

Vogelwarte 44, 2006: 26–27
© DO-G, IfV, MPG 2006

Jahreszeitliches Verhalten in verschiedenen Lebensräumen: vergleichende Studien an Schwarzkehlchen

Barbara Helm

Helm B: Seasonal timing in different environments: comparative studies in Stonechats. Vogelwarte 44: 26-27

Dissertation an der Ludwig-Maximilians-Universität München, Fakultät für Biologie (2003), betreut durch Eberhard Gwinner (Max-Planck-Institut für Ornithologie) und Georg Neuweiler

Max-Planck-Institut für Ornithologie, Von-der-Tann-Str. 7, D - 82346 Andechs; e-mail: helm@orn.mpg.de

Vögel müssen ihre jahreszeitlichen Aktivitäten präzise auf die saisonalen Bedingungen abstimmen, unter denen sie leben. Daher unterscheiden sich Populationen und nahe verwandte Arten häufig lokal in ihrem jahreszeitlichen Verhalten. Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*) sind wegen ihres riesigen nord-südlichen Brutareals eine Modellart für die Erforschung von saisonalem Verhalten und werden am Max-Planck-Institut für Ornithologie in Andechs seit etwa 25 Jahren untersucht. Um zu einem besseren Verständnis von Anpassungen an die zeitliche Umwelt zu gelangen, habe ich zentrale Ereignisse im Jahreszyklus von Schwarzkehlchen aus verschiedenen Herkunftsgebieten verglichen. Afrikanische Schwarzkehlchen aus Kenia, sibirische Schwarzkehlchen aus Kasachstan, sowie zentraleuropäische und irische Schwarzkehlchen wurden an unserem Institut in Oberbayern nachgezüchtet und gehalten. Langstreckenziehende sibirische Schwarzkehlchen stehen unter großem Zeitdruck, denn sie verbringen nur wenige Monate im Brutgebiet. Zentraleuropäische und irische Schwarzkehlchen ziehen über kurze Strecken und halten sich weit länger im Brutgebiet auf. Irische Schwarzkehlchen sind darüber hinaus Teilzieher, so dass nur ein Teil der Vögel zieht, während der Rest im Brutgebiet verbleibt. Populationsmitglieder unterscheiden sich also erheblich voneinander in ihrem Jahreszyklus. Afrikanische Schwarzkehlchen dagegen verbleiben ganzjährig in Paarterritorien. Schwarzkehlchen aus den von uns untersuchten Herkunftsgebieten müssen daher sehr unterschiedliche saisonale Aufgaben bewältigen und zeitlich einrichten. Der Vergleich ihrer Jahreszyklen soll einem besseren Verständnis davon dienen, inwieweit jahreszeitliches Verhalten programmiert bzw. modifizierbar ist, und inwieweit saisonale Aktivitäten miteinander verknüpft sind. Meine Dissertation besteht aus sechs Einzelstudien, die den Schwarzkehlchen vom Schlüpfen bis zur Brut folgen.

Wachstum und Präzision der Jugendentwicklung

Der erste Teil der Arbeit befasst sich mit der Frage, ob sich der Zeitdruck, unter dem langstreckenziehende sibirische Schwarzkehlchen brüten, auf ihr Jugendwachstum

auswirkt. Das Flügelwachstum erfolgte schneller als bei den anderen untersuchten Schwarzkehlchen und unterschied sich damit in der vorhergesagten Richtung. Die Körpermasse sibirischer Schwarzkehlchen erhöhte sich jedoch ebenso schnell wie bei afrikanischen Jungvögeln, die vermutlich geringem saisonalen Zeitdruck ausgesetzt sind. Saisonaler Zeitdruck kann somit zu beschleunigtem Wachstum beitragen, jedoch haben andere bisher unbekannte Faktoren offensichtlich ähnliche Wirkung. Zu möglichen Nachteilen von schnellem Wachstum gehören Verringerungen in der Größe oder Präzision wachsender Strukturen. Um derartige Kosten abzuschätzen, habe ich die Endgröße von Tarsus und Flügel sowie fluktuierende Asymmetrie (FA) untersucht. FA ist ein Maß für die subtilen Unterschiede zwischen Strukturen, hier der linken und rechten Körperseite. Schwarzkehlchen aus Sibirien, Zentraleuropa und Afrika wurden unter jeweils zwei verschiedenen Lichtbedingungen gehalten, die unterschiedlichen saisonalen Zeitdruck simulierten. FA war signifikant größer als die Messungenauigkeit, unterschied sich jedoch nicht zwischen den Schwarzkehlchen-Taxa und den photoperiodischen Gruppen. Im Gegensatz dazu verringerte sich unter Zeitdruck die Flügellänge von europäischen Schwarzkehlchen (um 3.0 %) und von sibirischen Schwarzkehlchen (um 9.5 %), nicht aber die Länge des Tarsus und die Körpermasse. Diese Ergebnisse deuten an, dass Nestlinge aus späten Brutzeiten Kosten einer verkürzten Flügelspannweite tragen.

Jugendmauser

Mit Abschluss des Wachstums folgt als nächster Entwicklungsschritt die Beendigung der Jugendphase durch die Jugendmauser. Schwarzkehlchen zeigen eine hohe Plastizität des Mauserzeitraums in Reaktion auf die Tageslänge, die sich durch Reaktionsnormen beschreiben lässt: Sibirische Schwarzkehlchen, die die Jugendmauser vor ihrem frühen Abzug nach Südasien abschließen, mauseren in Käfighaltung schneller und in jüngerem Alter als ihre Artgenossen. Unter Zeitdruck, der durch kürzere Tageslänge simuliert wurde, verlegten sie ihre Mauser nicht noch weiter nach vorne, reduzierten jedoch die Mau-

serdauer deutlich. Darüber hinaus war bei sibirischen Schwarzkehlchen die Dauer, nicht aber der Zeitpunkt der Jugendmauser in hohem Maße erblich. Eine weitere Studie überprüfte die empirisch ermittelte Erbllichkeit des Mauserzeitpunkts europäischer Schwarzkehlchen durch gezielte Zuchtexperimente. Vorläufige Ergebnisse dieser langfristigen Experimente bestätigen die hohe Erbllichkeit und deuten zudem eine korrelierte Selektionsantwort der Reaktionsnorm an. Mikroevolutionäre Veränderungen von Zeitprogrammen ergeben sich daher möglicherweise durch Anpassungen von photoperiodischen Reaktionen.

Zug

Nach der Mauser verlassen ziehende Schwarzkehlchen-Populationen ihre Brutgebiete. In einer Fallstudie untersuchte ich den Zusammenhang zwischen dem Zeitverlauf von Zugunruhe und Jugendmauser an irischen Schwarzkehlchen. Die für diese teilziehende Population erwarteten individuellen Unterschiede in der Zugunruhe blieben jedoch überraschenderweise aus: Alle irischen Schwarzkehlchen initiierten nach Überschreitung des Mauserhöhepunktes klare nächtliche Zugunruhe. Zudem waren viele Vögel schon früh, zum Zeitpunkt der Jugenddispersion, geringfügig zugaktiv. Das durchgängige Zugverhalten irischer Schwarzkehlchen unterscheidet sich von Befunden zu anderen teilziehenden Singvögeln und spricht für eine zumindest teilweise umweltbedingte Regulation ihres Zugverhaltens. Für die Untersuchung der nächtlichen Zugunruhe führte ich Zeitreihenanalysen ein, die einen Einfluss des Betrachters auf die Befunde verringern. Ein Vorbehalt gegen Untersuchungen in Käfighaltung sind jedoch mögliche Abweichungen vom Verhalten freilebender Artgenossen. Gemeinsam mit Wolfgang Fiedler, Vogelwarte Radolfzell, begegneten wir diesem Problem mit der Aufarbeitung aller Ringwiederfunde von europäischen Schwarzkehlchen. Die Auswertung der Funde führte zu einer Neueinschätzung des Zugverhaltens: Schwarzkehlchen der britischen Inseln und Süd- und Westeuropas waren in größerem Umfang als bisher angenommen Zugvögel. Ringfunde bestätigten die Ergebnisse zum zeitlichen Verlauf der Zugunruhe im Detail. Während jedoch irische Schwarzkehlchen in Käfighaltung durchgängig Zugunruhe zeigten, sprachen Ringwiederfunde für einen Zugvogelanteil von etwa der Hälfte (ca. 42 %) der britischen Schwarzkehlchen. In Deutschland und den Beneluxländern waren Schwarzkehlchen ausnahmslos Zugvögel. Zeitliche Veränderungen des Zugverhaltens, wie sie an anderen Arten beobachtet wurden, ließen sich an Schwarzkehlchen nicht zeigen. Ebenso gab es keine Hinweise auf Unterschiede im Zugverhalten zwischen den Geschlechtern und zwischen erstjährigen und älteren Schwarzkehlchen.

Brutzeiträume

Die Brutzeiten von sibirischen und europäischen Schwarzkehlchen unterscheiden sich im Freiland mar-

kant: Während sibirische Schwarzkehlchen erst im Mai im Brutgebiet eintreffen und meist nur einmal brüten, können europäische Schwarzkehlchen bis zu drei Bruten erfolgreich aufziehen. Beide Taxa haben ihr Brutgebiet ausgedehnt und vermutlich jüngst Mischbruten initiiert. Dabei ergab sich die Frage, inwiefern Vögel mit unterschiedlichen Reproduktionszeiträumen erfolgreich brüten können. Zur Klärung habe ich durch Kreuzungsexperimente überprüft, ob sich die programmierten Brutzeiträume durch Verpaarung beeinflussen lassen, und mögliche Auswirkungen auf die Hybridisierung untersucht. Weder weibliche noch männliche sibirische Schwarzkehlchen konnten sich mit ihren europäischen Brutpartnern synchronisieren. Dies führte zu einer schwerwiegenden Verringerung des Bruterfolgs von Mischpaaren. Schwarzkehlchen zeigen im Unterschied zu einigen andern Vogelarten relativ starre Brutzeiträume. Rigide Unterschiede zwischen endogenen Programmen können zu schädlichen Wirkungen von Arealausdehnung und Hybridisierung beitragen, die in jüngster Zeit beobachtet werden.

Ausblick

Aus den Teilstudien meiner Dissertation lässt sich der Schluss ziehen, dass endogene Zeitprogramme differenzierte Reaktionen auf zeitliche Anforderungen ermöglichen. Reaktionsnormen helfen Schwarzkehlchen, photoperiodische Informationen umzusetzen und durch Veränderung von Wachstum und Mauserzeitraum im Takt mit dem Jahreslauf zu bleiben. Diese Reaktionsnormen sind lokal differenziert und auf die zeitliche Umwelt der Schwarzkehlchen zugeschnitten. Die Befunde sprechen für die evolutionäre Anpassungsfähigkeit der Reaktionsnormen und darüber hinaus für eine mögliche Koppelung von Mauserzeitpunkt und Zugbeginn. Schwarzkehlchen tragen aber auch Kosten für ihre präzisen Zeitprogramme. Dazu zählt die verkürzte Flügellänge unter Zeitdruck und die fehlende soziale Synchronisation zwischen Brutpartnern. Die Nachteile von Zeitprogrammen können sich verschärfen, wenn sich Selektionsdrucke schnell verändern und vormals erfolgreiche Zeitstrategien maladaptiv werden. Weil evolutionäre Anpassungen auf einer langsameren Zeitskala als phänotypische Plastizität stattfinden, könnten rigide Zeitprogramme die Reaktionsmöglichkeiten von Schwarzkehlchen auf anthropogene Veränderungen, wie z.B. Klimawechsel, einschränken.

Die Arbeit wurde durch die Max-Planck-Gesellschaft gefördert und von einer Vielzahl von engagierten Mitarbeitern und Kollegen unterstützt, von denen ich besonders Heidrun Albrecht, Raimund Barth, Wolfgang Fiedler, Heiner Flinks, Ingrid Schwabl und Lisa Trost hervorheben möchte.

Eberhard Gwinner, der im September 2004 verstorben ist, war ein unvergleichlicher Mentor und Freund.