

# JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Band 124

1983

Nr. 2

*J. Orn. 124, 1983: S. 101–116*

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell

## Ausprägung und Bedeutung des Teilzugverhaltens einer südwestdeutschen Population der Amsel *Turdus merula*

Von Hubert Schwabl

### Einleitung

Die Ausprägung des Zugverhaltens einer Art nimmt meist mit höherer geographischer Breite des Brutgebietes zu, so daß sesshafte und ziehende Populationen unterschieden werden können. Bei der Amsel (DROST 1930, 1935, BRUNNER 1938, KRUEGER 1940, LACK 1944, FORMANEK 1958, ASHMOLE 1962, SNOW 1966, BEZZEL & LECHNER 1978) und verschiedenen anderen Arten (z. B. EATON 1933, NICE 1937, VON HAARTMAN 1968, LUNDBERG 1979) können in ein und derselben Population sowohl Überwinterung im Brutgebiet als auch Wegzug in eigene Winterquartiere auftreten. Hier handelt es sich um Teilzieher im engeren Sinne (SCHÜZ & MEISE 1968). In der Regel gilt, daß in teilziehenden Populationen ein höherer Prozentsatz der Jungvögel als der Altvögel wandert, und die ♀ stärker als die ♂ zum Zug neigen. Geschwister aus demselben Nest können sich verschieden verhalten (BERNHARDT 1930, DROST 1930, NICE 1937) und sogar ein Individuum kann seine Strategie von Jahr zu Jahr wechseln (NICE 1937, KESSEL 1953, BRACKBILL 1956).

Die Aussagen über eine alters- bzw. geschlechtsabhängige Ausprägung des Zugverhaltens von Teilziehern beruhen meist auf Analysen von Beringungsdaten oder der Untersuchung während des Zuges gefangener Vögel. Nach Ringfunden und Fangzahlen auf dem Zug darf jedoch nicht ohne weiteres auf die Alters- und Geschlechtsstruktur des ziehenden Teils einer Teilzieherpopulation geschlossen werden, da die Wiederfundraten der Alt- und Jungvögel bzw. der Geschlechter unterschiedlich sein können (PERDECK 1977) und die Zuordnung auf dem Zug gefangener Vögel zu einer bestimmten Population vielfach nicht möglich ist.

In dieser Arbeit wird die Alters- und Geschlechtsabhängigkeit des Teilzugverhaltens einer beringten Amselpopulation beschrieben. Einerseits wurden die im Brutgebiet überwinternden Individuen der Population erfaßt. Andererseits wurde anhand der Zusammensetzung der im Frühjahr ins Brutgebiet einwandernden, im Winter nicht erfaßten Amseln auf die Struktur des ziehenden Teils geschlossen.

Der relative Anpassungswert der beiden Winterstrategien ist ungeklärt. Zwei Modelle wurden vorgeschlagen, um zu erklären, warum keine der beiden Winterstrategien in teilziehenden Populationen durch natürliche Selektion eliminiert wird. Beide gehen davon aus, daß Zug- und Standvögel die gleiche Fitness haben. Das eine Modell schlägt vor, daß die Mortalitätsraten von Zug- und Standvögeln im Winter unterschiedlich sind, jedoch langfristig gesehen im Gleichgewicht stehen. Unterschiedliche Fortpflanzungsraten werden nicht erwogen (LACK 1954, 1968). Das andere Modell nimmt an, daß Standvögel eine höhere Wintermortalität als Zugvögel haben, diese jedoch durch höhere Reproduktionsraten im Vergleich zu den Zugvögeln ausgeglichen wird (VON HAARTMAN 1968). In dieser Untersuchung wird versucht, anhand der Anteile der Stand- und Zugvögel in der Brutpopulation, des Brutbeginns und des Bruterfolgs zu prüfen, ob Stand- gegenüber Zugamseln höhere Reproduktionsraten haben.

### Material und Methode

**Untersuchungsgebiet:** Die Untersuchungen wurden 1976–1979 an einer Amselpopulation von ungefähr 40 Brutpaaren im Park von Schloß Möggingen bei Radolfzell (47° 46' N/ 09° 00' E) und der näheren Umgebung ausgeführt. Das Untersuchungsgebiet (UG) umfaßte ca. 20 ha. Die relativ isolierte Lage ließ hoffen, daß die überwinternden Amseln der Population ziemlich vollständig erfaßt werden konnten, eine wesentliche Voraussetzung für die Unterscheidung der Standamseln (STA) und Zugamseln (ZA) im Freiland.

**Fang und Markierung:** Die Amseln wurden mit Japannetzen und Siebfallen gefangen und mit Aluminium- und farbigen Kunststoffringen individuell gekennzeichnet.

**Bestimmung der Stand- und Zugamseln:** Die im Brutgebiet überwinternden STA wurden durch Fang und Beobachtung während der Abwesenheit des ziehenden Teils der Population erfaßt. Der Bestimmung der ZA lag folgende Überlegung zugrunde: Wird in der überwinternden Population kontinuierlich gefangen und beringt, so nimmt die Zahl der unberingten bzw. nicht kontrollierten Amseln ab. Bei Ankunft der ZA im Frühjahr sollte sie wieder ansteigen. Von diesem Anstieg an wurden die „Neufänge“ als Zugvögel betrachtet. Um sicher zu gehen, daß beringte Amseln, die in der Nähe des UG überwinternten, nach Rückkehr in das UG nicht als Zugvögel gewertet wurden, beobachtete ich auch in der näheren Umgebung. Mit dieser Methode konnten STA eindeutig bestimmt werden, während in die Gruppe der ZA auch im Winter nicht erfaßte STA eingingen. Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln sind deshalb Mindestunterschiede, die bei einer genaueren Bestimmung der ZA deutlicher zum Ausdruck kommen würden.

**Geschlechts- und Altersbestimmung** erfolgte in Anlehnung an SVENSSON (1975) und RICHTER (1972). Unterschieden wurde zwischen erstjährigen (juvenilen) und mehrjährigen (adulten) Vögeln.

**Ökologische Daten:** Revierverhalten, Revierbesetzung und Sangesbeginn wurden aufgezeichnet. Es wurde versucht, möglichst alle Brutvögel zu Beginn der Brutzeit individuell zu erfassen. Die Nestsuche erfolgte durch Beobachtung der Brutpaare in ihren Revieren, möglichst während der Nestbauphase. Zusätzlich wurde systematisch nach Nestern gesucht. Der Legebeginn ist als die Ablage des ersten Eies definiert. Bei Gelegen, die erst während der Legephase entdeckt wurden, konnte unter der Annahme eines Legeabstandes von einem Tag auf den Legebeginn zurückgerechnet werden. Als Maß für den Bruterfolg gilt das Beringungsalter der Nestlinge von 6 bis 8 Tagen.

**Statistik:** Die angewandten statistischen Methoden sind jeweils angegeben. Im allgemeinen wurde nach SACHS (1978) vorgegangen; Signifikanzgrenze  $p < 0.05$ .

Die Untersuchung wurde ermöglicht durch die vielfältige Unterstützung der Herren H. BIEBACH und E. GWINNER. Prof. Dr. J. ASCHOFF hat durch großzügige materielle Hilfe den Fortgang

der Arbeit gefördert. F. BAIRLEIN, P. BERTHOLD, E. GWINNER und G. ZINK versahen eine frühere Version des Manuskripts mit kritischen Bemerkungen und M. C. MOORE war bei der Anfertigung der englischen Zusammenfassung behilflich. Ihnen allen gilt mein besonderer Dank.

## Ergebnisse

### 1. Teilzug der süddeutschen Amselpopulation nach Beringungsdaten

Wiederfunde von Amseln, die während der Brutzeit in Süddeutschland beringt worden waren, deuten darauf hin, daß süddeutsche Amseln Teilzieher sind. Die Anzahl der Wiederfunde von November bis Februar gegen die Entfernung vom Beringungsort aufgetragen, ergibt eine bimodale Verteilung (Abb. 1). Beringte Amseln überwinterten

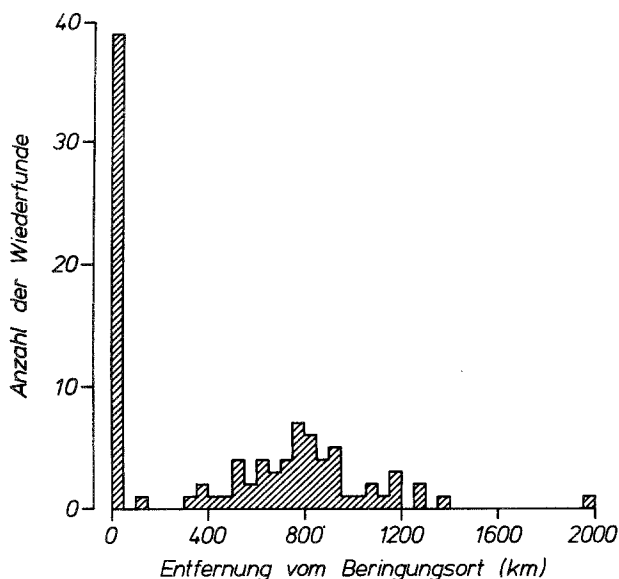


Abb. 1: Anzahl der Wiederfunde in Süddeutschland beringter Amseln als Funktion der Entfernung vom Beringungsort. Nach KRAUSS (1961). — Number of recoveries of blackbirds banded in southern Germany as a function of distance from banding site.

entweder im Brutgebiet oder zogen in Winterquartiere, die in Südfrankreich, Norditalien oder Nordspanien lagen (Abb. 2). Diese Daten deuten an, daß süddeutsche Amseln Teilzieher sind, jedoch könnte dieses Muster auch dadurch zustande kommen, daß die Population in einzelnen Jahren zieht, in anderen nicht.

### 2. Bestimmung der Stand- und Zugamseln in der Population

Der Anteil an Neufängen nahm 1977—1979, wie theoretisch erwartet, gegen Ende des Winters ab und stieg im Frühjahr kurzzeitig wieder an (Abb. 3).

Die Verhältnisse in den einzelnen Jahren sind wie folgt zu beschreiben:

1977: Der Anstieg des Anteils an Neufängen von 22 % Ende Februar auf 38 % Mitte März war nicht signifikant (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p > 0.10$ ). Unter der Annahme, daß keine Immigration unberingter Amseln in das UG erfolgt wäre und unberingte und

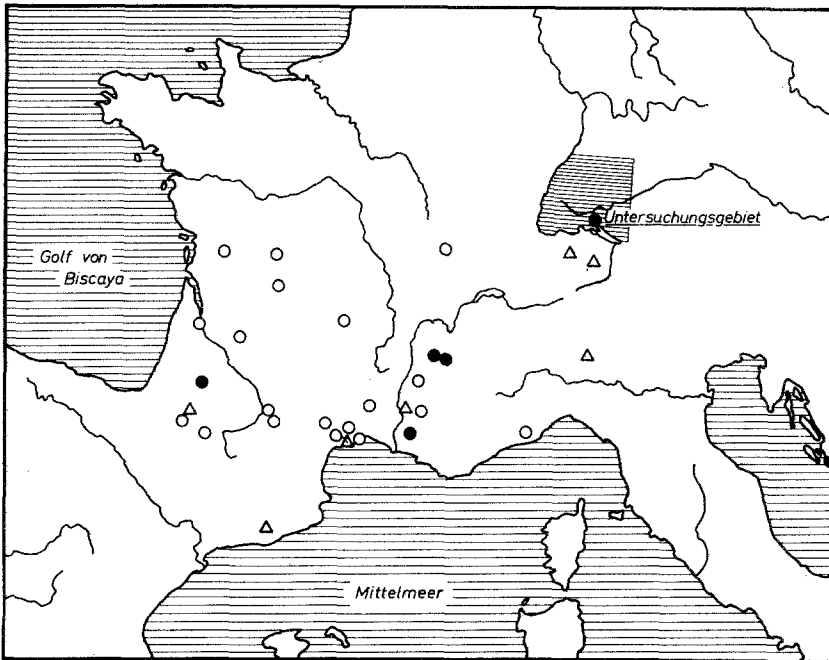


Abb. 2: Fernfunde von Amseln im ersten Winter nach ihrer Beringung in Südwestdeutschland (schraffierte Fläche). Geschlossene Kreise: im Untersuchungsgebiet als Nestling beringt. Offene Kreise: als Nestling außerhalb des Untersuchungsgebiets beringt. Dreiecke: im Untersuchungsgebiet als Fängling beringt. Nach Daten von KRAUSS (1961) und eigenen Daten. — Distant recoveries of blackbirds that were banded in southwestern Germany (hatched area) during the first winter after banding. Closed circles: birds banded in nest in the study area. Open circles: birds banded in nest outside of study area. Triangles: birds trapped and banded in study area.

beringte Vögel mit gleicher Wahrscheinlichkeit gefangen worden sind, läßt sich aus den Daten für die vorangehenden Dekaden ein theoretischer Wert des Prozentsatzes an Neufängen für die Fangdekade Mitte März berechnen: Mitte Februar waren 27,5 % (17 von 62) aller Fänglinge Neufänge. Die Beringung dieser 17 Tiere verringerte den Prozentsatz in der nächsten Fangdekade auf 22 % (8 von 36). Die Beringung dieser 8 Individuen sollte den Wert auf 19,5 % herabsetzen. In der ersten Märzdekade wurden weitere 12 Amseln neu beringt, was eine Abnahme von 4 % bedeuten würde und einen theoretischen Wert von 15 % Neufängen für die Fangdekade Mitte März ergäbe. Der tatsächliche Anteil von 38 % lag signifikant höher (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.01$ ). Die höhere Zahl der Neufänge erkläre ich mit der Ankunft von ZA. Für die weiteren Betrachtungen wurden alle unberingten Fänglinge ab der Fangdekade mit dem niedrigsten Anteil an Neufängen (20. 2.) als Zugvögel, alle vorher gefangenen Tiere als Standvögel gewertet.

1978: Da im November 1977 intensiv beringt worden war, lag der Anteil an Neufängen zu Beginn des Winters nur bei 36 %. Von Januar bis Anfang Februar nahm er sogar auf 28 % ab und stieg dann signifikant auf 61 % (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.02$ ) an.

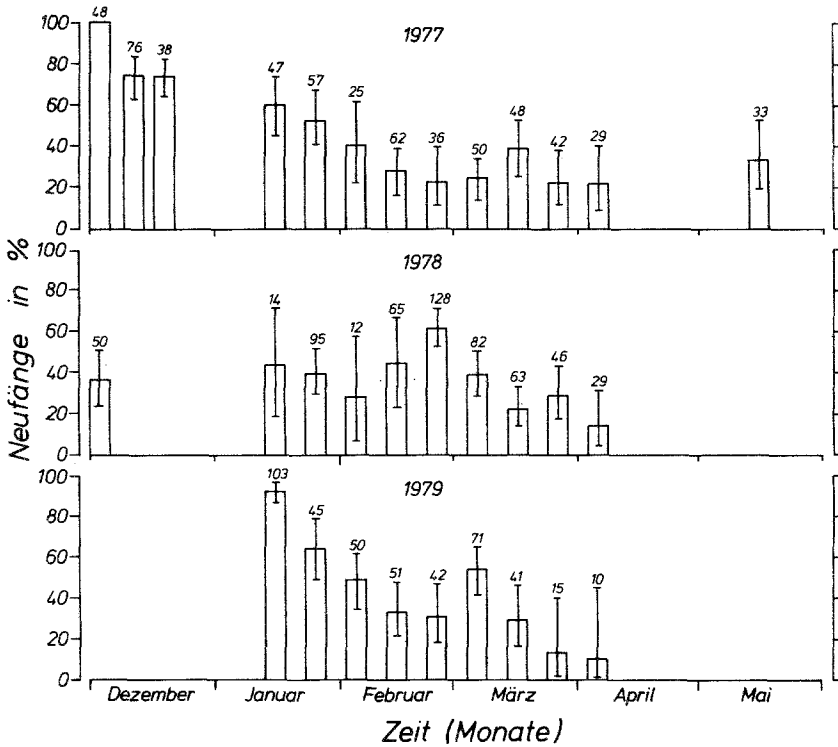


Abb. 3: Prozentsatz an Neufängen in aufeinanderfolgenden Intervallen von 10 Tagen (nähere Erläuterung im Text). Die Säulen geben die Anteile der Fänglinge an, die in den vorhergehenden Fangperioden nicht kontrolliert worden waren (Neufänge) in % der Gesamtzahl an Fänglingen (Neufänge + Wiederfänge) pro Dekade, die Zahlen über den Säulen die Gesamtzahl der Fänglinge. Die vertikalen Linien sind die 95 % Konfidenzgrenzen. — Percent of newly trapped birds during successive 10 day intervals. Numbers above the columns are the total numbers of birds trapped. Vertical lines are the 95 % confidence limits.

Dieser Anstieg fiel jedoch zeitlich mit einem Wintereinbruch zusammen. Während dieser Zeit streiften viele unberingte Amseln durch das UG. Es lag die Annahme nahe, daß es sich um überwinterte Vögel handelte, die aus höheren Lagen talwärts gewandert waren (Winterflucht; vgl. auch BEZZEL & LECHNER 1978). Andererseits könnten es aber ZA gewesen sein, die durch den Wintereinbruch auf ihrem Heimweg gestaut worden waren. Ich nehme jedenfalls an, daß die Ankunft der im UG brütenden ZA durch das Auftreten fremder Amseln überlagert wurde und werte deshalb Neufänge erst ab 20. 2. als ZA.

1979: Im Januar war der Anteil von Neufängen mit ca. 90 % sehr hoch, da viele unberingte Amseln wegen Schneefall und Kälte in das UG, in dem das Nahrungsangebot durch Fallobst gut war, eingewandert waren. Der niedrigste Anteil an Neufängen wurde in der letzten Februardekade erreicht. Darauf folgte ein signifikanter Anstieg um 23 % (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.02$ ). Neufänge wurden deshalb ab 20. 2. als ZA gewertet.

BRETSCHER (1920) gibt auf Grund von Erstbeobachtungen die Zugzeit der Amsel in der Schweiz vom 1. 2. bis zum 30. 3. an; den Mittelwert legt er auf den 25. 2. (84 Beobachtungen aus 37 Jahren). Dieses Datum stimmt gut mit der hier ermittelten Ankunft der ZA im UG überein.

### 3. Abhängigkeit der Winterstrategie von Alter und Geschlecht

Die Altersstruktur von STA und ZA ist aus Abb. 4 zu ersehen. Als STA wurden solche Individuen gewertet, die sowohl zwischen 1. 11. und 19. 2. wie auch nach dem 19. 2. im UG gefangen oder beobachtet werden konnten. Zu den ZA wurden alle ab 20. 2. gefangenen Vögel gerechnet, die im Winter (1. 11. bis 19. 2.) nicht erfaßt worden waren. Der Jungvogelanteil bei ♂-ZA war signifikant höher als bei ♂-STA (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.01$ ). Die Altersstrukturen der ♀-STA und ZA unterschieden sich jedoch nicht (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.10$ ); in beiden Gruppen überwogen ad.. ♂-ZA enthielten signifikant mehr juv. als ♀-ZA (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.01$ ).

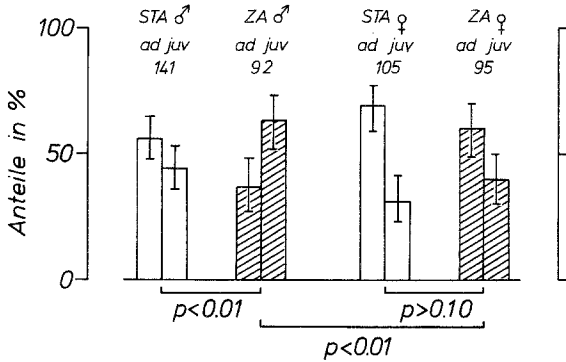


Abb. 4: Prozentsatz mehrjähriger (ad) und erstjähriger (juv) Individuen bei den Stand- und Zugamseln (STA/ZA). Zahlen über den Säulenpaaren geben die Anzahl der Vögel an. Vertikale Linien sind die 95 % Konfidenzgrenzen. — Percentage of adult (ad) and first year (juv) birds in the resident (STA) and migratory (ZA) groups. Numbers above the columns are numbers of birds. Vertical lines are 95 % confidence limits.

Das Geschlechtsverhältnis sesshafter und ziehender juv. war gleich, bei den ad. jedoch lag der ♀-Anteil bei den Zugvögeln signifikant (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.05$ ) höher als bei den Standvögeln (Abb. 5). Mehrjährige Zugvögel setzten sich zu einem si-

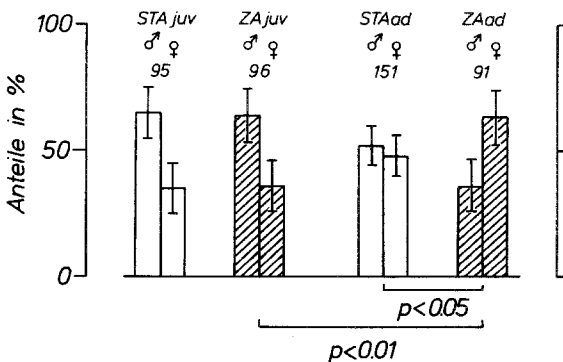


Abb. 5: Geschlechterverhältnis erst-juv) und mehrjähriger (ad) Stand- und Zugamseln (STA; ZA). Weitere Erläuterung siehe Abb. 4. — Sexratio in first year and adult residents and migrants (STA; ZA).

signifikant (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.01$ ) höheren Prozentsatz aus ♀ zusammen als einjährige. Die Zugbereitschaft bei ♂ dürfte also wohl mit zunehmendem Alter stärker abnehmen als bei ♀.

4. Wie konstant sind Stand- und Zugvogelverhalten bei einem Individuum?

Die unterschiedlichen Altersstrukturen von STA und ZA deuten an, daß die jeweilige Winterstrategie mit dem Alter der Vögel zusammenhängt. Aus den beiden linken Säulenpaaren der Abb. 6 (oberer Teil) ist zu ersehen, daß Standvogelverhalten bei beiden Geschlechtern sehr stabil war. Bemerkenswert ist, daß auch ♂, die erfolgreich gebrütet hatten, im darauffolgenden Jahr zogen. Sie verließen ihre Reviere im Herbst und kehrten zur Brutzeit in ihre ehemaligen Reviere zurück oder siedelten sich in deren unmittelbarer Nähe an.

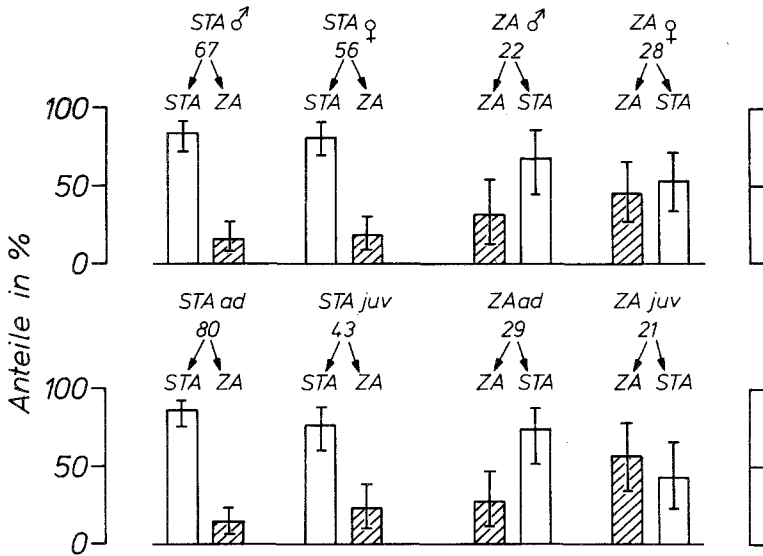


Abb. 6: Häufigkeit mit der Stand- und Zugamseln ihre Strategie beibehielten oder änderten nach Geschlecht (oben) und Alter (unten) getrennt dargestellt. Zahlen über den Säulenpaaren geben die Anzahlen der Amseln an, deren Winterstrategie in zwei aufeinanderfolgenden Jahren festgestellt werden konnte, die Säulen den Prozentsatz der im folgenden Winter festgestellten Vögel. — Strategy in resident or migrant blackbirds in successive years according to sex (upper panel) and age (lower panel). Numbers above the column are numbers of birds in which the strategy had been determined in two successive years.

Wie aus den beiden rechten Säulenpaaren im oberen Teil der Abb. 6 hervorgeht, überwinterten mehr als die Hälfte aller ZA im darauffolgenden Jahr im Brutgebiet und Zugverhalten wurde signifikant weniger häufig beibehalten als Standverhalten (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.001$ ). Der Unterschied zwischen ♂ - und ♀ -ZA ist nicht signifikant (Exakter Fischertest,  $p > 0.2$ ). Die Tendenz bei ziehenden ♀, auch im folgenden Jahr wieder zu ziehen, entspricht aber dem höheren Anteil von ad. ♀, der bei den ZA festgestellt worden war (Abb. 4).

Die beiden linken Säulenpaare in Abb. 6 (unterer Teil) zeigen, daß Standvögel bei der Altersklassen ihre Strategie meist beibehielten. Andererseits zogen 57 % der einjährigen Amseln, die im ersten Jahr Zugvogel waren, auch im folgenden Winter, während nur 28 % der mehrjährigen Zugvögel auch im darauffolgenden Jahr als Zugvögel erfaßt wurden. Obwohl diese Unterschiede nicht signifikant sind (Exakter Fischertest,  $p < 0.10$ ), deuten sie eine Tendenz an, daß die Zugbereitschaft mit zunehmendem Alter nachläßt.

### 5. Sangesbeginn, Territorialverhalten und Zusammensetzung der Brutpaare

Als Sangesbeginn wurde der Tag festgelegt, an dem von  $\sigma$ -STA der erste volle Gesang zu hören war. 1977 und 1979 war dies am 10. 2. bzw. 12. 2., 1978 erst am 8. 3.. 1977 und 1979 begannen die  $\sigma$ -STA also 10 bzw. 8 Tage vor der angenommenen Ankunft der Zugvögel, Reviere durch Gesang zu markieren, 1978 dagegen erst ungefähr drei Wochen nach Ankunft der ZA. Die ersten Revierkämpfe konnten 1977 am 18. 2. und 1979 am 22. 2. beobachtet werden, also ungefähr zur Ankunftszeit der ZA. 1978 begannen die ersten auffälligen Kämpfe erst Anfang März.

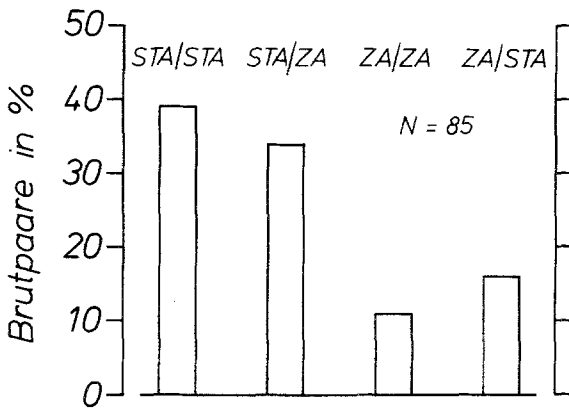


Abb. 7: Zusammensetzung der Brutpaare in der Population in bezug auf den Winterstatus. Status des  $\sigma$  / Status des  $\varphi$  (alle 3 Untersuchungs-jahre). — Composition of the breeding pairs in the population relative to wintering status. Status of the  $\sigma$  / status of the  $\varphi$ .

Abb. 7 zeigt, wie die Brutpaare in bezug auf den Winterstatus der Partner zu Beginn der Brutzeit zusammengesetzt waren. Die Daten aus drei Untersuchungsjahren wurden zusammen ausgewertet, da zwischen den Jahren keine Unterschiede zu erkennen waren; Änderungen in der Paarzusammensetzung während der Brutzeit sind nicht berücksichtigt. Bei 73 % aller Paare hatte das  $\sigma$  im Brutgebiet überwintert und nur bei 27 % war das  $\sigma$  ein Zugvogel. Dagegen waren bei den  $\varphi$  Stand- und Zugvögel nahezu gleich häufig in der Brutpopulation vertreten.

Das Recruitment lag auffallend niedrig (Abb. 8).  $\sigma$ -STA beider Altersgruppen waren gegenüber Zugvögeln stärker in der Brutpopulation vertreten, während ziehende und seßhafte  $\varphi$  in beiden Altersklassen nahezu gleich häufig auftraten. Ein Vergleich mit den durch Fang ermittelten Anteilen von Stand- und Zugamseln zu Beginn der Brutzeit zeigt, daß  $\sigma$ -STA im Vergleich zu Zugvögeln häufiger vertreten waren als



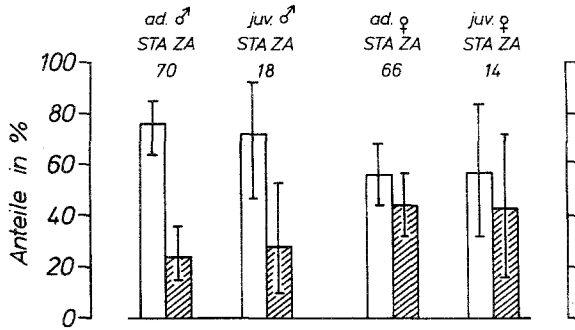


Abb. 8. Alter und Status der Brutvögel. Unschraffierte Säulen sind die Anteile der Standamseln und schraffierte Säulen sind die Anteile der Zugamseln. — Composition of the breeding birds relative to wintering status and age. Unhatched columns are frequencies of winterresident birds and hatched columns are frequencies of migratory birds.

man erwarten würde, wenn der Status keinen Einfluß auf die Chancen zu brüten gehabt hätte. Bei den ♀ zeigt sich kein Unterschied (Tab. 1). Die großen Unterschiede in den absoluten Zahlen zwischen beobachteten Brutvögeln und im Brutgebiet durch

Tab. 1. Vergleich der nach den Fangzahlen erwarteten Anteile an Stand- und Zugamseln mit der beobachteten Zusammensetzung der Brutpopulation. Irrtumswahrscheinlichkeiten wurden nach dem Vierfelder- $\chi^2$ -Test bestimmt. — Expected frequencies of residents and migrants in the breeding population derived from trapping data compared with the observed frequencies. p-values are calculated with the Vierfelder- $\chi^2$ -test.

	Erwartet			Beobachtet			p
	% STA	% ZA	(n)	% STA	% ZA	(n)	
♂ ad	69	31	(110)	76	24	(70)	n. s.
♂ juv	53	47	(123)	72	28	(18)	n. s.
♀ ad	56	44	(130)	56	44	(66)	—
♀ juv	46	54	( 70)	57	43	(14)	n. s.
♂ Gesamt	61	39	(233)	75	25	(88)	<0.02
♀ Gesamt	53	47	(200)	56	44	(80)	—

Fang erfaßten Amseln deuten an, daß auch Vögel gefangen wurden, die nicht zur Brutpopulation gehörten, sondern nur zur Nahrungssuche ins UG gekommen waren und außerhalb des Untersuchungsgebietes brüteten.

## 6. Brutbeginn und Bruterfolg von Stand- und Zugamseln

Paare, bei denen das ♂ nicht im Brutgebiet überwintert hatte, begannen signifikant später (Wilcoxon-Mann-Whitney-U-Test,  $p < 0.001$ ) mit der ersten Brut als Paare, bei denen das ♂ im Brutgebiet überwintert hatte (Tab. 2). Dabei schien der Status des ♂ den Brutbeginn zu beeinflussen, da ♀-ZA, die mit einem ♂-STA verpaart waren, zur selben Zeit wie die ♀ reiner STA-Paare zu legen begannen, und ♀, die mit einem ♂-ZA verpaart waren, später mit der Ablage ihres ersten Eies begannen.

Der weitere Verlauf der Brutzeit konnte nur 1979 verfolgt werden (Abb. 9). Zu Beginn der Brutzeit wurde in der Hälfte der Gelege das Beringungsalter der Nestlinge er-

Tab. 2. Mediane des Legebeginns für Brutpaare verschiedener Zusammensetzung. Daten von 1977, 1978, 1979. Die Daten für ZA/ZA-Paare und ZA/STA-Paare wurden zusammengefaßt, da die Anzahl der gefundenen Gelege mit bekanntem Legebeginn für beide Gruppen gering war und sich kein Unterschied andeutete. Legedaten nur bei sicheren Erstbruten verwendet. — Medians of date of laying the first egg in pairs of different composition. Data collected in 1977, 1978, 1979. Data for migrant/migrant pairs and migrant/resident pairs are pooled, because of low numbers of clutches with known date of egg laying.

♂ / ♀	N	$\bar{x}$
STA/STA	22	6.4.
STA/ZA	17	6.4.
ZA/ZA + ZA/STA	14	13.4.

reicht, danach nahm der Bruterfolg ab. Erst im Mai stiegen die Erfolgchancen wieder an. Sehr frühe Bruten und Bruten zu Beginn der zweiten Hälfte der Brutzeit trugen am meisten zum gesamten Bruterfolg in der Population (Abb. 9 unten) bei. Da Brutpaare, deren ♂ Zugvögel waren, ungefähr eine Woche nach Brutpaaren, deren ♂ im Brutgebiet überwintert hatten, mit der Eiablage begannen, sollte man bei ihnen einen niedri-

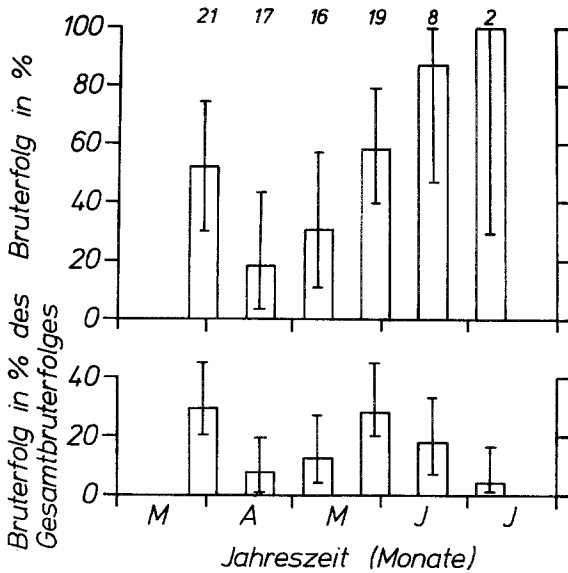


Abb. 9. Bruterfolg im Verlauf der Brutzeit 1979. Oben: prozentualer Bruterfolg in Intervallen von jeweils 20 Tagen. Unten: Anteil der erfolgreichen Gelege in Prozent aller erfolgreichen Gelege der Brutzeit (Gesamtbruterfolg). — Breeding success during the 1979 breeding season. Upper graph depicts breeding success for intervals of 20 days. Lower graph depicts successful clutches as a percent of all successful clutches in the breeding season during the same 20-day intervals.

geren Bruterfolg erwarten. Der Bruterfolg der Paare mit ♂-STA in der gesamten Brutzeit lag höher als der von Paaren mit ♂-ZA (Abb. 10). Der Unterschied ist signifikant (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.05$ , einseitig). Es stellt sich die Frage, ob nur der unterschiedliche Brutbeginn dafür verantwortlich war, oder ob auch die Qualität des Brutterritoriums eine Rolle spielte. Eine Einteilung des UG in 1. bewohnte Flächen und

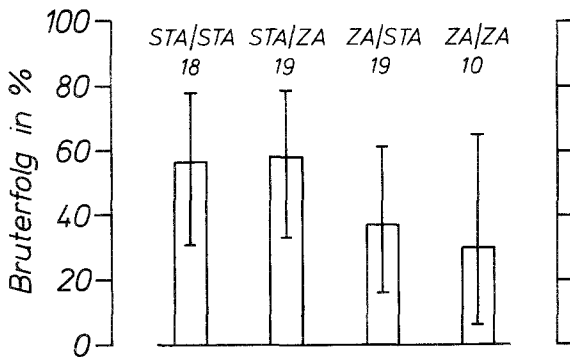


Abb. 10. Bruterfolg in Bezug auf die Winterstrategien der Paarpartner. Status des ♂ / Status des ♀. — Breeding success relative to the wintering status of the members of the pairs. Status of the ♂ / status of the ♀.

Flächen, die täglich mehrmals von Menschen besucht wurden, und 2. unbewohnte Flächen, ergab einen signifikant unterschiedlichen Bruterfolg (Vierfelder- $\chi^2$ -test,  $p < 0.001$ ) von 83 % (N = 30), bzw. 29 % (N = 58) zwischen den beiden Gebieten. Der Anteil an ♂-STA und ♂-ZA, deren Reviere in den „bewohnten Flächen“ lagen, betrug 75 % bzw. 25 %. Für die „unbewohnten Flächen“ ergaben sich ein Anteil von 62 % ♂-STA und 38 % ♂-ZA. Dies konnte darauf hinweisen, daß die Standvögel gegenüber den Zugvögeln Vorteile in der Territoriumswahl haben, die zu einem höheren Bruterfolg führen.

### Diskussion

#### Abhängigkeit der Winterstrategie von Alter und Geschlecht

Die Ergebnisse über die Altersstrukturen von STA und ZA stimmen nur bei den ♂ mit der Annahme überein, daß in teilziehenden Populationen Jungvögel stärker zum Zug neigen als Altvögel (LACK 1944, 1968). Zwischen ♀ STA und ZA wurde dagegen kein Unterschied in der Altersstruktur festgestellt (Abb. 4). Auf dem Herbstzug am Col de Bretolet gefangene Amseln waren jedoch zu 80 % juv. (nach Daten der Vogelwarte Sempach, Schweiz) und auch während des Herbstzuges auf Helgoland gefangene Amseln bestanden zu 65 % bei den ♂ und zu 63 % bei den ♀ aus juv.. Auf dem Frühjahrszug jedoch lag der Jungvogelanteil auf Helgoland mit 58 % bzw. 48 % niedriger als auf dem Herbstzug (DROST 1935). DROST erklärt diesen Unterschied mit einer im Vergleich zu den ad. höheren Mortalität der juv. auf dem Zug und im Winterquartier. Dies könnte auch die Ursache für die relativ niedrigen Anteile an erstjährigen ZA sein, die ich im Frühjahr feststellte. Jedoch schien bei ziehenden ♀ eine Tendenz vorzuliegen, auch in höherem Alter zu ziehen, während bei den ♂ die Neigung zum Zug mit zunehmendem Alter abnahm. Der höhere Altvogelanteil bei den ziehenden ♀ kann auch dadurch bedingt sein. Die Daten bei BEZZEL & LECHNER (1978) vom Nordalpenrand deuten zwar ebenfalls größere Zugneigung der Jungvögel an, sind aber nicht nach Geschlechtern unterschieden.

In teilziehenden Populationen verlassen auch mehr ♀ als ♂ im Herbst das Brutgebiet (LACK 1944, 1968). Mit der hier angewandten Methode zur Bestimmung von

Stand- und Zugvögeln konnten zwischen erstjährigen ♂ und ♀ keine Unterschiede in der Ausprägung des Zugverhaltens beobachtet werden. Jedoch war bei den mehrjährigen Amseln der ♀-Anteil bei den Zugvögeln signifikant höher als bei den Standvögeln. Das Geschlechterverhältnis während des Herbstzuges am Col de Bretolet lag bei 55 % ♂ und 45 % ♀ (nach Daten der Vogelwarte Sempach, Schweiz). Berücksichtigt man, daß die am Col de Bretolet gefangenen Amseln größtenteils Jungvögel waren (80 %), so stimmen die Daten annähernd mit der hier ermittelten Geschlechtsstruktur für einjährige ZA überein. Dies bedeutet, daß die Ausprägung des Zugverhaltens erstjähriger Amseln vom Geschlecht unabhängig ist, aber mehr ♀ als ♂ die Zugstrategie mit steigendem Alter beibehalten. Jedoch war der ♀-Anteil auf Helgoland gefangener Amseln sowohl im Herbst als auch im Frühjahr etwas höher als der ♂-Anteil (DROST 1935; MULSOW 1977). Inwieweit diese Unterschiede auf verschiedene Strategien bei verschiedenen Populationen hinweisen oder aber methodisch bedingt sind, läßt sich nicht beurteilen.

Stand- bzw. Zugverhalten eines Individuums in verschiedenen Jahren wurde bei der Singammer *Melospiza melodia* (NICE 1937) und der Spottdrossel *Mimus polyglottus* (BRACKBILL 1956) beobachtet, und auch beim Star *Sturnus vulgaris* (KESSEL 1953) gibt es dafür Hinweise. Die vorliegenden Daten von der Amsel, sowie Beobachtungen an Singammern (NICE 1937) zeigen, daß der Wechsel von der Stand- zur Zugvogelstrategie relativ selten auftritt, Zugverhalten jedoch häufig zugunsten der Standvogelstrategie aufgegeben wird.

Wechselnde Strategien eines Individuums in verschiedenen Jahren und die alters- bzw. geschlechtsabhängige Ausprägung der Zugbereitschaft wurden als Argumente für die Hypothese herangezogen, daß die Stand- bzw. Zugvogelstrategie primär durch Territorialität oder soziale Dominanz im Herbst (KALELA 1954, GAUTHREAUX 1978, LUNDBERG u. a. 1981) ausgelöst werden. Es gibt jedoch Hinweise, daß die Winterstrategien erstjähriger Amseln genetisch festgelegt sind (SCHWABL in Vorb.). Inwieweit Umweltfaktoren die altersabhängige Abnahme der Zugbereitschaft und das wechselnde Verhalten eines Individuums kontrollieren, ist unklar. Sie könnten zusätzlich zu einer genetischen Disposition den Zug hemmen oder auslösen. Damit würde weder eine rein genetische noch eine nur auf Umweltfaktoren beruhende Hypothese die Steuerung des Teilzuges erklären.

### Fitneß der Stand- und Zugvögel

Untersuchungen an Amselpopulationen in England haben gezeigt, daß ad. ihre Reviere im Winter beibehalten, und daß die Brutpaare zusammenbleiben oder sich schon im Winter bilden (MORLEY 1937, JACKSON 1954, SNOW 1956). Juv. ♂ versuchen im Herbst oder frühen Winter Territorien zu beziehen. Dies ist eine wesentliche Voraussetzung dafür, daß sie zur Brutzeit einen Partner bekommen (SNOW 1956). Die vorliegenden Daten deuten darauf hin, daß im Brutgebiet überwinternde Amsel-♂ größere Chancen hatten, Reviere zu erwerben, als ziehende ♂. Der im allgemeinen vor Ankunft der ZA einsetzende Gesang spricht für einen zeitlichen Vorteil der überwinternden ♂, Reviere zu besetzen und sich zu verpaaren. Fortpflanzungsverhalten in der

Standpopulation vor Ankunft der Zugvögel wurde auch bei Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Nebelkrähen *Corvus corone cornix* (VON HAARTMAN 1968), Grünfinken *Carduelis chloris*, Goldammern *Emberiza citrinella* (HILDÉN & LINCOLA 1962), Singammern (NICE 1937) und Eiderenten *Somateria mollissima* (MILNE & ROBERTSON 1965) beobachtet.

Die vielen Verpaarungen zwischen einem ♂-Stand- und einem ♀-Zugvogel weisen auf nahezu gleiche Chancen weiblicher STA und ZA hin, sich mit einem territorialem ♂ zu verpaaren. Hierfür mögen folgende Gründe verantwortlich sein: 1. Mehr ♀ als ♂ ziehen. Dies konnte für ad. Amseln nachgewiesen werden. 2. Hohe Wintermortalität sesshafter ♀ führt zu Beginn der Brutzeit zu ledigen Standvogel-♂. Dafür sprechen die Dominanz von ♂ über ♀ bei winterlicher Nahrungsknappheit (LUNDBERG & SCHWABL in Vorb.) und die Beobachtung, daß ♀ bei extremen Verhältnissen im Winter eine höhere Mortalität als die ♂ zeigten (SCHWABL unveröff.). 3. Die geringere Brutplatztreue bzw. größere Dispersion der ♀ (GREENWOOD & HARVEY 1976) führt zu einem scheinbar höheren Anteil an ♀-Zugvögeln in der Brutpopulation.

Die jeweilige Strategie der ♀ schien keinen Einfluß auf ihre Fortpflanzungsphysiologie zu haben, da STA und ZA ♀, die mit einem Standvogel-♂ verpaart waren, unabhängig von ihrer eigenen Winterstrategie zur gleichen Zeit zu legen begannen. Dagegen bestand ein Zusammenhang zwischen der Strategie des ♂ und dem Legebeginn des mit ihm verpaarten ♀. Mit einem Zugvogel verpaarte ♀ begannen später mit der Ablage des ersten Eies als ♀, die mit einem Standvogel verpaart waren. Einerseits könnte die verzögerte Fortpflanzungsreife ziehender einjähriger ♂ (SCHWABL 1980; SCHWABL et. al. 1980), andererseits ihr zeitlicher Nachteil in der Revierbesetzung dabei eine Rolle gespielt haben. Jedoch besteht auch die Möglichkeit, daß sich nur spät brutreife ♀ mit ziehenden ♂ verpaarten.

Da die Amsel mehrere Bruten in einer Fortpflanzungsperiode zeitigt, bleibt bei einem frühen Brutbeginn mehr Zeit für weitere Gelege. Dies dürfte zur Aufzucht einer größeren Nachkommenzahl in der gesamten Brutzeit führen. Daraus ergibt sich ein selektiver Vorteil der Winterstrategie des Dableibens. Außerdem war der Bruterfolg von Paaren, deren ♂ im Brutgebiet überwintert hatten, höher als der von Paaren, deren ♂ gezogen waren. Dies könnte einerseits mit dem früheren Brutbeginn zusammenhängen, da sehr früh in der Fortpflanzungsperiode begonnene Gelege einen höheren Bruterfolg hatten als etwas später begonnene Gelege (Abb. 10; vgl. auch SNOW 1969 und SAEMANN 1979). Andererseits besteht bei Amseln eine Beziehung zwischen der Lage der Territorien und dem Bruterfolg (OSBORNE & OSBORNE 1980). Der höhere Bruterfolg von Paaren, deren ♂ überwintert hatten, ließ sich zum Teil darauf zurückführen, daß mehr ♂-STA als ♂-ZA Reviere in „bewohnten Flächen“ besaßen und der Bruterfolg dort signifikant höher war als in „unbewohnten Flächen“. Für einen solchen Zusammenhang sprechen auch zahlreiche Beobachtungen an Zugvögeln und teilziehenden Populationen: Früh im Brutgebiet ankommende bzw. im Brutgebiet überwinterte Individuen besetzen Territorien besserer Qualität als später ankommende Zugvögel (z. B. BERGMAN 1953, WALLGREN 1956, VON HAARTMAN 1968, BROOKE 1979, MYERS 1981 usw.).

Größere Chancen zu brüten, früherer Brutbeginn, bessere Revierqualität und höherer Bruterfolg sind selektive Vorteile, die ein ♂, das im Brutgebiet überwintert, gegenüber einem ♂, das wegzieht, gewinnt. Die Fortpflanzungsrate eines im Brutgebiet überwinternden ♂ ist deshalb höher als die eines ziehenden ♂. Die Vor- und Nachteile der beiden unterschiedlichen Winterstrategien für die Reproduktionsrate sind bei ♀ weniger offensichtlich. Ein ♀ kann alle von der Standvogelstrategie eines ♂ abhängigen Vorteile durch die Verpaarung mit einem solchen ♂ gewinnen, ohne selbst im Brutgebiet überwintert zu haben. Es könnte dies allerdings am sichersten erreichen, wenn es ebenfalls im Brutgebiet überwintert und sich möglichst früh mit einem territorialen ♂ verpaaren würde. Da die ♀ jedoch den ♂ im Winter unterlegen sind (LUNDBERG & SCHWABL in Vorb.), ist die Standvogelstrategie für die ♀ bei winterlicher Nahrungsknappheit mit einem höheren Mortalitätsrisiko verbunden als für die ♂. Dadurch werden die Chancen ziehender ♀ erhöht, sich mit einem ledigen territorialen Standvogel-♂ zu verpaaren.

Genetische Grundlagen des Stand- bzw. Zugverhaltens wurden für teilziehende Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* (BERTHOLD & QUERNER 1981) und Rotkehlchen *Eritbacus rubecula* (BIEBACH in Vorb.) nachgewiesen. Die Nachkommen reiner STA-Paare und reiner ZA-Paare der hier untersuchten Amselpopulation zeigten unter Versuchsbedingungen ebenfalls sowohl Standvogel- als auch Zugvogelverhalten, wobei jedoch der Anteil der Nachkommen mit der jeweiligen Strategie unterschiedlich hoch war (SCHWABL in Vorb.). Demnach scheint die Winterstrategie zumindest erstmals ziehender Jungvögel genetisch festgelegt zu sein. Teilzug könnte als balancierter Polymorphismus der beiden Strategien betrachtet werden, der durch unterschiedliche Fortpflanzungs- und Mortalitätsraten von Stand- und Zugvögeln aufrechterhalten wird. Eine genetische Isolation zwischen ziehenden und seßhaften Teilen der Population, wie sie bei Eiderenten festgestellt wurde (MILNE & ROBERTSON 1965), konnte nicht beobachtet werden. Die vielen Brutpaare, bei denen ♂ und ♀ unterschiedliche Winterstrategien zeigten, und die altersabhängige Abnahme der Zugausprägung könnten zusätzlich dazu beitragen, daß beide Strategien im Genpool der Population erhalten bleiben. Nimmt man an, daß in teilziehenden Populationen die Fitness der Stand- und Zugvogelstrategien im Mittel gleich ist (LACK 1944, ÖSTERLÖV 1966, SNOW 1966), dann sollte die geringere Reproduktionsrate eines Zugvogels durch eine niedrigere Mortalität auf dem Zug und im Winterquartier ausgeglichen werden.

### Zusammenfassung

In einer teilziehenden südwestdeutschen Amselpopulation bestanden keine Geschlechtsunterschiede in der Zugausprägung erstjähriger Vögel. Nur bei ♂ wurde ein höherer Anteil erstjähriger Individuen unter den Zugvögeln im Vergleich zu Standvögeln beobachtet. Die ♀ neigten dazu, auch in höherem Alter noch zu ziehen, während mehr ♂ mit steigendem Alter im Brutgebiet überwinterten. Nur wenige Individuen wechselten in aufeinanderfolgenden Jahren vom Stand- zum Zugvogel.

Die Fortpflanzungsrate der Standvogel-♂ war höher als die der Zugvogel-♂, da sie größere Chancen hatten zu brüten, ihre Brutpartner früher zu legen begannen, und die Reviere bessere Qualität besaßen. ♀ von Zug- und Standvögeln waren nahezu gleich häufig in der Brutpopula-

tion vertreten. Fast ebensoviele Zug- wie Standvogel-♀ waren mit einem revierbesitzenden Standvogel-♂ verpaart; ihr Bruterfolg war unabhängig von ihrem Status. Nachteile der Zugstrategie im Hinblick auf die Reproduktionsrate waren deshalb für Zugvögel-♀ weniger ausgeprägt als für Zugvögel-♂. Die Unterschiede in der Fitneß von Stand- und Zugvögeln sind mit der Hypothese vereinbar, daß in teilziehenden Populationen ein balancierter Polymorphismus der Winterstrategien vorliegt, der durch unterschiedliche Produktivität und Mortalität von Stand- und Zugvögeln aufrechterhalten wird.

### Summary

Expression and significance of the winter strategies in a partially migratory population of European Blackbirds (*Turdus merula*)

Wintering strategies of a partially migratory population of European blackbirds in southwestern Germany were studied (1) to determine the relationship of the resident or migratory behaviour to age and sex and (2) to assess the relative fitness of resident and migratory individuals by determining structure of the breeding population, start of egg-laying and breeding success.

There was no difference in the tendency to migrate between male and female first year birds. Only in males the migratory group consisted of more first year than older birds than the resident group. With increasing age females tended to migrate, while males tended to winter in the breeding area. Few birds changed from resident to migratory status in successive years.

The rate of reproduction in resident males was greater than in migratory males because of greater success in establishing territories, earlier start of egg-laying, better quality of the territory and higher nesting success. Resident and migratory females were represented in equal numbers in the breeding population. Equal numbers of migrant and resident females were paired to resident males and their breeding success was independent of their status and depended only on the status of the male. Therefore there appear to be less disadvantages of migratory behaviour in terms of reproductive output in females. These differences in fitness of migratory and resident birds are consistent with the hypothesis, that there is a balanced polymorphism of these two wintering strategies in partially migratory populations, which is balanced by differential productivity and mortality.

### Literatur

- ASHMOLE, M. J. (1962): Migration of European thrushes. *Ibis* 104: 314—346. ● BERGMAN, G. (1953): Über das Revierverhalten und die Balz des Buchfinken, *Fringilla coelebs* L. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 69: 1—15. ● BERNHARDT, P. (1930): Erfahrungen und Beobachtungen bei Raubvogel-Beringungen. *Mitt. Ver. sächs. Orn.* 3: 10—19. ● BERTHOLD, P., & U. QUERNER (1981): Genetic basis of migratory behavior in European Warblers. *Science* 212: 77—79. ● BEZEL, E., & F. LECHNER (1978): Die Vögel des Werdenfelder Landes. Kilda-Verlag, Greven. ● BRACKBILL, H. (1956): Unstable migratory behavior in a mockingbird. *Bird Banding* 27: 128. ● BRETSCHER, K. (1920): Der Vogelzug in Mitteleuropa, Teil I, Innsbruck. ● BROOKE, M. de L. (1979): Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *J. Anim. Ecol.* 48: 21—32. ● BRUNNER, E. (1938): Vom Zug der schweizerischen Amseln. *Orn. Beob.* 35: 126—137. ● DROST, R. (1930): Vom Zug der Amsel. *Vogelzug* 1: 74—85. ● DERS. (1935): Über das Zahlenverhältnis von Alter und Geschlecht auf dem Herbst- und Frühjahrszuge. *Vogelzug* 6: 177—182. ● EATON, R. J. (1933): The migratory movement of certain colonies of Herring Gulls. *Bird Banding* 4: 165—176. ● FORMANEK, J. (1958): Zug der Amsel (*T. merula*) und der Singdrossel (*T. ericetorum*) aus der Tschechoslowakei. *Sylvia* 15: 23—41. ● GAUTHREUX, S. A. (1978): The ecological significance of behavioral dominance. In: BATESON, P. P. G., and P. KLOPPER, Perspectives in Ethology 3: 17—54. Plenum Publ. Corp. New York. ● GREENWOOD, P. J., & P. H. HARVEY (1976): The adaptive significance of variation in breeding area fidelity in the blackbird (*Turdus me-*

*merula*). J. Anim. Ecol. 45: 887—898. ● VON HAARTMAN, L. (1968): The evolution of resident versus migratory habit in birds. Some considerations. Orn. Fenn. 45: 1—7. ● HILDÉN, O., & LINKOLA (1962): Suuri Lintukirja. Helsinki. ● JACKSON, R. D. (1954): Territory and pair-formation in the blackbird. Brit. Birds 47: 123—131. ● KALELA, O. (1954): Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzugs. Ann. Zool. Soc. Vanamo 16: 1—30. ● KESSEL, B. (1953): Distribution and migration of starlings. Condor 55: 49—67. ● KRAUSS, W. (1961): Ringfunde süddeutscher Amseln. Auspicius 1: 349—378. ● KRUEGER, C. (1940): Nordische Solsorters (*Turdus m. m.*) forekomst og traek. Dansk Orn. For. Tidsskr. 34: 114—153. ● LACK, D. (1944): The problem of partial migration. Brit. Birds 37: 122—130, 143—150. ● Ders. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford. ● Ders. (1966): Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford. ● Ders. (1968): Bird migration and natural selection. Oikos 19: 1—9. ● LUNDBERG, A. (1979): Residency, migration and a compromise: Adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three Fennoscandian owl species. Oecologia 41: 473—481. ● LUNDBERG, P., A. BERGMAN & H. OLSSON (1981): On the ecology of wintering Dippers (*Cinclus cinclus*) in northern Sweden. J. Orn. 122: 163—172. ● MILNE, H., & F. W. ROBERTSON (1965): Polymorphisms in egg albumen protein and behavior in the Eider Duck. Nature 205: 367—369. ● MORLEY, A. (1937): Some activities of resident blackbirds in winter. Brit. Birds 31: 34—41. ● MULSOW, R. (1977): Zum Zugverhalten der Amsel (*Turdus merula* L.) in Norddeutschland. Hamb. Avifaun. Beitr. 15: 97—102. ● MYERS, J. P. (1981): A test of three hypothesis for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. Can. J. Zool. 59: 1527—1534. ● NICE, M. (1937): Studies in the life history of the song sparrow. Trans. Linn. Soc. New York, 4: 61—247. ● OSBORNE, P., & L. OSBORNE (1980): The contribution of nest-site characteristics to breeding success among blackbirds (*Turdus merula*). Ibis 122: 512—517. ● ÖSTERLÖF, S. (1966): The migration of the goldcrest (*Regulus regulus*). Vår Fågelvärld 25: 49—56. ● PERDECK, A. C. (1977): The analysis of ringing data: pitfalls and prospects. Vogelwarte 29, Sonderheft: 33—44. ● RICHTER, A. (1972): Zum Umfang der Jugendmauser am Flügel der Amsel (*Turdus merula*). Orn. Beob. 69: 1—16. ● SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik. Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. ● SAEMANN, D. (1979): Ein Beitrag zur Brutphänologie der Amsel, *Turdus merula*, in der Großstadt. Actitis 19: 2—14. ● SCHÜZ, E., & W. MEISE (1968): Zum Begriff des Teilzichers. Vogelwarte 24: 213—217. ● SCHWABL, H. (1980): Differences between resident and migratory individuals of a southwest-german blackbird population (*Turdus merula*). Abstr., Proc. XVII Congr. Int. Berlin. ● Ders., J. C. WINGFIELD & D. S. FARNER (1980): Seasonal variation in plasmalevels of Luteinizing hormone and steroid hormones in the European blackbird *Turdus merula*. Vogelwarte 30: 283—294. ● SNOW, D. W. (1956): Territory in the blackbird, *Turdus merula*. Ibis 98: 438—447. ● Ders. (1958): A study of blackbirds. London. ● Ders. (1966): The migration and dispersal of British blackbirds. Bird Study 13: 237—255. ● Ders. (1969): An analysis of breeding success in the blackbird, *Turdus merula*. Ardea 57: 163—171. ● SVENSSON, L. (1975): Identification guide to European passerines. Stockholm. ● WALLGREN, H. (1956): Zur Biologie der Goldammer, *Emberiza citrinella* L. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 71: 1—44.

Anschrift des Verfassers: Department of Zoology NJ-15, University of Washington, Seattle, Wash. 98 195, USA.