und 12 in der Bebrütungsphase. Die ungünstige Witterung hatte weder eine Gelegeaufgabe zur Folge noch andere Auswirkungen auf Legerhythmus, Brutdauer oder Schlüpferfolg.

1991: Zwischen dem 16. 6. und 18. 6. kam es zum extremsten Schlechtwettereinbruch. Nach einem Dauerregen am 16. 6. (72 mm) gingen die Niederschläge in der folgenden Nacht in Schnee über; die Temperatur sank bis auf den Gefrierpunkt. Die mT fiel am 16./17. 6. von 10,1 °C auf 3,3 °C. Am Morgen des 17. 6. lagen 5 cm Neuschnee im Untersuchungsgebiet. Auch an diesem Tag setzten sich die heftigen Schnee- und Regenfälle fort und erreichten eine Höhe von 53 mm; eine geschlossene Schneedekke blieb insgesamt während fast anderthalb Tagen liegen. Nach dem Durchzug dieser Niederschlagsfront kam es zu einer mindestens 18 Stunden dauernden extremen Kälteperiode; Lufttemperaturmessungen: 17. 6. 19 Uhr 2,5 °C; 18. 6. 7 Uhr 1,2 °C, 13 Uhr 1,3 °C!, 19 Uhr 7,2 °C. Auch am 19. und 20. 6. blieb es mit mT von 5,6 °C und 7,4 °C relativ kühl.

Zu dieser Zeit waren 12 Bruten unter Kontrolle; davon befanden sich 7 in der Legephase und 5 in der Bebrütungsphase. Bei nur 4 Bruten wurde das Gelege als Folge des Kälteeinbruchs aufgegeben. Bei 2 Bruten wurde die Bebrütung in einem sehr frühen Stadium abgebrochen oder es wurde gar nicht damit begonnen. Die anderen 2 Bruten befanden sich in der Legephase. Bei einem Nest war die Ursache sicher die Schneelast, welche das Nest kippen liess, so dass die Eier auf den Boden fielen. Von den 8 Bruten, welche den Kälteeinbruch überstanden, befanden sich 3 in der Bebrütungsphase. Allen gemeinsam war eine relativ lange Brutdauer von 13 Tagen, zudem enthielten alle ein taubes

Ei. Die anderen 5 Bruten befanden sich zum fraglichen Zeitpunkt in der Legephase (Legebeginn 15.6.–17.6.). Bei diesen waren keine negativen Auswirkungen festzustellen, wobei bemerkenswert ist, dass von den 3 Bruten (Gelegegrössen: 3, 4, 4) mit Legebeginn 17.6. die Phase der Ovulation und Eibildung des zweiten und dritten Eies auf die beiden Kältetage fiel. Bei 3 weiteren Bruten mit Legebeginn am 18.6. und 19.6. fiel die Ovulationsphase des ersten Eies auf den 17. oder 18.6. Von diesen enthielt das eine Nest nur 2 Eier (beide befruchtet), welche im Abstand von 48h gelegt wurden; die anderen zwei Gelege bestanden aus je 3 Eiern (je ein Ei unbefruchtet).

In den folgenden Tagen wurden 11 verlassene Nester gefunden, welche unversehrte, zumeist unvollständige Gelege enthielten. Als deren Verlustursache kann mit grösster Wahrscheinlichkeit dieser Kälteeinbruch gelten, so dass sich die Anzahl der Nester mit Totalverlust auf ca. 65% schätzen lässt. In der Zeit vom 20.6. bis 29.6. wurden mindestens 18 neue Bruten begonnen (vgl. Legemuster 1991 in Abb. 4). Die früheste Eiablage einer zweifelsfreien Ersatzbrut (d.h. durch Farbberingung belegt) erfolgte nur 6 Tage nach dem Ereignis am 23.6. Die mittlere Gelegegrösse der Bruten, mit Legebeginn zwischen dem 20. und 29.6., blieb mit nur 3,4 Eier (n = 13) aber unterdurchschnittlich (für den gleichen Zeitabschnitt betrug die mittlere Gelegegrösse in den Jahren 1990 und 1992 je 4,3 Eier; n = 4/7). Ein weiterer Fall von Legeunterbrechung wurde bei einer 3er Brut mit Legebeginn am 22.6. festgestellt.

1992: Die Schlechtwetterphase Mitte Juni begann mit einem markanten Rückgang der mT von 11°C auf 5,6°C am 18./19.6. In der zweiten Tageshälfte des 19.6. setzten dann heftige Regenfälle ein, die in der folgenden Nacht in Schnee übergingen (31mm). Die Temperaturen fielen in dieser Nacht auf 1,2°C. Am frühen Morgen des 20.6. lag eine dünne, aber sehr schwere Nassschneedecke im Untersuchungsgebiet (Abb. 7), welche sich in der Folge aber schnell auflöste (im Gegensatz zu 1991).

Dieses Ereignis betraf mindestens 23 Bruten; davon befanden sich 5 in der Legephase, 11 in der Bebrütungsphase und 7 Bruten hatten bereits Junge, bzw. in 3 Nestern schlüpften die Jungen am 20.6. Für nur 5 Bruten (22%) hatte dieser Kälteeinbruch negative Folgen. In einem Nest lagen die pulli tot in der Nestmulde. Bei den anderen 4 Bruten war der Einfluss lediglich indirekt, indem die schwere Nassschneedecke die niedrigen Weidenbüsche mitsamt den Nestern zu Boden drückte, so dass einige Eier herausfielen (Abb. 7). Im Gegensatz zum Vorjahr zeigten sich keinerlei nachhaltigen Auswirkungen. Die früheste Eiablage einer Ersatzbrut erfolgte nur 4 Tage später.

2.7. Ersatzgelege und Zweitbruten

2.7.1. Ersatzgelege

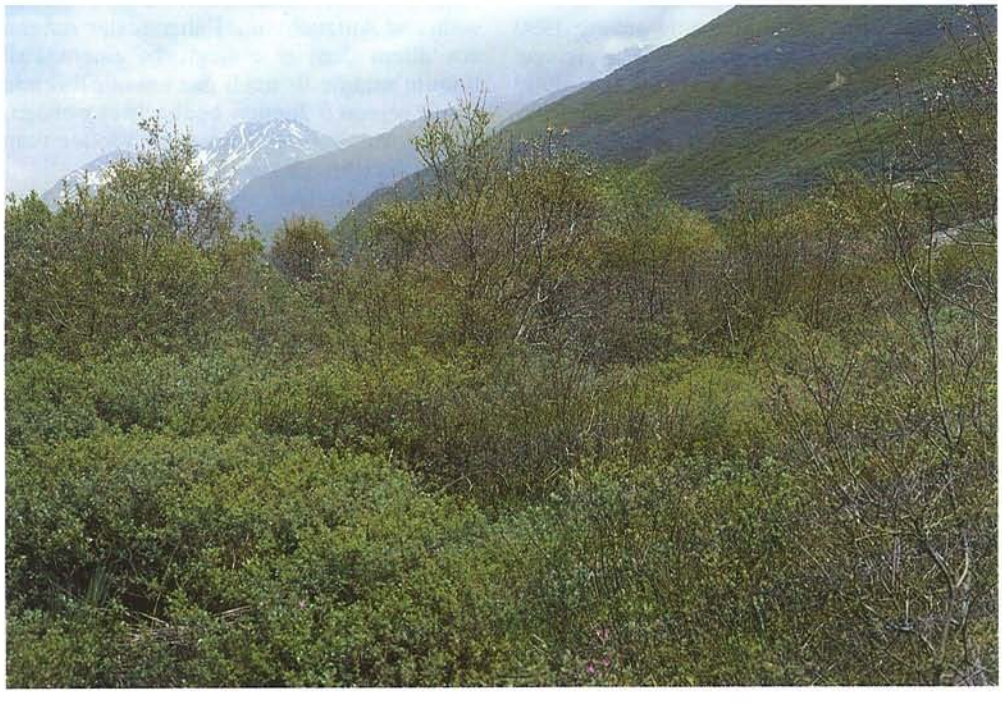
Ersatzgelege konnten nur in wenigen Fällen mittels Farbberingung nachgewiesen werden. Nestfunde in geringer Distanz (< 30m) und in kurzer zeitlicher Abfolge (max. 14 Tage zwischen Verlustzeitpunkt und Legebeginn) zu einer verlorengegangenen Erstbrut können aber mit grosser Wahrscheinlichkeit als Ersatzgelege gedeutet werden. Für 40% aller Erstbruten mit Totalverlust (n = 72) liess sich ein Ersatzgelege finden. Bei Verlust im Eistadium (n = 58) konnte für 43%, bei Verlust im Nestlingsstadium (n = 14) nur für 29% ein Ersatzgelege gefunden werden.

Bei Verlusten während der Legephase konnte frühestens 4 Tage danach das erste Ei des Ersatzgeleges gefunden werden. Bei 2 Erstbruten mit Verlusten im Nestlingsstadium blieben in einem Fall sicher das ♀ und im anderen Fall beide Partner im Revier. Die Distanzen zwischen Erst- und Ersatzbrutnest betrugen 24 und 29m. Zwischen Verlustzeitpunkt und Legebeginn der Ersatzbrut verstrichen max. 6 bzw. 12 Tage.

2.7.2. Zweitbruten

1989 wurden 4 wahrscheinliche (31% aller erfolgreichen Erstbruten), 1990 2 sichere und eine wahrscheinliche (17%), 1991 keine und 1992 eine sichere und eine wahrscheinliche (13%) Zweitbrut gefunden. Zwischen Anzahl Zweitbruten und Datum

Abb. 7. Am Morgen des 20.6.92 lagen die brütenden und Junge hudernden Gartengrasmücken unter einer dünnen Nasschneedecke. Durch den schweren Nassschnee wurden die niedrigen Sträucher und mit ihnen die Nester gegen den Boden gedrückt, so dass einige kippten und die meisten Eier herausfielen. Zum Vergleich unten eine Aufnahme vom gleichen Standort vom 16.6.92. – *In the morning of the 20. June 1992 the incubating and brooding Garden Warblers were buried under a thin cover of wet snow. As a result, the low bushes were pushed to the ground; some of the nests tipped over and the eggs fell out. The bottom picture shows the same site 4 days earlier.* ▶



Tab. 8. Intervall zwischen Bruten (Legebeginn), Grösse von Erst- und Zweitgelege und Abstand zwischen erstem und zweitem Nest bei allen Gartengrasmückenpaaren im Urserental, für die eine Zweitbrut nachgewiesen wurde. Höchstwahrscheinliche Zweitbruten sind mit * bezeichnet, sichere Zweitbruten mit ** (vgl. Text). – *Interval between broods, size of first and second clutch, and distance between first and second nest for all recorded cases of double-brooded pairs in the Urseren valley.*

Jahr	Intervall	Gelegegrösse		Nestabstand
	(Tage)	1. Brut	2. Brut	(m)
1989*	25	3?	4	24
*	≥25	4	4	15
*	28	4	4	23
*	30	4	3	5,5
1990**	26	4	3	14,5
**	28	5	4	7
1992**	27	5	4	27
*	29	4	4	18

des Medians des Legebeginns für Erstbruten ergab sich kein signifikanter Zusammenhang ($r_s = -0{,}4$, $p > 0{,}1$). 1989 zeitigten diejenigen 4 Paare eine Zweitbrut, welche am frühesten mit der ersten Eiablage begonnen hatten; 1990 waren es das erste, vierte und siebte und 1992 das dritte und fünfte erfolgreiche Erstbrutpaar.

Anhand der Farbberingung gelang 1990 und 1992 der einwandfreie Nachweis von mindestens 3 Zweitbruten (Tab. 8). 1990 waren im ersten Fall die Partner bei Erst- und Zweitbrut, im anderen Fall zumindest das ♀ identisch; das ♂ konnte erst bei der Zweitbrut beobachtet werden. Bei der sicheren Zweitbrut 1992 waren ebenfalls beide Partner bei Erst- und Zweitbrut identisch. Der beobachtete Fall mit einem Intervall von 26 Tagen kann als Schachtelbrut bezeichnet werden; der Bau des Zweitbrutnestes erfolgte bevor die Jungen der Erstbrut das Nest verliessen (22. 6.; Legebeginn für Zweitbrut, berechnet ± 1 Tag, am 23. 6.).

1989 konnten in 4 Fällen und 1992 in einem Fall überschneidungsfreie bzw. nur während weniger Tage verschachtelte Abfolgen zweier Bruten in nächster Nähe zueinander festgestellt werden (Tab. 8; zum Vergleich: der mittlere Nestabstand gleichzeitig besetzter Nachbarnester betrug 1989 37,9 m). Diese Beobachtungen lassen auf höchstwahrscheinliche Zweitbruten schliessen.

Solch kurze Abfolgen zwischen Erst- und Zweitbrut bzw. Verschachtelung der beiden Brutzyklen (bei Intervallen ≤ 26 Tage) bedingen eine Aufgabenteilung zwischen ♂ und ♀. Die Bebrütung der Zweitbrut erfolgt wahrscheinlich durch das ♀ allein, während Aufzucht und Führung der Jungen vor allem dem ♂ obliegt. In einem Fall konnte mehrmals noch das allein führende ♂ mit seinen 5 Jungen beobachtet werden. Dieses war bei der Zweitbrut wieder vom ersten Nestlingstag an beteiligt.

Die Bereitschaft, eine Zweitbrut zu tätigen, ist von verschiedenen Faktoren abhängig. Neben momentanen Witterungsbedingungen, Nahrungsangebot, Kondition des ♀ u.a. dürfte das Alter des ♀ eine Rolle spielen. So waren beide ♀, welche sich an den 2 1990 beobachteten sicheren Zweitbruten beteiligten, mindestens 2jährig; das ♀ der sicheren Zweitbrut 1992 war nur mindestens einjährig, verpaart mit einem mindestens 2jährigen ♂. Älteren ♀, welche vermutlich im Durchschnitt früher mit der Erstbrut beginnen als jüngere ♀ (s. Kap. 2.3.), steht allerdings auch mehr Zeit für eine Zweitbrut zur Verfügung.

2.8. Nestlingsperiode und Führungszeit

Schlüpfen

Bei 18 genauer beobachteten Bruten schlüpfte das Gros der Jungen 15mal am Vormittag und 3mal am Nachmittag. Bei Bruten mit asynchronem Schlüpfen zog sich der ganze Vorgang in der Regel über 2 Tage hin.

Betreuung der Jungen im Nest

In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen hudern die Altvögel die Jungen während ca. 90% der Hellzeit. Nachher fällt die Huderaktivität kontinuierlich ab; bei kaltem und regnerischem Wetter können die Jungen aber noch mindestens bis zum 9. Nestlingstag gehudert werden. Wie beim Brüten übernachtet das ♀ auch während der Huderperiode (mindestens bis zum 6. Tag) auf dem Nest.

1992 wurde bei 2 Bruten das Geschehen während der Nestlingsphase detaillierter festgehalten. Bei Brut A sank die Huderaktivität kontinuierlich von Tag zu Tag (bei vergleichbaren Witterungsbedingungen; Beobachtungsdauer in min in Klammern): sie betrug am 4. Tag (181) 95%, am 6. Tag (271) 40% und am 7. Tag (329) 16%; am 8. Tag (165) wurde nicht mehr gehudert. Bei Paar B betrug die Huderaktivität am 1. Tag (183; Nachmittag; Lufttemperatur ca. 16°C) 83%, am 4. Tag (101; Vormittag, Regen bei ca. 9°C) praktisch unverändert 85%. Der Anteil des ♂ am Hudern war bei beiden Paaren hoch (♂ A 43%, ♂ B 47%).

In 2 Fällen wurde die Verhaltensweise des «Schattenspendens» beobachtet. Dabei stand ein Altvogel bewegungslos auf dem Nestrand und schützte die hechelnden Jungen vor direkter Sonneneinstrahlung.

Bei den oben erwähnten Paaren wurden auch Fütterungsfrequenzen ermittelt. Bei Paar B betrug diese am 1. Nestlingstag (183) 9,5 Fütterungen/Stunde (= F/h) und am 4. Tag (101) 11,3 F/h. Der Anteil des ♂ an beiden Tagen betrug 58%; umgekehrt war der Anteil des ♀ am Hudern während dieser Zeit mit 53% grösser. Bei Paar A kam es während der Nestlingszeit zu einer bemerkenswerten Arbeitsteilung. Am 4. und 5. Tag (243) fütterten noch beide Partner (♂ 40%) mit einer Frequenz von 9,9 F/h. Am 6. und 7. Tag betrug diese 12,2 F/h, wobei die Jungen am 6. Tag (271) ausschliesslich und am 7. Tag (329) fast ausnahmslos durch das ♀ gefüttert wurden. Während der nur kurzen Beobachtungsdauer von 165 min am 8. Tag fütterte das ♂ die Jungen sehr unregelmässig; Phasen intensiver Fütterung (maximal 14 Fütterungen in 12 min) und lange Pausen (58 min ohne Fütterung) lösten einander ab; das ♀ fütterte nie. Auch am 9. und 10. Tag wurde nur das ♂ bei der Brutpflege beobachtet. Bei Paar A konnten insgesamt 176 Futterportionen näher identifiziert werden; davon enthielten 74% eine oder mehrere Spannerraupen.

Die bei Paar A beobachtete Aufgabenteilung bzw. das Fehlen des ♀ bei der Brutpflege ab dem 8. Nestlingstag steht möglicherweise mit einer beabsichtigten Zweitbrut im Zusammenhang (s. Kap. 2.7.2.); eine solche konnte aber trotz intensiver Suche nicht gefunden werden. Vergleichsweise tiefere Fütterungsfrequenzen stellte Hellmich (1987) an einem Nest in Norddeutschland fest; er fand dort eine Steigerung vom 1. Tag bis zum Ausfliegetag von ca. 5 F/h auf ca. 10 F/h. Der Anteil des ♂ an den Fütterungen betrug lediglich 16%.

Nestlingszeit

Die Nestlingszeit (in dieser Arbeit definiert als die Zeit vom Schlüpfen des ersten Nestlings bis zum Verlassen des Nests durch den letzten Nestling) beträgt M_{50} 10,4 ± 0,7 (9–12) Tage. 1991 blieben die Nestlinge mit M_{17} 10,8 ± 0,9 Tagen signifikant länger im Nest als in den anderen Jahren mit M_{33} 10,2 ± 0,5 Tagen (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0{,}025$). Die verlängerte Nestlingszeit 1991 hat ihre Ursache in einer gegenüber anderen Jahren verzögerten Entwicklung der Nestlinge (Widmer in Vorb.). Bei Bruten mit einem Nesthäkchen (bedingt durch

asynchrones Schlüpfen) verliess dieses in der Regel das Nest am selben Tag wie seine um einen Tag älteren Nestgeschwister. In 23 von 29 näher beobachteten Fällen verliessen die Jungen das Nest innerhalb weniger Stunden am Vormittag (17) bzw. am Nachmittag (6); bei den restlichen 6 Bruten dauerte der Vorgang mehr als einen halben Tag (3) bzw. zog sich über 2 Tage (3) hin.

Betreuung der Jungvögel nach Verlassen des Nests

Nach dem Verlassen des Nests leben die Jungen noch eine Zeitlang als flugunfähige Ästlinge. Dabei bewegen sie sich aber geschickt kletternd und hüpfend durch das Geäst bzw. laufend, mit den Flügeln rudernd am Boden fort. Bereits wenige Stunden nach Verlassen des Nests können sich die Ästlinge recht weit davon entfernen; in 2 Fällen betrug die Distanz 29 und 42 m.

Sobald die Jungen ihre Flugfähigkeit erlangen, verlassen die Familien ihre Brutreviere und streifen in der weiteren Umgebung umher. Zahlreiche Feststellungen von einzelnen, Junge führenden Altvögeln sprechen für eine rasche Zweiteilung der Familien nach dem Flüggewerden der Jungen. Im Fall von Zweitbruten übernimmt das ♂ die alleinige Führung der Jungvögel. Die einzelnen «Familienteile» scheinen dann aber noch über längere Zeit zusammenzuhalten. Ein Altvogel und 2 seiner Jungen hielten mindestens 20 Tage zusammen. Im Fall einer Zweitbrut dauerte die Führungszeit durch das ♂ aber nur höchstens 18 Tage, da dieses sich bei der Aufzucht der Zweitbrut vom ersten Nestlingstag an beteiligte (s. Kap. 2.7.2.).

Die Dauer der Führungszeit geben Solonen (1977) mit nur 10–14 Tagen und Schneider (1974) mit mindestens 14 Tagen an. Nach Volierenbeobachtungen von Sauer (1956) fressen junge Gartengrasmücken erst im Alter von 27 Tagen völlig selbständig; dies würde einer minimalen Führungszeit von 17 Tagen entsprechen. Bairlein (1978) und Neuschulz (1988) berichten von der Mönchs- bzw. Sperbergrasmücke ebenfalls von mehrwöchigem Familienzusammenhalt, wobei die Jungen der Mönchsgrasmücke im Extremfall noch 4 Wochen nach dem Ausfliegen von den Altvögeln gefüttert werden können. Lange Führungszeit und Familienzusammenhalt sind bei Grasmücken keine Besonderheit, da diese im Gegensatz zu anderen Singvogelarten das Nest in sehr unselbständigem Zustand verlassen (Berthold et al. 1990).

3. Diskussion

3.1. Zeitliche Aspekte

Einem ausgeprägten Langstreckenzieher wie der Gartengrasmücke steht für die Fortpflanzung nur eine begrenzte Zeit zur Verfügung. Im Gebirge wird die Brutsaison durch die gegenüber den Niederungen fast um drei Wochen verspätete Ankunft (Widmer, in Vorb.) zusätzlich verkürzt. Ein geographischer Vergleich zeigt, dass der Median des Legebeginns im Urserental deutlich später liegt als in Grossbritannien oder Süddeutschland und etwa demjenigen von Finnland entspricht (Bairlein et al. 1980; Tab. 9). Hingegen fällt das Ende der Brutsaison in allen Gebieten auf Mitte Juli. Die potentielle Legeperiode ist im Urserental mit nur 51 Tagen noch mehr als eine Woche kürzer als in Finnland (Tab. 9). Das Ende der Legeperiode dürfte in allen Gebieten durch die Notwendigkeit, rechtzeitig Zugbereitschaft zu erlangen, bedingt sein (ultimate factor).

Ein Brutzyklus dauert im Urserental im Mittel 32 Tage (Nestbau ca. 3 Tage, Ende Nestbau–Eiablage 2,5 Tage, Legephase 4 Tage, Bebrütung 11–12 Tage, Nestlingszeit 10–11 Tage). In Jahren mit frühem Legebeginn und entsprechend längerer Legeperiode sind 2 Brutzyklen möglich. In Jahren mit spätem Legebeginn wird die für das Brutgeschäft verfügbare Zeit erheblich eingeschränkt.

Für die Dauer des Nestbaus (nur Brutnest) und das Intervall Nestvollendung–Eiablage scheinen keine wesentlichen Unterschiede zu anderen Populationen zu beste-

Tab. 9. Median des Legebeginns (inkl. Ersatz- und Zweitbruten) und Legezeitraum im Urserental im Vergleich mit Grossbritannien, Süddeutschland und Finnland (Bairlein et al. 1980). – *Median of laying dates of first eggs (second and replacement clutches included) and laying period in comparison with Great Britain, Southern Germany and Finland.*

	Gross-britannien	Süd-deutschland	Finnland	Urserental
Median	22.5.	28.5.	13.6	17.6
Zeitraum	1.5.–14.7	30.4.–22.7.	27.5.–25.7.	28.5.–17.7.
Dauer (Tage)	75	84	60	51
n	453	517	130	174

hen (Solonen 1977; Glutz & Bauer 1991, Cramp & Brooks 1992); dies obwohl die Gebirgsnester deutlich mehr Material enthalten (Kap. 2.1.)

Im Gegensatz dazu sind mittlere Brutdauer und Nestlingszeit im Urserental um 0,9 bzw. um 0,8 Tage kürzer als in Süddeutschland und mit denjenigen in Finnland vergleichbar. Die Brutdauer beträgt in Süddeutschland M_{59} 12,8 ± 1,16 (11–17) Tage und in Südfinnland M_{12} 12,2 ± 0,68 Tage ($p < 0{,}02$; Bairlein et al. 1980). Die gleichen Autoren geben für die Nestlingszeit für Süddeutschland M_{26} 11,2 ± 1,05 (9–14) Tage an; für Finnland finden sich Angaben von 10 (9–11) Tagen (von Haartman 1969) bzw. 9–10 Tagen (Solonen 1977). Die Resultate aus dem Urserental widersprechen der Aussage von Bairlein et al. (1980), wonach sich Brutdauer und Nestlingszeit mit zunehmender Meereshöhe verlängern, was die Autoren als Reaktion auf die in grösserer Höhe schlechteren klimatischen Bedingungen interpretieren (das Datenmaterial für diese Studie stammt aus Höhen von unter 1000 m ü.M.). Da die Brutsaison sowohl im Gebirge als auch in hohen Breiten beträchtlich kürzer ist als diejenige in den Niederungen (Tab. 9), ist eine Verlängerung der Brutdauer und Nestlingszeit mit der Meereshöhe nicht einleuchtend. Sinngemäss wird auch bei der Mönchsgrasmücke die Verkürzung der Nestlingsdauer mit zunehmender geographischer Breite als Anpassung an die relativ kürzere für die Jugendentwicklung zur Verfügung stehende Zeit interpretiert (Berthold et al. 1990). Dieselbe Überlegung dürfte auch für die Grasmücken im Gebirge gelten. Studien an Gebirgspopulationen anderer Singvogelarten gelangten zu gegenteiligen Ergebnissen. Sowohl bei der Bergstelze *Motacilla cinerea* (Marti & Breitenmoser-Würsten 1990) wie auch beim Hänfling *Carduelis cannabina* (Frey 1989a) konnten gegenüber den Niederungen verlängerte Nestlingszeiten festgestellt werden, beim Hänfling auch eine längere Brutdauer. Die Autoren interpretieren dies als Folge der ungünstigeren klimatischen Bedingungen in höheren Lagen. Die erwähnten Arten sind Kurzstreckenzieher; bei ihnen dürfte eine geringfügige zeitliche Verlängerung der Jugendentwicklung kaum ins Gewicht fallen. Die Gartengrasmücken im Gebirge vermögen vermutlich eine erwartete Verlängerung von Brutdauer und Nestlingszeit als Folge der ungünstigen klimatischen Bedingungen mit ethologischen Anpassungen zu kompensieren. Zu diesen gehören der Bau von schwereren und besser isolierenden Nestern (Kap. 2.2.), eine intensive Bebrütung (Kap. 2.5.) und eine intensive Brutpflege durch beide Geschlechter (Kap. 2.8.).

Durch vorverlegten Bebrütungsbeginn und dadurch bedingtes asynchrones Schlüpfen der Jungen kann der Brutzyklus um einen weiteren Tag verkürzt werden; dies, weil in der Regel junge Gartengrasmücken unabhängig von Altersunterschieden das Nest am gleichen Tag verlassen. Asynchrones Schlüpfen der Jungen über 2 Tage und somit vermutlicher Bebrütungsbeginn ab dem vorletzten Ei konnte auch Solonen (1977) als die Regel feststellen. Die im Ur-

serental mit fortschreitender Brutzeit beobachtete Zunahme von Bruten mit asynchronem Schlüpfen sowie der schwach signifikant erhöhte Anteil von solchen Bruten in einem Jahr mit spätem Legebeginn gegenüber einem Jahr mit frühem Legebeginn lassen sich als Reaktion auf die verkürzte Brutsaison deuten. Vorverlegtem Bebrütungsbeginn kann aber auch eine andere Bedeutung zukommen. Durch diese Verhaltensweise wird insbesondere die Bebrütungsphase zugunsten der Nestlingsphase verkürzt. Nach Clark & Wilson (1981) sollten solche Arten diese Strategie («brood-survival strategy») verfolgen, bei welchen die täglichen Verlusthäufigkeiten durch Predation während der Bebrütungsphase höher sind als während der Nestlingsphase; genau dies ist bei der Gartengrasmücke im Urserental auch der Fall (Widmer, in Vorb.).

Regelmässige Zweitbruten konnten auch von Haartman (1969) und Solonen (1977) in Finnland und Simon (1985) in Belgien feststellen. In anderen Publikationen finden sich nur spärliche und zum Teil widersprüchliche Angaben darüber, ob und wie häufig bei der Gartengrasmücke Zweitbruten vorkommen (Steinfatt 1941, Schneider 1974, Bairlein et al. 1980). Die im Urserental beobachteten Schachtelbruten sind für Grasmücken bisher noch nie aus dem Freiland beschrieben worden. Ein sehr kurzes Intervall von 4 Tagen zwischen «Ausfliegen» der Jungen der Erstbrut und dem ersten Ei der Zweitbrut fand auch Diesselhorst (1968) bei der Dorngrasmücke. Viel längere Pausen ermittelte Bairlein (1978) mit M_5 21 ± 4 (16–27) Tagen bei der Mönchsgrasmücke.

3.2. Legebeginn

Der Legebeginn setzt bei vielen Vogelarten im Gebirge bei weit tieferen Temperaturen ein als in den Niederungen (Glutz 1987, 1990). Die Gartengrasmücken im Urserental begannen in allen 5 Jahren mit der Eiablage bei Dekadenmitteltemperaturen von etwa 8–9°C. Ihre Artgenossen im schweizerischen Mittelland beginnen mit dem Brutgeschäft Mitte Mai bei deutlich höheren Durchschnittstemperaturen (Monatsmittel im Mai < 600 m ü.M. 13°C).

Angesichts der im Gebirge zeitlich eingeschränkten Brutsaison würde man eigentlich erwarten, dass die Vögel möglichst schnell nach Ankunft mit dem Brutgeschäft beginnen; doch das Datum der ersten Eiablage schwankt von Jahr zu Jahr bis zu 20 Tagen, und die Intervalle zwischen Ankunftsdatum und dem Datum der ersten Eiablage sind unterschiedlich lang. Bei anderen gebirgsbewohnenden Vogelarten schwankt das Datum der ersten Eiablage von Jahr zu Jahr kaum, z.B. beim Schneefink *Montifringilla nivalis* (Heiniger 1991) und beim Hänfling (Frey 1989a), oder es wird vor allem durch die Witterung und den Zeitpunkt der Ausaperung bestimmt. Bei Schneefink und Hänfling dürfte die Tageslänge als wichtigster Zeitgeber für den Brutzyklus (Nestbau, Legebeginn) wirken und ausreichen. Der Photoperiode, welche bei der Gartengrasmücke für die Steuerung und Synchronisation vieler jahresperiodischer Ereignisse wie Gonadenentwicklung, Mauser usw. verantwortlich ist (Berthold et al. 1972a, 1972b; Berthold 1979), kommt als primärer Zeitgeber für den Fortpflanzungszyklus (Gonadenwachstum) wichtige Bedeutung zu. Wie die jährlich starken Schwankungen des Datums der ersten Eiablage zeigen, sind für die genaue Einpassung des Fortpflanzungszyklus noch weitere modifizierende Mechanismen im Sinne von Farner (1967) erforderlich.

In der vorliegenden Untersuchung konnte eine Beziehung des Legebeginns zur Phänologie von Spannerraupen und Vegetation sowie zu Wärmesummen gezeigt werden. Keine Übereinstimmung liess sich dagegen zu den kurz vor der ersten Eiablage herrschenden Lufttemperaturen finden.

Raupenentwicklung, Vegetationsentwicklung und Wärmesummen sind durch eine Kausalkette miteinander verbundene Grössen. Phänologie und Wachstum von blattfressenden Raupen sind in starkem Mass vom Laubaustrieb bzw. vom Blattwachs-

tum abhängig. Frühlingseinzug und Stand der Vegetationsentwicklung sind ihrerseits stark von der Witterung, insbesondere von der Temperatur abhängig. Wärmesummen stellen ein geeignetes Mass für den Stand und die Entwicklung der Vegetation dar (Kreeb 1974, Larcher 1984, Schmidt 1984).

Ein Vogel sollte bestrebt sein, seinen Fortpflanzungszyklus so zu synchronisieren, dass die Zeit der Jungenaufzucht mit dem Maximum an verfügbarer Nahrung zusammenfällt (ultimate factor; Lack 1954). Er muss ihn also auf denjenigen seiner Beutetiere abstimmen. Die in dieser Studie gezeigte zeitliche Übereinstimmung zwischen dem Median des Legebeginns für Erstbruten und dem Schlüpfdatum der ersten Nestlinge mit einem bestimmten Entwicklungszustand von Spannerraupen, welche zumindest für die erste Hälfte der Brutzeit die mit Abstand wichtigste Nestlingsnahrung darstellen, machen es sehr wahrscheinlich, dass eine solche Synchronisation zwischen Räuber und Beute vorliegt.

An dieser Stelle wird auch verständlich, wieso die Photoperiode als Zeitgeber für den Brutzyklus der Gartengrasmücke im Gegensatz zu den bereits erwähnten Arten Hänfling und Schneefink nicht ausreicht. Bei diesen Arten ist das für die Jungenaufzucht erforderliche Nahrungsangebot von Witterung und Phänologie praktisch unabhängig (Heiniger 1991, Frey 1989b). Die Gartengrasmücke als Predator von vor allem blattfressenden Raupen ist auf einen zusätzlichen Zeitgeber angewiesen.

Welcher Faktor als direkter Zeitgeber in Frage kommt (proximate factor), blieb bisher unbeantwortet. Lack (1966) vermutet, dass bei Meisen der Anblick von frisch grüner Vegetation bzw. das Nahrungsangebot als ein solcher wirkt. Jones (1972) betrachtet bei der Kohlmeise die Verfügbarkeit von genügend eiweissreicher Nahrung als den wichtigsten proximate factor für den Legebeginn. In verschiedenen anderen Studien an Meisen (Kluyver 1951, van Balen 1973, Schmidt 1984) konnten deutliche Korrelationen zwischen Legebeginn und dem Stand der Vegetationsentwicklung sowie zu Frühjahrstemperaturen (Wärmesummen) gezeigt werden. Übereinstimmend werden in diesen Arbeiten die mittleren Frühjahrstemperaturen oder Wärmesummen als die entscheidende Einflussgrösse für den Legebeginn betrachtet. Ein Zusammenhang zwischen Wärmesummen und Legebeginn konnte auch für Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* (Löhrl 1957) und Baumpieper *Anthus trivialis* (Van Hekke 1979) und nun in dieser Studie für die Gartengrasmücke nachgewiesen werden. Im Gegensatz zu den Ergebnissen an Meisen kann die Wärmesumme als direkt wirkender Zeitgeber bei diesen Arten ausgeschlossen werden. Diese ausgeprägten Zugvögel, welche relativ spät in ihr Brutgebiet zurückkehren, können über keine direkten Informationen über die Wärmesumme oder die Witterung einer vorangegangenen Zeitspanne verfügen.

Für die Gartengrasmücke kommen demnach als mögliche direkte Zeitgeber (proximate factor) der Stand der Vegetationsentwicklung sowie das Nahrungsangebot in Frage bzw. andere Grössen, welche durch den phänologischen Kalender gesteuert werden. Welcher Faktor letztlich der entscheidene direkte Zeitgeber ist, könnte nur durch eine experimentelle Studie beantwortet werden.

3.3. Gelegegrösse

Die mittlere Gelegegrösse im Gebirge unterscheidet sich nicht von derjenigen aus den Niederungen der Schweiz (M_{120} 4,04; Glutz 1962) und ist deutlich kleiner als in Finnland (M_{111} 4,72; von Haartman 1969). Dieses Resultat fügt sich gut in das bei vielen Arten bekannte Schema einer Gelegegrössenzunahme mit zunehmender geographischer Breite ein (Übersicht Glutz & Bauer 1991).

In Niederungspopulationen (von Haartman 1969, Mason 1976, Solonen 1977, Bairlein et al. 1980) ist die Gelegegrösse zu Beginn der Brutzeit am grössten und nimmt dann mit fortschreitender Brutsaison kontinuierlich ab (Kalendereffekt). Die in dieser

Studie gezeigte anfängliche Zunahme bzw. das längere Konstantbleiben der Gelegegrösse, gefolgt von einer Abnahme scheint sonst für verschiedene relativ früh brütende Arten typisch zu sein (Glutz 1962, 1990). Als eine mögliche Erklärung für das Phänomen der anfänglichen Zunahme der Gelegegrösse nennt Perrins (1970) die am Anfang der Brutzeit noch relativ schlechte Kondition der ♀, im Zusammenhang mit einem noch nicht optimalen Nahrungsangebot. Dies dürfte im Urserental bzw. im Gebirge generell der Fall sein, wo Nestbau, Paarbildung und Eiablage der ersten Bruten meist noch in eine Zeit fallen, wo das Laub der Sträucher erst am Austreiben und somit das Nahrungsangebot noch spärlich ist. Die beobachteten Steigerungen der Gelegegrösse einzelner ♀ stützen die Vermutung von Perrins (1970).

3.4. Einfluss der Witterung

Vögel, welche in höheren Lagen brüten, werden während ihrer Brutzeit regelmässig von Schlechtwetterperioden mit tiefen Temperaturen und Schneefällen überrascht. Für ein erfolgreiches Brüten unter den extremen Bedingungen des Gebirgsklimas sind daher spezifische Anpassungen ethologischer und/oder physiologischer Art nötig (Glutz 1990).

Gegenüber den alljährlich auftretenden Schlechtwetterperioden erwies sich die Gartengrasmücke als eine vergleichsweise unempfindliche Art. Einzig der extremste Kälteeinbruch von 1991, welcher die meisten Bruten während der Legephase traf, hatte grössere Verluste zur Folge und zeigte nachhaltige Auswirkungen auf das weitere Brutgeschehen. Bemerkenswert war aber auch hier, dass einige Bruten dieses Ereignis ohne Schaden überstanden. Dazu gehören insbesondere die 3 Paare, welche schon Eier bebrüteten. Die relativ langen Brutdauern dieser drei Bruten lassen auf eine geringe Verzögerung der Embryonalentwicklung aufgrund der sehr tiefen Temperaturen schliessen. Ob die tauben Eier dieser Bruten unbefruchtet waren oder abgestorbene Embryonen enthielten, liess sich leider nachträglich nicht feststellen. Die im Anschluss an das Ereignis zum ersten Mal beobachteten 2er Gelege, Legeunterbrechungen und das gehäufte Auftreten von tauben Eiern können wohl als direkte Folgen des Kälteeinbruchs gedeutet werden. Sie lassen auf eine Beeinträchtigung der physischen Kondition der ♀ bzw. auf fehlende Befruchtung während der Kältetage schliessen. Das nur kurze Intervall zwischen dem Kälteeinbruch und dem Legebeginn der ersten Ersatzbrut zeigt, wie schnell einzelne Paare auf das Ereignis reagierten. Inwieweit die deutlich unterdurchschnittliche Gelegegrösse der nachfolgenden Bruten ebenfalls eine Spätfolge dieses Kälteeinbruchs oder eine Reaktion auf ein vermindertes Nahrungsangebot ist, muss offen bleiben.

Viel stärkere Auswirkungen von Schlechtwetterereignissen konnte Frey (1989a) bei einer Gebirgspopulation des Hänflings feststellen. Eine mehr als eine Woche dauernde extreme Kälteperiode mit mT, die zeitweise unter den Nullpunkt sanken, führte zu einem Totalverlust. Als Folge dieses Ereignisses blieben anschliessend viele Ersatzgelege ohne Keimesentwicklung. Als Ursache werden hormonelle Störungen der Altvögel vermutet.

Eine vergleichbar lange Kälteperiode wie im beschriebenen Fall konnte zwar im Urserental nicht beobachtet werden; zudem lassen sich die beiden nicht näher verwandten Arten auch nur bedingt vergleichen. Die relativ geringen Verluste bei der Gartengrasmücke gegenüber dem Hänfling sind aber trotzdem bemerkenswert und weisen die Gartengrasmücke als eine den Bedingungen des Gebirgsklimas gut angepasste Art aus. Dies auch deswegen, wenn man bedenkt, dass der Hänfling im Vergleich zur Gartengrasmücke sein Nest an viel geschützteren Stellen (Fichten und Wacholder) errichtet und die Nestmulde mit besser isolierenden Materialien auskleidet (Frey 1989a).

Die relative Unempfindlichkeit der Gartengrasmücke gegenüber nasskalter Witte-

rung beruht zum Teil auf einer intensiven Bebrütung bzw. Brutpflege durch beide Partner in Kombination mit einer relativ guten Isolationsfähigkeit der Nester. Inwieweit diese Unterschiede zwischen den beiden Arten auch physiologisch bedingt sind, bleibt weiteren Studien vorbehalten.

Zusammenfassung, Summary

Während 4 Jahren (1989–1992) wurde die Brutbiologie der Gartengrasmücke im Urserental (Kanton Uri) in den Zentralalpen studiert. Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Bereich einer subalpinen Aue und liegt auf 1500m ü.M.

Als Folge der klimatisch bedingten Verzögerung der Vegetationsentwicklung beginnen die Gartengrasmücken im Gebirge mit dem Brutgeschäft durchschnittlich 3 Wochen später als ihre Artgenossen in den Niederungen. Die potentielle Legeperiode ist mit 51 Tagen etwa mit derjenigen in Finnland vergleichbar.

Mit dem Bau von Männchennestern beginnen die ankommenden ♂ wenige Tage nach Ankunft im Untersuchungsgebiet. Bei Brutnestern dauert der Nestbau 3–4 Tage. Die Nester wiegen im Mittel 10,2g und sind fast doppelt so schwer als solche aus den Niederungen; zudem isolieren sie auch besser.

Das Datum der ersten Eiablage schwankt zwischen den einzelnen Jahren um 20 Tage (früheste am 28.5.; späteste am 17.6.) und ist von den momentan herrschenden Lufttemperaturen unabhängig. Der Brutzyklus der Gartengrasmücke zeigt eine gute Übereinstimmung mit dem Stand der Vegetation und der Phänologie von Spannerraupen (wichtigste Nestlingsnahrung). Der Median der Erstbruten fällt in allen Jahren mit der Vollblüte der Lorbeerweide zusammen bzw. mit dem Zeitpunkt, wenn die auf Weiden fressenden Spannerraupen eine Länge von 7–8mm erreichen.

Die mittlere Gelegegrösse beträgt 3,97 Eier und weicht nicht von derjenigen in den Niederungen der Schweiz ab. In einzelnen Jahren nimmt die mittlere Gelegegrösse zu Beginn der Brutzeit noch zu; erst gegen Ende der Brutsaison nimmt sie wieder ab.

Die Bebrütung der Gelege erfolgt durch beide Partner und dauert im Mittel 11,9 Tage. Die ermittelten Bebrütungsfrequenzen (91%) sowie der Anteil des ♂ an der Bebrütung sind hoch. Die Jungen verlassen das Nest nach durchschnittlich 10,4 Tagen und werden anschliessend noch 2–3 Wochen durch die Altvögel geführt.

Mittlere Brutdauer und Nestlingszeit sind je um fast einen Tag kürzer als in den Niederungen und mit denjenigen aus Finnland vergleichbar; dies trotz den ungünstigeren klimatischen Bedingungen im Gebirge. Ethologische Anpassungen (besser isolierende Nester, intensivere Bebrütung und Brutpflege) vermögen diese vermutlich zum Teil zu kompensieren. Die Unterschiede zu den Niederungen werden als Anpassung an die verkürzte Legeperiode im Gebirge interpretiert.

Schlechtwetterperioden verbunden mit Kälteeinbrüchen treten im Untersuchungsgebiet regelmässig auf und hatten bis auf wenige Ausnahmen keinen nennenswerten Einfluss auf das Brutgeschehen. Der extreme Kälteeinbruch von 1991 führte zu einem Totalverlust bei mindestens 65% der Nester und hatte nachhaltige Auswirkungen auf das weitere Brutgeschehen; nur in diesem Jahr wurden 2er Gelege und Legeunterbrechungen festgestellt.

Nach Gelegeverlusten wurde in 40% der Fälle eine Ersatzbrut gefunden. Trotz der im Gebirge eingeschränkten Brutzeit ist es in den meisten Jahren einigen Paaren möglich, eine Zweitbrut zu tätigen. Diese werden durch eine Verschachtelung der Bruten bzw. durch sehr kurze Pausen zwischen den beiden Brutzyklen möglich.

Breeding biology of the Garden Warbler *Sylvia borin* in a subalpine habitat in the central Swiss Alps

The breeding biology of the Garden Warbler was studied in the Urseren valley (Kanton Uri, 46°36'N, 8°31'E, 1500m a.s.l.) in the central Swiss Alps, from 1989 to 1992. The study area comprises 18ha of typical subalpine scrub. The vegetation is formed by the bay willow community (Salicion pentandrae), the main species being various willows (*Salix pentandra*, *S. daphnoides* and *S.* × *hegetschweileri*) and green alder *Alnus viridis*.

The atlantic climate of the study area is determined by relatively low temperatures, large fluctuations of the temperature, and frequent precipitations. Bad weather periods lasting several days (temperature lows down to freezing, rain and snow) were recorded annually during the Garden Warblers' breeding period.

On average the Garden Warblers started breeding 3 weeks later than in the lowlands due to the delayed development of the vegetation in the mountains. The potential laying period of 51 days is comparable to conditions in Finland.

Newly arrived males in the study area started building cock nests after a few days. Brood nests were constructed mainly in willow and alder bushes at an average height of 93cm. Nest building lasted 3 to 4 days. Nests weigh 10.2g on average, being almost twice as heavy as those in the lowlands; furthermore they appear to insulate better.

The earliest laying date varied by up to 20 days between years (earliest 28. May; latest 17. June) and did not depend on actual air temperature. The Garden Warblers' breeding cycle correlated well with the phenology of both geometrid caterpillars (the staple nestling food) and vegetation. In all years the median date of first clutches coincided with the full bloom of bay willows, this being the time when the

geometrid caterpillars feeding on willows reach 7 to 8mm in length.

Mean clutch size was 3.97 and did not differ from clutch size in the Swiss lowlands. In some years clutch size increased initially and declined towards the end of the breeding period.

Both the female and the male take part in incubation. Mean incubation period was 11.9 days. The incubation performance (91 percent) as well as the proportion of incubating by the male are relatively high. The same holds true for the brooding effort and feeding frequencies. The chicks fledged after an average of 10.4 days and were subsequently tended for 2–3 more weeks by the adult birds.

Despite unfavourable climatic conditions both mean incubation and nestling periods are shorter than in the lowlands by almost one day. Similar values were found in Finland. This is thought to be at least partly due to compensation through ethological adaptations (higher insulation value of nests, more intensive incubation and brood care). Differences from the lowlands are interpreted as an adaptation to the shorter laying period in the mountains.

Apart from a few exceptions, bad weather periods did not prove to influence breeding significantly. An extreme cold spell in 1991 was the only recorded instance of total loss in at least 65 percent of nests. It had a lasting effect on further breeding and led to the first recording of 2-egg clutches and of interrupted laying.

Replacement clutches were found in 40 percent of recorded cases of lost nests. Despite the shorter breeding period in the mountains, in most years some pairs will attempt a second brood. This is achieved by overlapping broods or by shortening the interval between breeding cycles respectively. Colour-ringing allowed to establish the occurrence of second broods of identical partners beyond doubt.

Literatur

BAIRLEIN, F. (1978): Über die Biologie einer südwestdeutschen Population der Mönchsgrasmükke (*Sylvia atricapilla*). J. Orn. 119: 14–51.

BAIRLEIN, F., P. BERTHOLD, U. QUERNER & R. SCHLENKER (1980): Die Brutbiologie der Grasmücken *Sylvia atricapilla, borin, communis* und *curruca* in Mittel- und N-Europa. J. Orn. 121: 325–369.

BALEN, J. H. VAN (1973): A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. Ardea 61: 1–93.

BERTHOLD, P. (1979): Über die photoperiodische Synchronisation circannualer Rhythmen bei Grasmücken (*Sylvia*). Vogelwarte 30: 7–10.– (1990): Vogelzug. Eine kurze, aktuelle Gesamtübersicht. Darmstadt.

BERTHOLD, P., E. GWINNER & H. KLEIN (1972a): Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichts, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Orn. 113: 170–190. – (1972b): Circannuale Periodik bei Grasmücken. II. Periodik der Gonadengrösse bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Orn. 113: 407–417.

BERTHOLD, P., U. QUERNER & R. SCHLENKER (1990): Die Mönchsgrasmücke. Neue Brehm Bücherei: 603. Wittenberg-Lutherstadt.

BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. Stuttgart.

BOCHEŃSKI, Z. (1985): Nesting of the *Sylvia* warblers. Acta zool. cracov. 29: 241–328.

BURKITT, J. P. (1928): Cock nests of the Garden Warbler. Brit. Birds 22: 62–63.

CLARK, A. B. & D. S. WILSON (1981): Avian breeding adaptions: Hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. Quart. Rev. Biol. 56: 254–277.

CRAMP, S. & D. J. BROOKS (1992): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Volume VI. Oxford.

DIESSELHORST, G. (1968): Struktur einer Brutpopulation von *Sylvia communis*. Bonn. zool. Beitr. 19: 307–321.

EFREMOV, V. D. & V. A. PAEVSKII (1973): Incubation behaviour and incubation patches of males in five species of genus *Sylvia* (russisch mit engl. Zusammenfassung). Zool. zhurn. 52: 721–728.

FARNER, D. S. (1967): The control of avian reproductive cycles. Proc. 14. Int. Orn. Congr. 1966: 107–133.

FREY, M. (1989a): Brutbiologie des Hänflings *Carduelis cannabina* unter den Einflüssen des Gebirgsklimas. Orn. Beob. 86: 265–289. – (1989b): Nahrungsökologie und Raumnutzung einer subalpinen Population des Hänflings *Carduelis cannabina*. Orn. Beob. 86: 291–305.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau. – (1987): Verbreitung, Siedlungsdichte und Brutbiologie der Vögel des Urserentals, insbesondere der Lorbeerweiden-Gesellschaft zwischen Realp und Hospental. Orn. Beob. 84: 249–274. – (1990): Les oiseaux en altitude: biologie et écologie. Actes Coll. Ecosystèmes d'Altitude, Pau 1989.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1991): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 12. Wiesbaden.

HAARTMAN, L. VON (1969): The nesting habits of Finnish Birds. I. Passeriformes. Comment. Biol., Soc. Sci. Fenn. 32: 3–187.

HECKE, P. VAN (1979): Zur Brutbiologie des Baumpiepers (*Anthus t. trivialis*): Legeperiode, Gelegegrösse, Bruterfolg. J. Orn. 120: 12–29.

HEINIGER, PH. (1991): Anpassungsstrategien des Schneefinken (*Montifringilla nivalis*) an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges. Orn. Beob. 88: 193–207.

HELLMICH, J. (1987): Die Fütterstrategie eines Paa-

res der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). Vogelwelt 108: 161–169.

JONES, P.J. (1972): Food as a proximate factor regulating the breeding season of the Great Tit (*Parus major*). Proc. 15. Int. Orn. Congr. 1970: 657–658.

KÄGI, H.U. (1973): Die traditionelle Kulturlandschaft im Urserental. Beitrag zur alpinen Kulturgeographie. Diss. Univ. Zürich.

KLUYVER, H.N. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m.major* L. Ardea 39: 1–135.

KREEB, K. (1974): Ökophysiologie der Pflanzen. Stuttgart.

LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford. – (1966): Population studies of birds. Oxford.

LARCHER, W. (1984): Ökologie der Pflanzen. Stuttgart.

LAUTENSCHLAGER, D. & E. (1991): Zur Abklärung der *Salix hegetschweileri* Heer. Bauhinia 9: 265–271.

LÖHRL, H. (1957): Populationsökologische Untersuchungen beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). Bonn. zool. Beitr. 2: 130–177.

MARTI, C. & CH. BREITENMOSER-WÜRSTEN (1990): Brutbiologie der Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland im Vergleich zu jener der Wasseramsel *Cinclus cinclus*. Orn. Beob. 87: 13–29.

MASON, C.F. (1976): Breeding biology of the *Sylvia* warblers. Bird Study 23: 213–232.

NEUSCHULZ, F. (1988): Zur Synökie von Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria* und Neuntöter *Lanius collurio*. Lüchow-Dannenberger orn. Jber. 11, 234 S.

NORRIS, A.S. (1983): Dummy nest-foundation pads of Garden Warbler. Brit. Birds 76: 140–142.

PALMGREN, M. & P. (1939): Über die Wärmeisolierungskapazität verschiedener Kleinvogelnester. Ornis Fenn. 16: 1–6.

PERRINS, C.M. (1970): The timing of birds' breeding seasons. Ibis 112: 242–255.

PRINZINGER, R. (1992): Die Energiekosten der Bebrütung bei der Amsel *Turdus merula*. Orn. Beob. 89: 111–125.

RAINES, R.J. (1945): Notes on the territory and breeding behaviour of Blackcap and Garden Warbler. Brit. Birds 38: 202–204.

SAUER, F. (1956): Über das Verhalten junger Gartengrasmücken, *Sylvia borin* (Bodd.) (Entwicklung und Spiele). J. Orn. 97: 156–189.

SCHIFFERLI, A., P. GÉROUDET & R. WINKLER (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. Sempach.

SCHMIDT, K.-H. (1984): Frühjahrstemperatur und Legebeginn bei Meisen (*Parus*). J. Orn. 125: 321–331.

SCHNEIDER, W. (1974): Zum Brutgeschehen der Gartengrasmücke. Falke 21: 420–423.

SIEFKE, A. (1962): Dorn- und Zaungrasmücke. Neue Brehm Bücherei: 297. Wittenberg-Lutherstadt.

SIMON, P. (1985): Contribution à l'écologie d'une avifaune de bosquets en milieu rural. Gerfaut 75: 3–100.

SOLONEN, T. (1977): Breeding biology of the Garden Warbler *Sylvia borin* (finnisch mit engl. Zusammenfassung). Lintumies 12: 69–78. – (1979): Population dynamics of the Garden Warbler *Sylvia borin* in southern Finland. Ornis Fenn. 56: 3–12.

STEINFATT, O. (1941): Brutbeobachtungen bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) im Gebiet der Rominter Heide. Dtsch. Vogelwelt 66: 86–91.

STRESEMANN, E. (1927–34): Aves. In: W. KÜKENTHAL & TH. KRUMBACH, Handbuch der Zoologie. 7. Band, 2. Hälfte. Berlin.

WIDMER, M. (in Vorb.): Phänologie, Siedlungsdichte und Populationsökologie der Gartengrasmükke *Sylvia borin* in einem subalpinen Habitat der Zentralalpen. Orn. Beob.

Manuskript eingegangen 3. März 1993
Bereinigte Fassung 17. März 1993

Michael Widmer, Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstrasse 3, CH–3012 Bern