

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie

# Raum-zeitliches Verhalten der Amsel (*Turdus merula*) im Herbst und seine Beziehung zum Phänomen des Teilzuges

Von Hubert Schwabl

## 1. Einleitung

In der Jahresperiodik des Verhaltens eines Vogels vollziehen sich im Spätsommer und im Herbst wichtige Prozesse (ASCHOFF 1955). Viele nichtziehende Arten besetzen ein Gebiet, das ihnen im Winter zur Nahrungssuche und in der folgenden Brutzeit als Brutterritorium dient (EKMAN 1979; SMITH 1984; HARPER 1985). Zugvögel bereiten sich auf die Wanderung in ihr Winterquartier vor. Diese Verhaltensweisen treten in teilziehenden Populationen nebeneinander auf. Südwestdeutsche Amseln (*Turdus merula*) z. B. überwintern entweder im Brutgebiet oder sie verlassen es im Herbst, um im mediterranen Raum ein Winterquartier aufzusuchen (SCHWABL 1983).

Bisherige Untersuchungen haben gezeigt, daß dieses unterschiedliche Verhalten zumindest teilweise genetisch bedingt ist (Übersicht BERTHOLD 1984, 1988). Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch Umweltfaktoren wie z. B. intraspezifische Aggression und Revierverhalten im Herbst als proximate Faktoren die „Entscheidung Stand oder Zugvogel“ beeinflussen. Insbesondere die alters- und geschlechtsbezogenen Asymmetrien im Zugverhalten wurden als Argumente für eine exogene Regulation des Teilzuges herangezogen (LACK 1944; KALELA 1954; GAUTHREUX 1978; LUNDBERG 1988). Im Rahmen einer Studie über die Ökologie und Physiologie des Teilzuges der Amsel untersuchte ich das raum-zeitliche Bewegungsmuster diesjähriger Amseln im Herbst mittels Telemetry. Ziel der Untersuchung war es, erstens anhand der Ortungen die Streifgebiete zu beschreiben; zweitens festzustellen, ob zu dieser Zeit Reviere besetzt und verteidigt werden; und drittens, ob im Hinblick auf erstens und zweitens Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln bestehen.

## 2. Material und Methode

Das Untersuchungsgebiet und die untersuchte Amselpopulation an der Vogelwarte Radolfzell sind bei SCHWABL (1983) beschrieben. Acht diesjährige Amseln, die zum Teil zur Brutzeit als Nestlinge beringt worden waren, wurden zwischen 30. August und 14. September 1979 mit Japannetzen gefangen. Nachdem Körpergewicht, post-juvenile Mauser und Geschlecht festgestellt waren (Tab. 1), wurden die Tiere mit einstufigen Trackingsendern (SMI) der Firma AVM Instrument Company, Illinois, USA versehen. Der Sender (0,6 g) mit Quecksilberbatterie (Varta 4575) wurde mit einer verschraubbaren Halterung aus Kunststoff an die Basis der beiden mittleren Schwanzfedern geklemmt. Die 12 cm lange Antenne aus Gitarrendraht ( $\varnothing$  0,4 mm) verlief parallel zu den Schwanzfedern nach hinten. Das Gewicht von Sender mit Batterie, Antenne und Befestigungsvorrichtung betrug zwischen 2,8 und 3 g, ungefähr 3 % des mittleren Körpergewichtes von 94,5 g (Tab. 1). Nach Befestigung der Sender wurden die Tiere freigelassen. Beobachtungen zeigten, daß der Sender den Vogel nicht behinderte. Die Lebensdauer der Batterie bei einer Stromaufnahme des Senders von 0,08 mA/Tag wurde auf zwei Monate berechnet.

Die Trägerfrequenz der Sender lag bei ca. 148 MHz. Ortungen erfolgten mit einem tragbaren Empfänger (LA 12) und einer handgehaltenen, mobilen H-Antenne (AVM Instrument Company). Das Auflösungsvermögen der Antenne lag zwischen  $10^\circ$  und  $15^\circ$  (BIEBACH et al. 1983). Die Reichweite der Sender betrug je nach Gelände zwischen 0,5 und 4 km. Es wurden Dreieckspeilungen durchgeführt; die Peilungen und Ortungen wurden auf einer Karte (Maßstab 1:5000), über die ein  $25 \times 25$  m Koordinatennetz gelegt war, ausgewertet. In vielen Fällen konnte der Aufenthaltsort auch ohne Dreieckspeilung direkt bestimmt werden. Ortungen wurden zu allen Tageszeiten durchgeführt.

Streifgebiete oder Homeranges (WITTENBERGER 1981) wurden mit der Methode des maximalen konvexen Polygons bestimmt. Bei dieser Methode werden die äußersten Ortungen miteinander verbunden und die einge-

geschlossene Fläche bildet den Homerange. Obwohl diese Methode die Größe des Streifgebietes überschätzt, da vom Tier nicht genutzte Flächen mit eingeschlossen werden und die geschätzte Größe des Homeranges von der Anzahl der Lokalisierungen abhängt (ODUM & KUENZLER 1955; JENNRICH & TURNER 1969), schien sie mir für den intraspezifischen und intraindividuellen Vergleich ausreichend zu sein.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Zeitliche Änderung der Streifgebiete

Der Zeitraum zwischen August und Oktober, in dem Ortungen durchgeführt wurden, ist in drei Phasen eingeteilt worden: erste und zweite Septemberhälfte und Oktober. Diese Aufteilung wurde gewählt, weil südwestdeutsche Amseln Anfang Oktober ihre postjuvenile Mauser beenden und dann bei einem Teil der Population der Wegzug ins Winterquartier einsetzt (SCHWABL et al. 1984, H. SCHWABL, unveröffentlicht). Außerdem beginnt in der zweiten Septemberhälfte die Phase des Herbstgesanges, die beginnendes Revierverhalten andeuten könnte. Allerdings wurden aggressive Auseinandersetzungen auch schon Anfang September beobachtet (Tab. 2). Sieben der acht Versuchstiere mauserten zu Beginn der Untersuchung ihr Jugendgefieder. Im Mittel hatten sie zu diesem Zeitpunkt 43% der untersuchten Federpartien vermausert (Tab. 1). Demnach dürfte die Mauser Anfang Oktober beendet worden sein.

Tab. 1: Übersicht über die im Herbst telemetrisch untersuchten Amseln.

<sup>a</sup> als Nestling im Untersuchungsgebiet beringt; <sup>b</sup> als Fängling beringt; <sup>c</sup> Sender verloren; <sup>d</sup> kein Signal mehr empfangen.

Table 1: Summary of blackbirds studied by radiotelemetry in autumn.

Bezeichnung	Geschlecht	Körpergewicht (g)	Mauser %	beringt	Ortungen	Beobachtung im Winter
A	♂	98.7	67	28.4. <sup>a</sup>	4.9. – 23.10.	–
B	♂	97.9	0	11.7. <sup>a</sup>	30.8. – 24.10.	+
C	♂	97.3	42	3.9. <sup>b</sup>	3.9. – 24.10.	–
D	♂	95.9	67	5.9. <sup>b</sup>	5.9. – 17.10.	–
E	♂	95.9	21	31.8. <sup>b</sup>	4.9. – 25. 9. <sup>c</sup>	–
F	♀	96.7	38	26.6. <sup>a</sup>	4.9. – 23.10.	+
G	♀	89.3	88	14.9. <sup>b</sup>	14.9. – 7.10. <sup>d</sup>	+
H	♀	91.6	21	14.9. <sup>b</sup>	14.9. – 1.10. <sup>d</sup>	–

Tab. 2: Häufigkeit von Aggressionen und Gesang im Herbst.

Table 2: Frequency of aggressive interactions and song in autumn.

Verhalten	Zeit			
	1.–15. 9.	16.–30. 9.	1.–15. 10.	16.–31. 10.
Aggression	3	3	3	0
Gesang	0	7	3	0

Die Abbildungen 1 und 2 zeigen die Homeranges der acht untersuchten juvenilen Amsel während der drei Perioden. In dieser Darstellung sind Ortungen zu allen Tageszeiten, einschließlich der während der Morgen- und Abendstunden, verwendet worden. Die Homeranges verlagerten sich während des Untersuchungszeitraumes und wurden in der zweiten Septemberhälfte bei allen Tieren größer. Es lassen sich zwei verschiedene Muster der zeitlichen Veränderung erkennen (Abb.1,2,3):

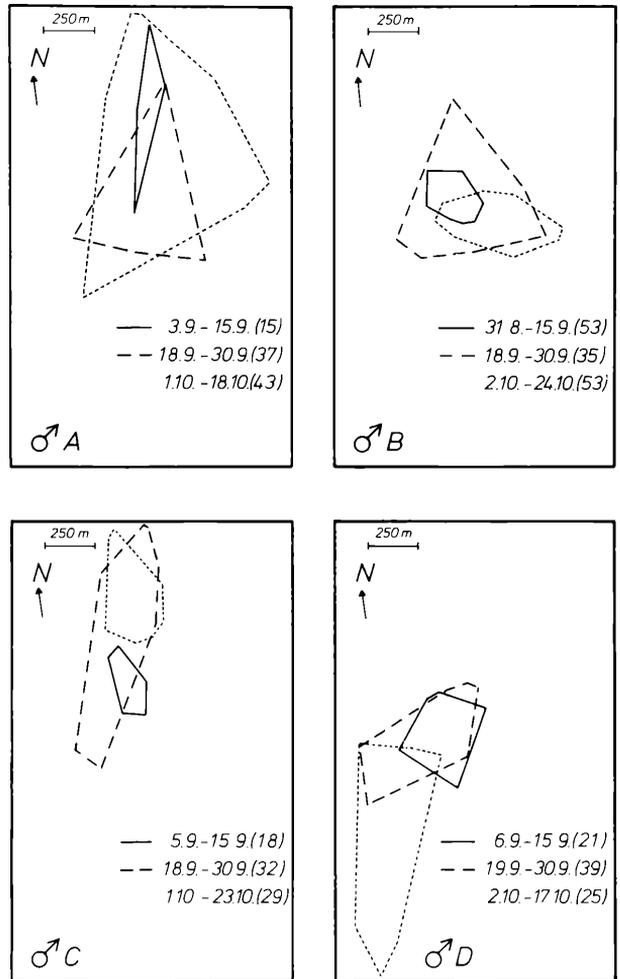


Abb. 1:  
Telemetrisch ermittelte Homeranges  
juveniler Amseln zu drei verschiede-  
nen Phasen zwischen September und  
Oktober. Die Anzahl der jeweils ver-  
wendeten Ortungen ist in Klammern  
angegeben.

Fig. 1:  
Homeranges of juvenile blackbirds  
based on radiotelemetry during Sep-  
tember and October. Numbers of used  
localizations are given in parentheses.

- a) eine kontinuierliche Vergrößerung von September bis Oktober ( $\sigma$  A, D); oder  
b) anfängliche Ausdehnung und anschließende Verkleinerung ( $\sigma$  B und  $\sigma$  C, F).

$\sigma$  E konnte nicht eingeordnet werden, da es am 24. 9. seinen Sender verloren hatte. Die Weibchen G und H könnten in die zweite Kategorie fallen, da ihre Streifgebiete zwischen September und Oktober kleiner wurden. Drei der fünf Tiere (B, F, G) der Kategorie b) wurden im Winter in denselben Gebieten beobachtet, waren also mit Gewißheit im Brutgebiet überwinternde Standvögel (Tab. 1).  $\sigma$  D zeigte eine kontinuierliche Verschiebung und Vergrößerung seines Homeranges in Richtung SSW und konnte dann ab dem 17. Oktober nicht mehr geortet werden. Möglicherweise handelte es sich um einen Zugvogel. Von den  $\sigma$  G und H konnten ab dem 7. 10. bzw. 1. 10. keine Signale mehr empfangen werden, obwohl die theoretische Lebensdauer der Batterie noch nicht einmal zur Hälfte erreicht war. Wegzug kann für Vogel G ausgeschlossen werden, da er während des folgenden Winters im Gebiet beobachtet werden konnte. Die Funktion des Senders war wahrscheinlich gestört. Vogel H dagegen könnte weggezogen sein.

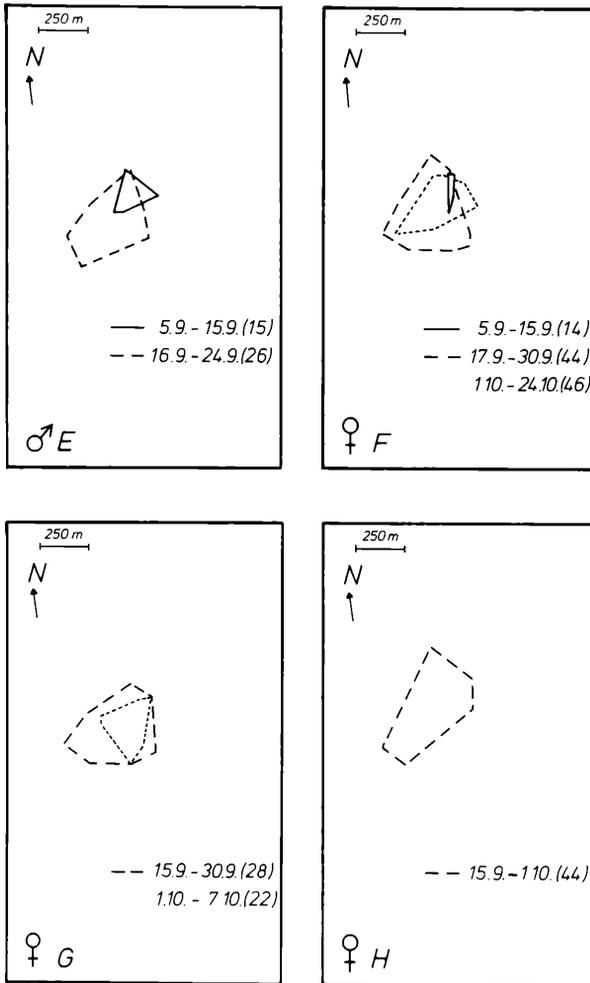


Abb. 2:  
Siehe Abb. 1 und Ergebnisse.

Fig. 2:  
See Fig. 1 and Ergebnisse.

### 3.2. Größe der Streifgebiete

Da Amseln im Herbst an gemeinsamen Schlafplätzen übernachteten, zu denen sie auch über weite Entfernungen fliegen, wird das tagsüber tatsächlich genutzte Gebiet durch Hinzunahme von Ortungen morgens und abends überschätzt. Deshalb wurden für eine weitere Analyse nur Daten zwischen 8.00 und 17.00 Uhr verwendet, um Ortungen auf dem Weg vom und zum und am Schlafplatz auszuschließen.

Die so bestimmten Homeranges waren kleiner als bei Verwendung aller Daten. Das bedeutet, daß Amseln während der Morgen- und Abendstunden andere Gebiete als während des Tages aufsuchen. Die Größen der Homeranges sind der Abb. 3 zu entnehmen. Sie reichten von 0,28 ha Anfang September bis 65,6 ha im Oktober. Der Vogel mit dem größten Streifgebiet war ♂ A, das aus einer frühen Brut stammte (Tab. 1). Im Vergleich hatte das aus einer späten Brut stammende ♂ B nur einen Homerange von 9,74 ha. Die Homeranges der ♀ schienen kleiner zu sein als die der ♂

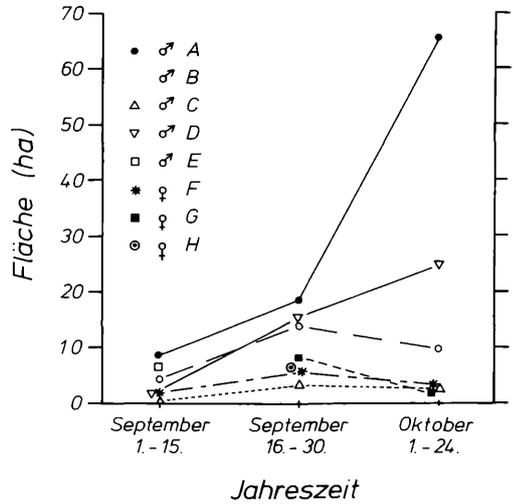


Abb. 3:  
Homerange-Größe juveniler Amseln im Herbst.

Fig. 3:  
Sizes of homeranges of juvenile blackbirds during autumn.

### 3.3. Überlappung der Streifgebiete

Die Streifgebiete überlappen zum Teil (Abb. 4). Eine Feldhecke mit einem angrenzenden Maisfeld wurde im September von fast allen Versuchstieren und vielen nicht markierten Amseln besucht. Anfang Oktober wurde das Maisfeld geerntet und wurde von den Amseln nicht mehr genutzt. Aber auch im Oktober überlappen die Streifgebiete: der Homerange des weiblichen Standvogels F war in seinem zentralen Teil mit ungefähr der Hälfte des Homeranges des weiblichen Standvogels G identisch. Die Homeranges der ♂ B und C und der ♀ F und G wurden vom sehr großen Homerange des ♂ A fast vollständig umschlossen.

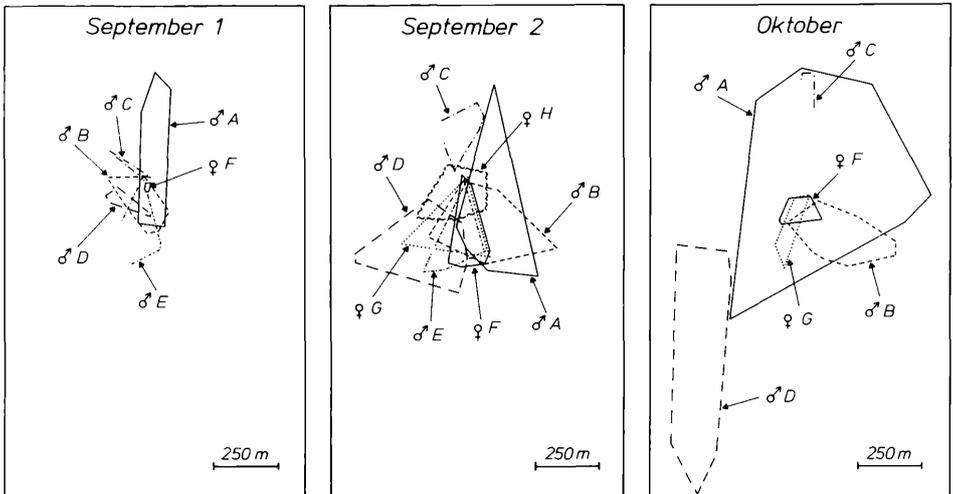


Abb. 4: Überlappung der Homeranges einzelner juveniler Amseln.

Fig. 4: Overlap of homeranges of juvenile blackbirds.

#### 4. Diskussion

Die Ergebnisse der Untersuchung lassen sich in vier Punkten zusammenfassen:

1. Juvenile Amseln bewegen sich im Herbst in gut abgrenzbaren Gebieten, die sich aber räumlich verschieben können.
2. Die Fläche der Homeranges kann kontinuierlich zunehmen oder zuerst zu- und dann abnehmen. Drei von fünf Vögeln, deren Homerange im Oktober kleiner wurde, überwinterten im Brutgebiet.
3. Die Homeranges im Herbst sind größer als die Reviere während der Brutzeit.
- 4) Die Homeranges überlappen sich.

Änderungen in Größe und Lage der Streifgebiete können dadurch zustandekommen, daß sich Nahrungsquellen erschöpfen. So wurde z. B. ein Maisfeld, in dem sich viele Amseln während der Mauser aufhielten und in dem die Homeranges der Versuchstiere überlappten, abgeerntet; es konnte dann nicht mehr genutzt werden. Auch Witterungseinflüsse mögen eine Rolle spielen. Andererseits könnte die Veränderung der Streifgebiete darauf beruhen, daß zumindest Standvögel nach dem Ende der Mauser ein Siedlungsgebiet für den Winter auswählen. Auffälligerweise wurden die Streifgebiete aller drei Vögel, die sicher im Brutgebiet überwinterten, mit dem Mauserende im Oktober kleiner.

Es stellt sich die Frage, ob diese Gebiete, die im Herbst bezogen werden, als Reviere bezeichnet werden können. Die Definition eines Revieres kann nach verschiedenen Kriterien erfolgen. Häufig wird es als „verteidigtes Gebiet“ definiert unter Betonung der Verhaltensmechanismen (Aggression, Gesang), mit denen Rivalen ausgeschlossen werden (NOBLE 1939; BROWN 1964). Oder aber es wird als „exclusive area“ definiert unter Betonung des Ausschlusses von Konkurrenten als Folge bestimmter Verhaltensweisen (PITELKA 1959; SCHOENER 1955; DAVIES & HOUSTON 1985). Die Ausschließlichkeit wird anhand des Grades der Überlappung der Siedlungsgebiete gemessen (z. B. EKMAN 1979; SMITH & VAN BUSKIRK 1988). Aggressive Auseinandersetzungen und Gesang waren im Herbst im Vergleich zur Brutzeit sehr selten, was gegen Reviere im Sinne der ersten Definition spricht. Der hohe Grad der Überlappung der Siedlungsgebiete einzelner Individuen im Herbst spricht gegen Reviere im Sinne der zweiten Definition.

Es wird angenommen, daß die Größe eines Revieres durch die Kosten der Verteidigung und den Nutzen bestimmt wird. Mit zunehmender Reviergröße steigen die Kosten der Verteidigung weiter an, während der Nutzen ab einer bestimmten Größe nicht mehr zunimmt (DAVIES & HOUSTON 1985). Beobachtungen und Fangdaten farbiger beringter Amseln derselben Population zur Brutzeit ergaben eine mittlere Reviergröße von 0,3 ha (0,15 bis 0,75 ha,  $N = 12$ ) (H. SCHWABL, unveröffentlichte Daten). Vergleichbare Werte ermittelte SNOW (1955) für britische Amseln (0,16 bis 0,24 ha) und GURR (1954) für Amseln in Australien (0,73 ha). Für die Brutzeit ergibt sich daraus offensichtlich für die Amsel eine optimale Reviergröße von weniger als 0,5 ha. Die Homeranges im Herbst waren zehnmal größer. Obwohl aus der Brutzeit keine telemetrisch ermittelten Homerange-Größen vorliegen, ist die Annahme wahrscheinlich, daß die großen Homeranges, die im Herbst telemetrisch gemessen wurden, nicht verteidigbar sind. Deshalb kann es sich nicht um Reviere handeln.

Diese Befunde sprechen gegen die Annahme, daß juvenile Amseln im Herbst Reviere verteidigen. Revierbesitz als proximaler Faktor in der „Entscheidung Hierbleiben oder Wegziehen“ ist deshalb unwahrscheinlich. Juvenile Standvögel scheinen zwar schon im Herbst bestimmte Gebiete zu bevorzugen und sich dort anzusiedeln, aber erst im Winter oder zeitigen Frühjahr zu versuchen, andere Individuen aus dem Gebiet durch Aggression auszuschließen (SNOW 1956). Diese Revierbildung geht dann offensichtlich mit einer Verkleinerung des ursprünglichen Homeranges einher. Inwieweit Revierbesitz das Verhalten adulter Amseln modifiziert ist unklar. Ein Vergleich der vorliegenden Daten mit telemetrisch ermittelten Homeranges adulter Tiere im Frühjahr und im Herbst könnte darüber Aufschluß geben.

## 5. Zusammenfassung

Südwestdeutsche Amseln überwintern entweder im Brutgebiet (Standvögel) oder sie verlassen es im Herbst, um im mediterranen Raum zu überwintern (Zugvögel). Um das Verhalten vor dem Wegzug im Herbst zu untersuchen, habe ich mit Hilfe von Telemetrie die Bewegungsmuster von acht juvenilen Amseln im Brutgebiet von September bis Oktober verfolgt. Die ermittelten Homeranges veränderten sich räumlich; sie wurden bei zwei Tieren kontinuierlich größer, während sie bei fünf weiteren Tieren zuerst größer und dann wieder kleiner wurden. Drei dieser fünf Tiere überwinterten im Brutgebiet. Die telemetrisch ermittelten Homeranges waren größer als Brutreviere und überlappten sich. Aggressive Auseinandersetzungen waren selten. Aus dem seltenen Auftreten revieranzeigender Verhaltensweisen und dem hohen Grad der Überlappung und der Größe der Homeranges schließe ich, daß juvenile Amseln im Herbst keine Reviere verteidigen. Es ist deshalb zumindest für Jungvögel unwahrscheinlich, daß Revierbesitz im Herbst ein proximaler Faktor in der Steuerung der Teilzuges ist.

## 6. Summary

European blackbirds of the southwest-German population either spend the winter in the breeding area or migrate to Mediterranean wintering areas. To investigate the behaviours that occur prior to migration in a fraction of the population, I radiotracked 8 juveniles during September and October in the breeding area. The homeranges of individuals changed during the investigation; for 2 birds they increased continuously while for 5 birds they increased and then decreased in size. Three of these 5 birds stayed at the breeding area during the following winter. Homeranges in autumn as determined by radiotelemetry were larger than breeding territories. Aggressive interactions were infrequent. From the low frequency of aggressive behaviours, the large degree of overlap of homeranges and their relatively large size I conclude that juvenile blackbirds do not defend territories in autumn. Therefore it is unlikely, at least for juveniles, that possession of a territory acts as proximate factor in the control of partial migration.

## 7. Literatur

- Aschoff, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. *Stadium generale* 8: 742–776. \* Berthold, P. (1984): The control of partial migration in birds: A review. *The Ring* 10: 253–265. \* Berthold, P. (1988): Evolutionary aspects of migratory behavior in European warblers. *J. Evol. Biol.* 1: 195–209. \* Brown, J. L. (1969): Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.* 81: 293–329. \* Biebach, H., M. Dallmann, W. Schuy & K.-H. Siebenrock (1983): Die Herbstzugrichtung von Neuntörtern (*Lanius collurio*) auf Karpathos (Griechenland). *J. Orn.* 124: 251–257. \* Ekman, J. (1979): Coherence, composition and territories of winter social groups of the willow tit *Parus montanus* and the crested tit *P. cristatus*. *Ornis Scand.* 10: 56–68. \* Davies, N. B. & H. I. Houston (1985): Territory economics. In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (Hrsg.): *Behavioural Ecology*, 148–149. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. \* Gauthreaux, S. A. (1978): The ecological significance of behavioral dominance. In: Bateson, P. P. G. & P. H. Klopfer (Hrsg.): *Perspectives in Ethology*, Vo. 3, 17–54. Plenum, New York, London. \* Gurr, L. (1954): A study of the blackbird (*Turdus merula*) in New Zealand. *Ibis* 96: 225–261. \* Harper, P. G. C. (1985): Pairing strategies and mate choice in female robins *Erithacus rubecula*. *Anim. Behav.* 33: 862–875. \* Jennrich, R. I. & F. B. Turner (1969): Measurement of non-circular home range. *J. Theoret. Biol.* 22: 227–237. \* Kalela, O. (1954): Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzugs. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 16: 1–30. \* Lack, D. (1944): The problem of partial migration. *Brit. Birds.* 37: 122–130, 143–150. \* Lundberg, P. (1988): The evolution of partial migration in birds. *TREE* 3: 172–175. \* Noble, G. K. (1939): The role of dominance in the social life of birds. *Auk* 56: 263–273. \* Odum, E. P. & E. J. Kuenzler (1955): Measurement of territory and home range in birds. *Auk* 72: 128–137. \* Pitelka, F. A. (1959): Numbers, breeding schedule, and territory in pectoral sandpipers of Northern Alaska. *Condor* 61: 233–264. \* Schoener, T. W. (1968): Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123–141. \* Schwabl, H. (1983): Ausprägung und Bedeutung des Teilzugverhaltens einer südwestdeutschen Population der Amsel *Turdus merula*. *J. Orn.* 124: 101–116. \* Schwabl, H., J. C. Wingfield & D. S. Farner (1984): Endocrine correlates of autumnal behavior in sedentary and migratory individuals of a partially migratory population of the European blackbird *Turdus merula*. *Auk* 101: 499–507. \* Snow, D. W. (1956): Territory in the blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 98: 438–447. \* Smith, D. C. & J. van Buskirk (1988): Winter territoriality and flock cohesion in the black-capped chickadee *Parus atricapillus*. *Anim. Behav.* 36: 466–476. \* Wittenberger, J. F. (1981): *Animal social behavior*. Duxbury Press, Boston.

Anschrift des Verfassers: Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, D-8138 Andechs.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: [34\\_1987](#)

Autor(en)/Author(s): Schwabl Hubert

Artikel/Article: [Raum-zeitliches Verhalten der Amsel \(\*Turdus merula\*\) im Herbst und seine Beziehung zum Phänomen des Teilzuges 312-318](#)