

Luscinia



Ornithologische Zeitschrift
der Vogelkundlichen Beobachtungsstation Untermain e.V.

Band 44 Heft 3/4 1980

LUSCINIA	44	Heft 3/4	Seite 133-158	Frankfurt/M. 1980
----------	----	----------	---------------	----------------------

Sozialverhalten von individuell markierten Staren - *Sturnus vulgaris* - in einer kleinen Nistkastenkolonie (3. Mitteilung)

Die Rolle der Polygynie

Dem Andenken meines verehrten Lehrers Prof. Dr. Hermann Giersberg gewidmet.
Er starb am 9. März 1981 im Alter von 90 Jahren.

F. W. Merkel

Polygamie in Form der Polygynie ist in der Vogelwelt eine weit verbreitete Erscheinung. Seitdem v. Haartmann schon 1954 etwa 60 Arten aus verschiedenen Ordnungen namhaft machte, bei denen dies Verhalten beobachtet wurde, erhöhte sich die Zahl weiter. In der vielleicht ursprünglichen Form der sukzessiven Polygynie beschäftigte mich das Thema schon 1932 bei der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*). Hier baut der Mann das Nest bis in einen halbfertigen Zustand – dem „Henkelkörnchen“ – und benutzt es dann als Werbenest für die Anpaarung mit einem ersten Weibchen. Mit ihm zusammen wird nun das Nest fertiggestellt. Nach der Ablage der ca. 6 Eier existieren Weibchen und Nest für das Männchen nicht mehr. Es beginnt mit dem Bau eines zweiten Nestes und der Anwerbung eines zweiten Weibchens. Die Aufzucht der Jungen wird allein dem Weibchen überlassen.

Das von v. Haartmann gesehene Problem, wie das Weibchen imstande ist, die verhältnismäßig hohe Zahl von Jungen – wohl ohne Schwierigkeiten – mit Nahrung zu versehen, löst sich meiner Ansicht nach wenigstens zum Teil, wenn man das „Watte- oder auch Wollnest“ dieser Art in Betracht zieht. Die hohe Wärme-Isolation des Nestes hilft dem Weibchen offensichtlich bei der Brut (geringe Verweildauer im Nest) und mindert den Nahrungsbedarf der Jungen, die meist prächtig gedeihen.

Dieser sukzessiven Polygynie steht die simultane gegenüber, für die v. Haartmann die Grauammer (*Emberiza calandra*) als klassisches Beispiel anführt. Hier unterhält ein Männchen häufig einen Harem. Sein Anteil an der Aufzucht der Jungen ist aber gering.

Meiner Frau Ilse und meinem Sohn Dietmar danke ich für die stete Hilfe in allen Phasen der Durchführung dieser Arbeit. Für Hilfe bei der Anfertigung der „summary“ danke ich Herrn Prof. Dr. W. Bock, New York, herzlich.

Auf das Phänomen Polygynie stieß ich wieder, als ich 1969 in meinem Garten in Oberursel/Ts. versuchte, eine Art „Starenschlag“ aufzubauen, um am wild lebenden Vogel Verfrachtungsversuche nach Art der Brieftaubenversuche durchzuführen. Da ein großer Teil der hiesigen Stare Jahresvögel sind und die Art ja schon lange als geburtsortstreu bekannt ist (RÜPPELL, 1935) erschien dies möglich. In großer Zahl durchgeführte Nahverfrachtungen hatten auch gute Erfolge, zeigten aber auch, daß die Brieftaube als Versuchsvogel einmalig ist. Schwierigkeiten bereiteten vor allem die Starenweibchen, da sie sich leicht durch Fang und Beringung vergrämen lassen. Dies führte dann auch dazu, daß die ursprüngliche Absicht etwas in den Hintergrund trat, wobei das Verhalten eines Starenmännchens „Adam“ (MERKEL, 1978) dazu nicht unwesentlich beitrug. Während seines 5jährigen beobachteten Lebens in der Starenkolonie (1969–1973), die in dieser Zeitspanne von 5 auf 11 Kästen vergrößert wurde, lenkte gerade dieser Vogel meine Aufmerksamkeit auf das Phänomen Polygynie, führte er doch allein im Jahre 1971 7 Bruten mit 5 verschiedenen Weibchen durch. (Abb. 1)

Polygynie wurde schon mehrfach bei Staren festgestellt. Recht häufig beobachtete FREITAG (1936, 1937, 1939) in der Umgebung von Wetzlar Männchen, die sich nicht mit einem Weibchen begnügten, offenbar in einem Lebensraum, der dem meiner Stare ähnelt. Überhaupt werden von diesem Autor viele Beobachtungen an ebenfalls individuell beringten Staren zusammengetragen, die sich in die im Folgenden geschilderten Daten zwanglos einordnen lassen. SCHÜZ, 1943; KESSEL, 1950; WALLRAFF, 1953 und VERHEYEN, 1969 berichten über weitere Fälle von Polygynie. WALLRAFF stellt 1953 fest und VERHEYEN schließt sich an, daß das Starenmännchen „physiologisch und psychologisch potentiell polygyn“ ist, aber aus Mangel an weiteren Nisthöhlen in der Nachbarschaft monogam lebt. Offenbar habe ich diesem Mangel mit meiner Starenanlage mit zuletzt 16 Kästen abgeholfen (Abb. 1–3).

Über die verwendeten Nistkästen, ihre Aufhängung und Spezialeinrichtungen berichtete ich in der oben erwähnten Arbeit dieser Zeitschrift. Die Fangeinrichtung wurde inzwischen insofern verbessert, als an Stelle der Schiebetüren Falltüren angebracht wurden, die mit einem elektrisch auszulösenden Magnetverschluß versehen, vielfach einfacher zu handhaben sind und damit die wesentlichste Voraussetzung einer solchen Arbeit, die individuelle Markierung mittels Aluminium- und Farbringen – für deren Überlassung ich der Vogelwarte Helgoland danke – erleichtern. Zum besseren Verständnis der räumlichen Angaben und der Kastenbezeichnungen sei auf Abb. 1 verwiesen.

Nun muß man allerdings die Frage stellen, ob die Massierung von so vielen Nistgelegenheiten auf kleinstem Raum (oft nur mit 0,75 cm Zwischenraum) nicht unnatürlich ist, und die zu schildernden Verhaltensweisen nicht Ausdruck einer „Wohlstandsverwahrlosung“ (KOENIG, O., 1965) sind. Dem widerspricht jedoch die Tatsache, daß eine solche Ansammlung von Starenbruten auch unter natürlichen Verhältnissen nicht ungewöhnlich ist. Denken wir nur an die alten Eichen, wie wir sie heute noch z. B. im Frankfurter Stadtwald antreffen, die auf kleinstem Raum ähnlich viele Brutplätze in Spechthöhlen und Astlöchern bieten. Der Mangel an solchen natürlichen Gelegenheiten ist es dann wohl auch, der die zum Gemeinschaftsleben drängenden Stare in Mauerlöcher und unter defekte Scheunendächer treibt, wo wir sie in ähnlichen Ansammlungen nicht selten finden. In Gegenden

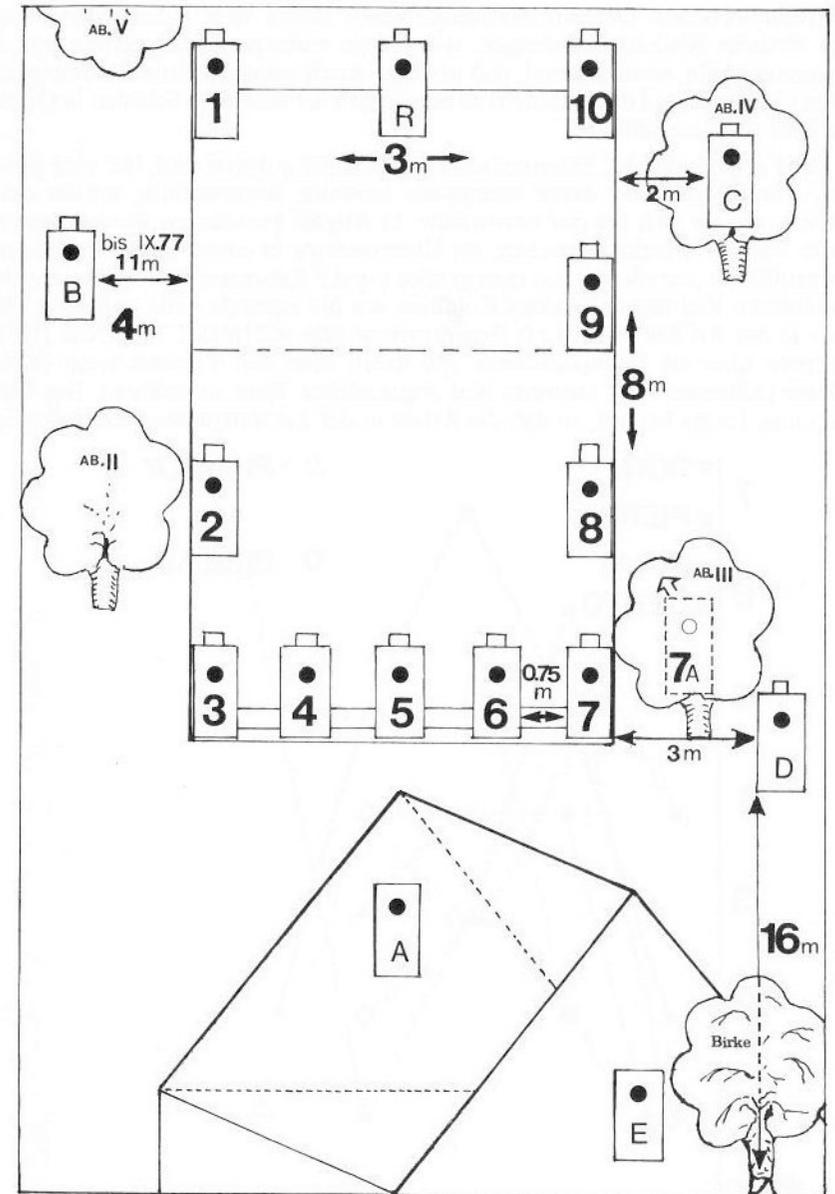


Abb. 1: Plan der Starenkolonie. Bis auf die zwei an den Hausgiebeln befestigten Kästen A und E sind alle Kästen an Holzstangen herauf- und herunterziehbar angebracht. K 1–10 und R auf dem Dach des Gartenhauses, die Kästen C und D angelehnt an die Apfelbäume AB III und AB IV, Kasten B im Gestrüch. Kasten 7A wurde ab August 1980 in Position R gebracht.

mit Weidewirtschaft (Allgäu, Norddeutschland) bieten viele Bauern den Staren ganz ähnliche Nistkastenhäufungen, wie ich sie aufbaute, in Obstgärten und an Scheunengebellen, wohl wissend, daß der Star durch seine Vorliebe für Schnakenlarven (*Tipulidae*) bei der Aufzucht seiner Jungen beträchtliche Schäden in Garten und Feld verhüten hilft.

Die Feststellung, daß Starenmännchen potentiell polygyn sind, löst eine ganze Kette von Fragen aus, deren wenigstens teilweise Beantwortung mittels einer Kolonie, wie sie sich bei mir entwickelte, in Angriff genommen werden konnte. Besser wäre es allerdings gewesen, die Untersuchung in einem größeren Rahmen durchzuführen, vor allem wenn man in etwa 1 und 2 Kilometer Entfernung und das in mehreren Richtungen analoge Kolonien um die Zentrale hätte aufbauen können – in der Art des „cross Loft Experimentes“ von SCHMIDT KOENIG (1963), um mehr über die Großpopulation und damit über den Verbleib vieler in der Kolonie geborener oder zeitweise dort angesiedelter Tiere zu erfahren. Das hätte aber eines Teams bedurft, so daß die Arbeit in der Zentralkolonie nicht hätte ein-

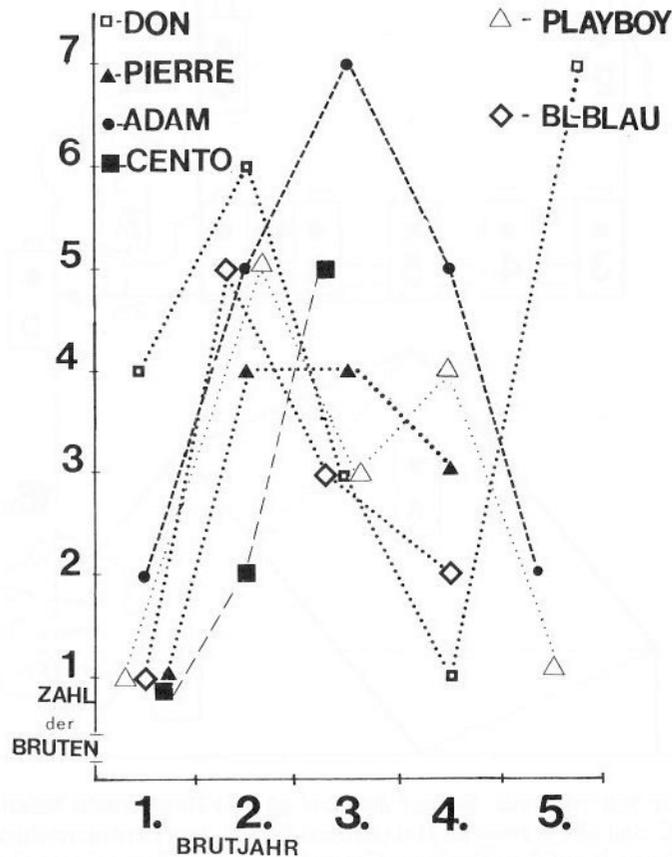


Abb. 2: Die Zahl der Bruten von 6 polygynen Männchen in jedem Jahre ihrer Anwesenheit in der Kolonie vom ersten beobachteten Brutjahr an.

geschränkt werden müssen. Eine andere Voraussetzung für eine solche Arbeit war es, sich von vornherein auf einen langen Zeitraum einzustellen. Heute nach 12 Jahren kann festgestellt werden, daß die Ergebnisse von Jahr zu Jahr interessanter wurden und weitere Jahre sicherlich noch vieles Interessante bringen werden.

Beobachtet man ein derartig auffälliges Verhalten wie es beim Starenmann Adam in der ersten Mitteilung dieser Reihe (1978) von mir geschildert wurde und stellt dann fest, daß es sich dabei nicht um einen Ausnahmefall handelte (Abb. 2), fragt man natürlich nach dem Aufbau der Population, in der das möglich ist. Diese Frage stellte auch LACK (1968) im Zusammenhang mit Arbeiten von CROOK und MOREAU bei der Schilderung der Polygynie von Weibervögeln (*Ploceidae*) und die Diskussion dreht sich letztlich um die Frage, ob und in welcher Höhe das Geschlechtsverhältnis vom normalen 50:50 abweicht. Meine Aufgabe wird es daher zunächst sein, die quantitativen Aspekte dieser in Freiheit agierenden Kleinpopulation vorzustellen. (Abb. 3)

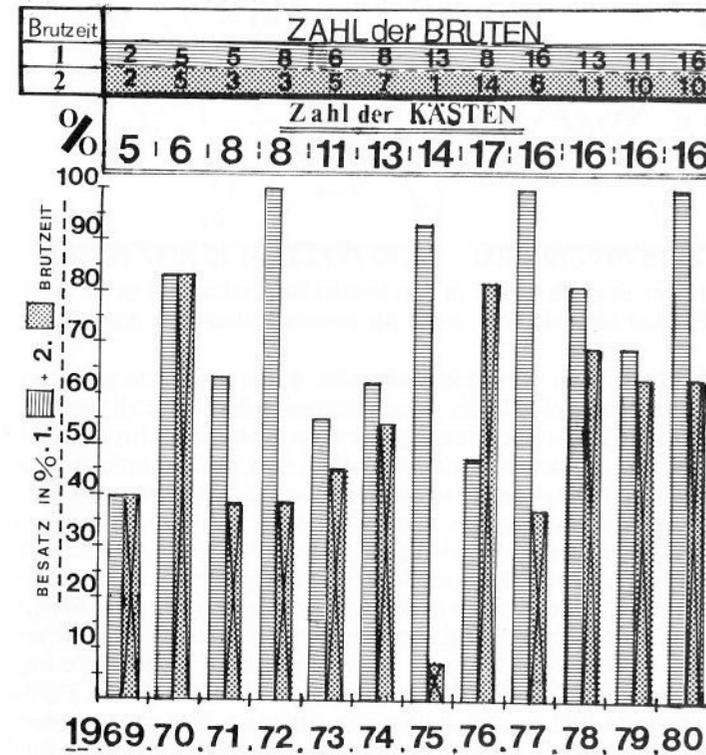


Abb. 3: Zahl der Bruten und Zahl der Kästen sowie ihr prozentualer Besatz in der ersten (schraffiert) und zweiten (punktiert) Brutzeit von 1969–1980.

Abb. 3 informiert über den wechselnden Besatz in % der in den Beobachtungsjahren angebotenen Nisthöhlen, aufgeschlüsselt in die erste (April bis ca. 20. Mai) und zweite (Ende Mai bis Anfang Juli) Brutzeit und die Zahl der durchgeführten Bruten mit ausgeflogenen Jungen oder Brutversuchen, sofern sie mindestens bis zur

Eiablage führten. Die ersten 5 Nistkästen des Jahres 1969 werden von den Staren schnell gefunden. Die nun 6 Einheiten des Jahres 1970, die ja pro Saison 12 Bruten beherbergen können, werden in jeder Brutzeit zu 83% besetzt. Damit wird schon im zweiten Jahre des Bestehens der Kolonie eine Besatzdichte erreicht, wie sie in der Folgezeit erst 1980 annähernd wieder mit 81,3% auftritt, jetzt allerdings bei 16 Kästen. Das Jahresmittel ($n = 12$) des Besatzes beträgt für die erste Brutzeit 74% ($\sigma = 20,5$) und für die zweite 52% ($\sigma = 20,8$), das entspricht einem mittleren Besatz pro Brutzeit von 63% ($\sigma = 13$).

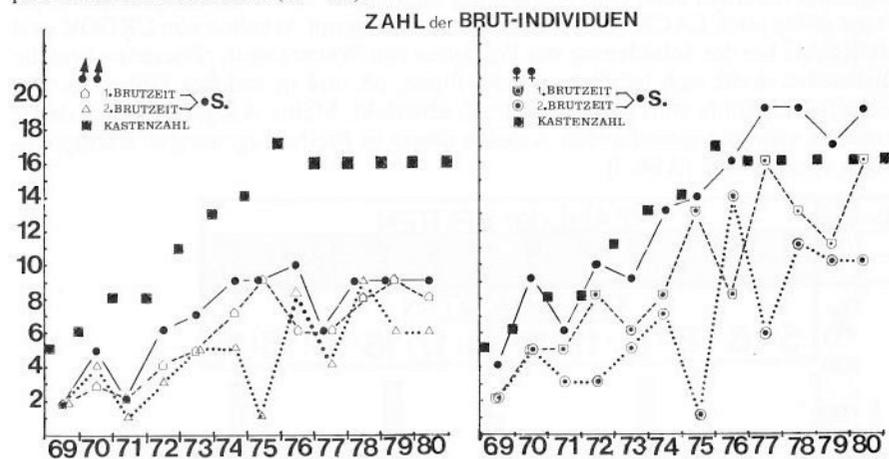


Abb. 4: Die Anzahl der Brutindividuen in den beiden Brutzeiten und in der Brutzeit (S. 5) für die Jahre 1969 bis 1980, sowie die jeweils vorhandene Anzahl von Kästen.

Die Zahl der Brutindividuen veranschaulicht Abb. 4, die wiederum nach den beiden Brutzeiten aufgeschlüsselt für die verschiedenen Jahre ermittelt wurden. Das erfordert die individuelle Kennzeichnung jedes in der Kolonie am Brutgeschäft beteiligten Tieres. Dies zu erreichen kostet viel Mühe und Spezialeinrichtungen an den Kästen und gelang bei den seßhafteren Männchen in den letzten 6 Jahren, bei den vorsichtigeren Weibchen jedoch nicht vollständig. Bei ihnen vor allem mußten zu allen Jahreszeiten Stare im Bereich der Kolonie – sozusagen auf Verdacht hin – „voll“ beringt werden, wenn Störungen oder Beringungsverzicht während der Brutzeit vermieden werden sollte. An den in den 12 Jahren in den Kästen durchgeführten 188 Bruten (111 in der ersten, 77 in der zweiten Brutzeit) waren 41 Männchen (35 vollberingte und 6 Männchen, die aus verschiedenen Gründen unberingt blieben = 17,1%) und 106 Weibchen (83 mit Vollberingung und 23 „Nackte“ = 27,7%) beteiligt. Bis Ende Februar 1981 wurden neben den beringten Brutstaren weitere 280 Tiere voll beringt, die wohl z. T. die Nachbarschaft bevölkerten, während andere als Wintergäste – wie z. B. das Männchen Helg. Nr. 7552039, das am 5. 1. 1976 beringt wurde und Ende IX. 77 in Wymiarki/Zielona Gora 51,31 N, 15,05 E gefunden wurde – im Frühjahr in ihre Bruth Heimat zurückwanderten. Neben diesen individuell beringten Altvögeln erhielten 456 Jungvögel kurz vor dem Ausfliegen neben dem Helgoländer Aluminiumring einen farbigen Jahreskennring, der bei Vögeln der zweiten Brutzeit über dem Aluring, bei Vögeln der ersten Brut auf dem anderen Lauf angelegt wurde. (Abb. 4)

Abb. 5 gibt Einblick in den von Jahr zu Jahr auftretenden Wechsel innerhalb der Brutpopulation und verzeichnet den Prozentsatz der Neubrüter im Vergleich zu den noch vom Vorjahre anwesenden Brutstaren. Obwohl Abwanderungen oder Verdrängungen in benachbarte Gebiete mit Einzelbrutstellen in Baumhöhlen und Dachlöchern sicher nachgewiesen werden konnten, erfreut sich die Kolonie einer gewissen Beliebtheit, sodaß das Verschwinden eines alteingewohnten Brutstares in den allermeisten Fällen mit dessen Tod gleichgesetzt werden kann. Verdrängte Stare versuchen immer wieder erneut in einem der Kästen Fuß zu fassen. Da sich seit 1975 auch die Zahl der Brutvögel beider Geschlechter mit der Konstanz der Kästanzahl stabilisierte, ist wohl die Feststellung berechtigt, daß neu auftretende Bruttiere in der Hauptsache solche Tiere ersetzen, die seit der vergangenen Brutzeit umgekommen sind. Damit führt auch der im Jahresmittel auftretende Prozentsatz der Neubrüter zu einer Aussage über die Mortalität. Im Mittel der 11 Jahre (1970–1980) beträgt dieser bei den Männchen $x = 45,6\%$ ($\sigma = 27,2$), bei den Weibchen $x = 69,2\%$ ($\sigma = 12,6$), bei beiden Geschlechtern 57,4%. Die beträchtliche Streuung ist möglicherweise auf die unterschiedlichen Witterungsverhältnisse der einzelnen Jahre zurückführbar.

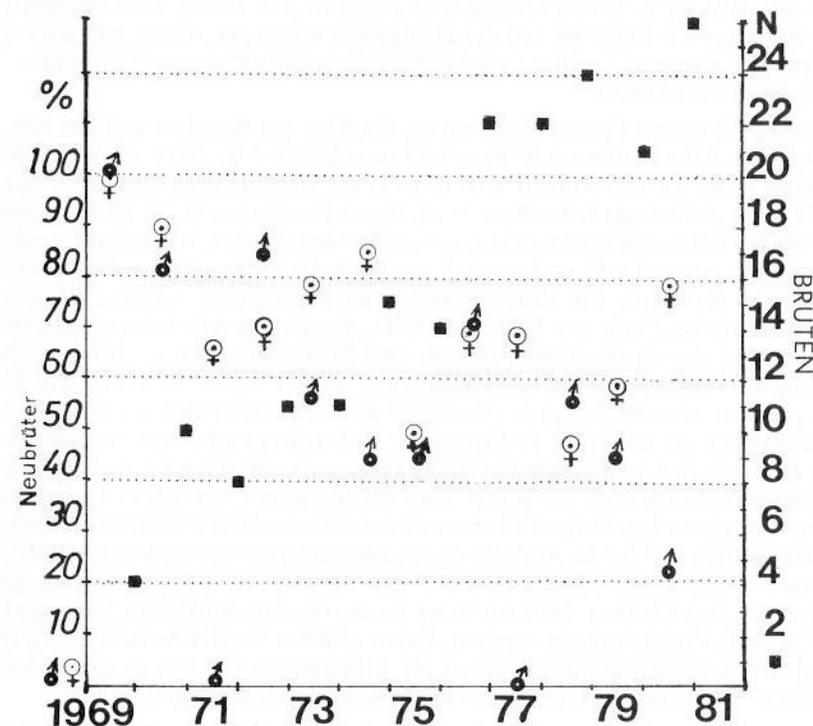


Abb. 5: Der prozentuale Anteil der in jedem Jahre neu in die Kolonie kommenden Brutstare (Neuansiedler), Männchen und Weibchen getrennt, für den Zeitraum von 1969–1980 und die Anzahl der durchgeführten Bruten (rechte Skala).

Woher kommen nun diese Neubrüter? Zunächst sind es Vögel unbekannter Herkunft, die wahrscheinlich von Einzelbrutplätzen der näheren Umgebung stammen. Gewisse Informationen bringen solche Tiere, die schon im Herbst bzw. Winter davor individuell voll beringt wurden, als sie versuchten sich in der Kolonie anzusiedeln. Die beste Auskunft gibt schließlich eine dritte Gruppe, die in der Kolonie selbst geboren wurde: 8 Männchen und 8 Weibchen. Diese Vögel erhielten den Aluminiumring und den Jahreskenning schon vor dem Ausfliegen, um dann später ihre Vollberingung bei einem Besuch der Kolonie oder auch, wenn es sich um Weibchen handelt, erst nach dem Fang beim Hudern der Jungen zu erhalten.

Neben diesen 16 geburtsortstreuen Brutvögeln konnten von den 456 vor dem Ausfliegen markierten Jungstaren jeden Jahrgangs eine nicht genau bestimmbare Anzahl auch außerhalb der Brutzeit wieder beobachtet werden. Ein Weibchen und 11 Männchen dieser Gruppe konnten gefangen und voll beringt werden. Auch ihr Lebenslauf wurde – soweit erfaßt – in Abb. 6 schematisch dargestellt. Hervorzuheben ist, daß nur 2 der 19 Männchen im Alter von einem Jahr eine Brut durchführen konnten, obwohl es viele versuchten. Von den 9 Weibchen brüteten dagegen 7 schon einjährig. Bei den 2 weiteren besteht der Verdacht, daß sie es in der Nachbarschaft ebenfalls taten. Dieser Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern – beide sind zwar am Ende des ersten Lebensjahres schon geschlechtsreif, aber nur die Weibchen kommen zur Brut – wird sich für die weitere Diskussion als besonders wichtig erweisen. (Abb. 6)

Wichtig für unsere Fragestellung war es, das Alter der Brutstare und den Anteil der einzelnen Altersstufen am Brutgeschäft zu erfassen. Alle Tiere, die in den Abbildungen 7 und 8 erfaßt wurden, sind nicht in der Kolonie geboren und ihr Alter deshalb auch nicht exakt feststellbar. Nach ihrem Erscheinen in der Kolonie, dem Fang und der Beringung mußte es ebenso wie das Geschlecht erst bestimmt werden. Dies ist nicht immer leicht und geschah mit Hilfe der zahlreichen in der Literatur angebotenen Kriterien, wie Körpergewicht und Flügelänge, Augen-, Schnabel- und Gefiederfarbe, Form und Farbe von Kehl-, Brust- und Afterfedern, blieb aber mindestens in den Spätsommer-, Herbst- und Mitwintermonaten, also nach Beendigung der Mauser, oft nur eine Schätzung. In den Fällen, in denen das Tier später zur Brut schreitet, bringt das Verhalten volle Gewißheit über das Geschlecht, eine Gewißheit, die durch die Vollberingung auch später immer von großem Wert bleibt. Die eventuell mit Fehlern behaftete Anfangsaussage über das Alter läßt sich allerdings nicht korrigieren. Sie wurde dann bei den Staren, die sich in der Kolonie hielten, von Jahr zu Jahr fortgeschrieben und das Alter bei ihrer letzten beobachteten Brut festgehalten und für die Aufstellung des Säulendiagramms verwendet (Abb. 7). Auf diese Weise ist nicht auszuschließen, daß ein Tier mit 3 Jahren eingeschätzt auch mal ein Jahr älter war. Da noch einige bei der Niederschrift leben, können sich auch da noch Veränderungen ergeben. Einen exakten Vergleichsmaßstab für die anfängliche Altersbestimmung ergaben die Erfahrungen mit den in der Kolonie geborenen Tieren, die in Abb. 7 nicht mitverwendet wurden. (Abb. 7)

Vergleicht man die Diagramme der Männchen und Weibchen, so fällt zunächst die sehr unterschiedliche Besetzung der beiden ersten Altersstufen auf. Einjährig brütende Männchen sind sehr selten und erst die Gruppen der 2-5(6)jährigen stellt die Brutmännchen. Anders bei den Weibchen, die schon im ersten Jahre voll in das Brutgeschäft einsteigen, wie ja auch aus der Abb. 6 bei den exakt datierten geburts-

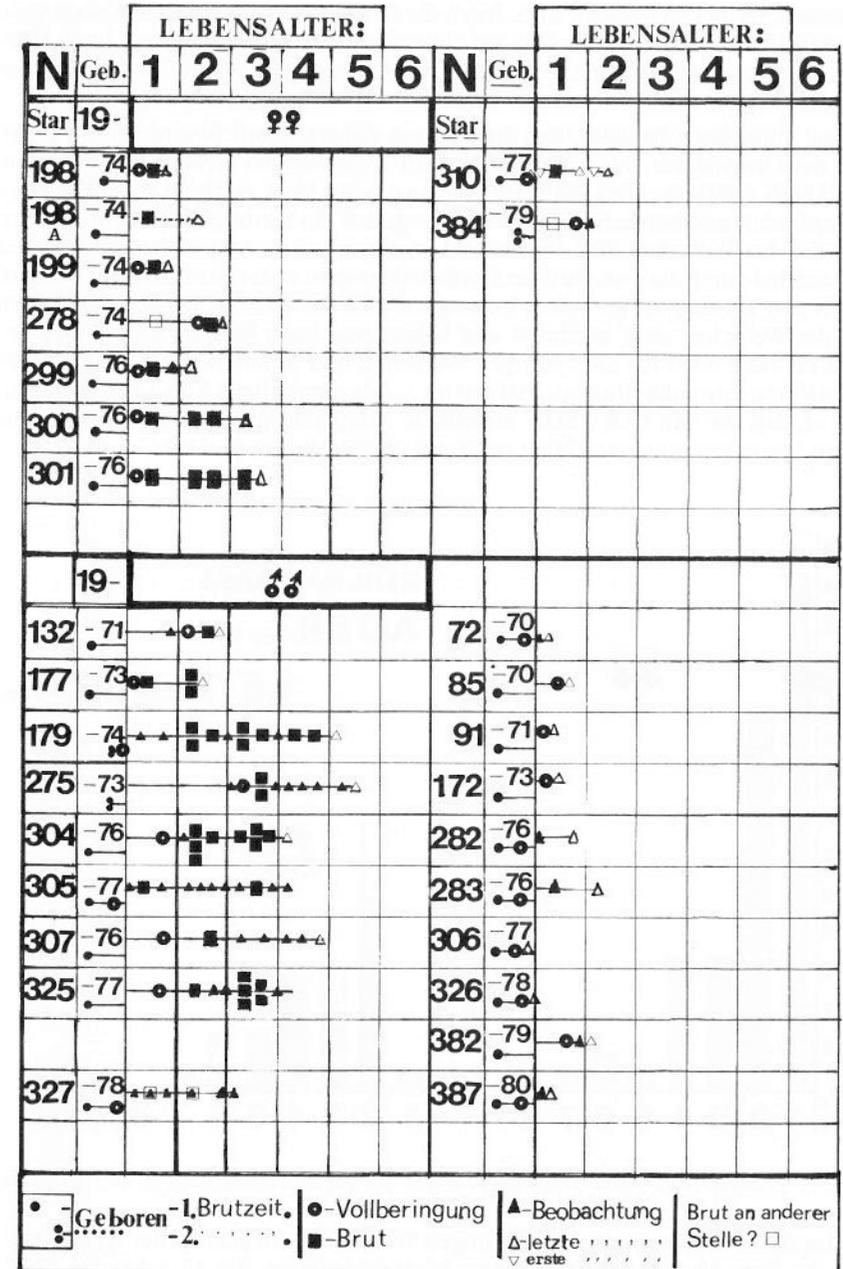


Abb. 6: Schematische Übersicht über Zahl, Geburtsdatum, Lebensalter und Brutverhalten von in der Kolonie geborenen, ortstreuen Weibchen und Männchen, die voll beringt werden konnten.

ortstreuen Weibchen deutlich wird. Auch die Gruppe der 2jährigen stellt noch viele Brutweibchen. Dann sinkt die Zahl auf ein tieferes Niveau, das von den 3 und 4jährigen gehalten wird. Auffällig ist, daß sich der Altersaufbau beider Geschlechter im weiteren Verlauf angleicht und das erreichbare Höchstalter gleich ist.

Das auffälligste Problem, das durch diese Zahlen deutlich wird, ist die Frage nach der Ursache des Niveauabfalles bei den Weibchen der Gruppe der 3jährigen. COULSON (1960) studierte die Sterberate englischer Stare an Hand von 7000 Ringwiederfinden und kommt zu der Feststellung, daß die Sterblichkeit der Männchen 39%, die der Weibchen 70% im ersten Lebensjahr ab 1. August beträgt und der Unterschied durch die verschiedene Brutbeteiligung im ersten Jahr zustande kommt. Durch den Brutbeginn im ersten Lebensjahr und das anschließende Jungführen sind die Weibchen stark gefährdet und haben eine hohe Sterblichkeit. Ähnliches gilt wohl auch noch für die 2jährigen Weibchen und Männchen, von denen viele der letzteren ihre volle Brutkapazität erst im 3. Jahre erreichen (Abb. 6). Bemerkenswert ist, daß die von COULSON errechnete Mortalität mit den von mir auf ganz andere Weise gewonnenen Daten recht gut übereinstimmt (S. 139).

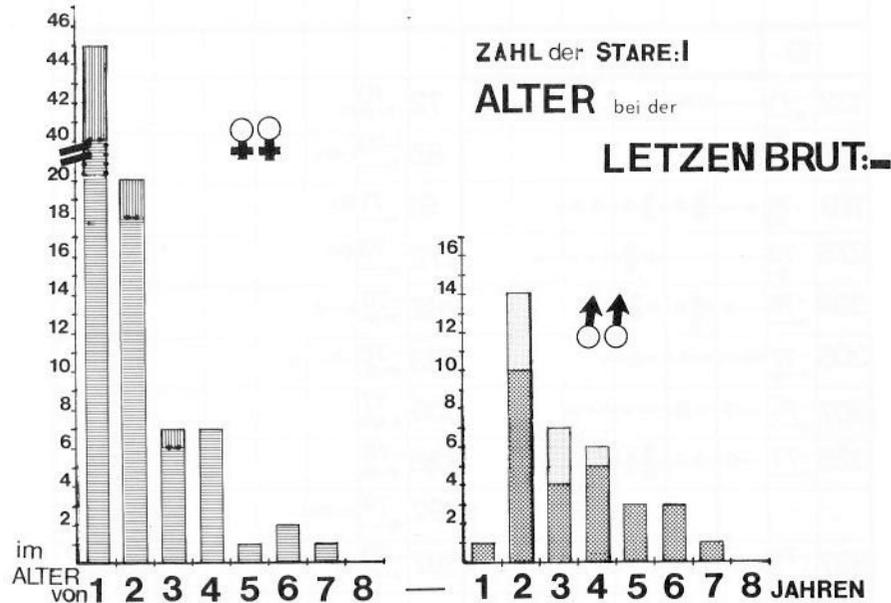


Abb. 7: Anzahl und Alter sämtlicher Stare bei ihrer letzten Brut in der Kolonie.

Das starke Übergewicht der einjährigen Weibchen wird auch in der Abb. 8 deutlich, die den Altersaufbau der Jahres-Brutpopulationen der 12 Jahre im Mittel wiedergibt. (Abb. 8)

Nach der Diskussion der Populationsdynamik und der in den Abbildungen 3-8 wiedergegebenen Daten können wir uns wieder dem eigentlichen Thema der Arbeit,

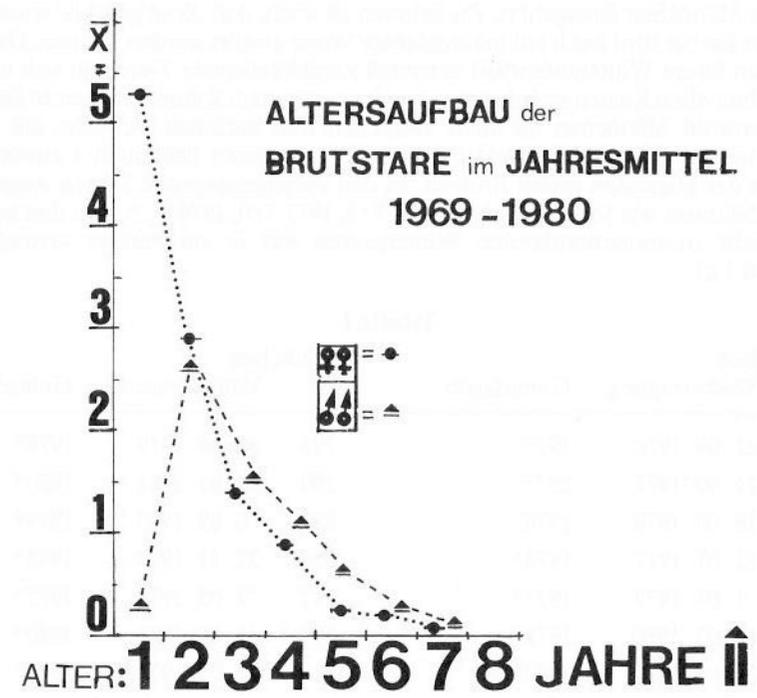


Abb. 8: Altersaufbau - siehe Text.

der Polygynie zuwenden. Beobachtet man jetzt - Mitte Februar 1981 - bei Frostwetter die Starenpopulation, so ist von einer Polygynie nur wenig zu beobachten. Mit großer Regelmäßigkeit fliegen in den zeitigen Morgenstunden 7 Männchen und 7 Weibchen in die Kolonie ein und besetzen ihre Nistkästen, singen davor (auch die Weibchen), schlüpfen ein und aus. Besonders die Männchen kommen dann oft wieder mit Nistmaterial aus den Kästen heraus, das sie wegtragen. Erkennbar ist eine Paarbildung, die sich an wärmeren, hellen Tagen auch durch Kopulationen verdeutlicht, die um diese Zeit sicherlich nicht der Fortpflanzung sondern der Paarbildung dienen. Die Paare fliegen zusammen zu den Fütterungen, suchen eng nebeneinander laufend auf abgetauten Rasenflächen nach Futter und halten auch im Schwarm zusammen. Tabelle I gibt einen Überblick über diese Paare. 3 Männchen (Nr. 325, 305 und 327) und 1 Weibchen (Nr. 394) sind in der Kolonie geboren worden, das Geburtsjahr* der anderen Tiere ist geschätzt. Von den Männchen brütete nur Nr. 380 bisher nicht, bei den Weibchen sind es zwei, Nr. 390 und 394, letztere wurde im vorigen Frühjahr in der Kolonie geboren und bemüht sich schon in ihrem ersten Winter um eine Nistgelegenheit.

Während die Männchen sehr fest an ihren Kästen festhalten, ist die Bindung vor allem der jüngeren Weibchen geringer und man sieht sie auch bei anderen Männchen oder Kästen oder besser (wenn vorhanden) seinen Kästen zurück. Alte Weibchen halten sich manchmal auch einen eigenen Kasten, ohne daß ersichtlich wird,

welches Männchen dazugehört. Zu betonen ist auch, daß diese geschilderten Verhältnisse bis zur Brut noch auf mannigfaltige Weise gestört werden können. Da sind noch von ihrem Winteraufenthalt eventuell zurückkehrende Tiere, die sich in den Besitz ihrer alten Kästen zu bringen versuchen oder auch Kämpfe neu eintreffender Tiere, sowohl Männchen als auch Weibchen und natürlich Verluste, die dann ersetzt werden. Immerhin brüteten von 6 Februarpaaren 1980 auch 4 zusammen (6:4) in der folgenden ersten Brutzeit. In den vorangegangenen Jahren waren die Verhältnisse wie folgt: 1979 6:4, 1978 5:5, 1977 7:6, 1976 4:2. Von den beiden 1980 nicht zusammenbrütenden Winterpaaren war je ein Partner verunglückt (1 ♂ und 1 ♀).

Tabelle I

Männchen			Weibchen		
Nr.	Vollberingung	Geburtsjahr	Nr.	Vollberingung	Geburtsjahr
325	22. 09. 1978	1977	295	26. 09. 1979	1979*
305	24. 09. 1977	1977	390	20. 01. 1981	1980*
327	18. 09. 1978	1978	381	6. 09. 1980	1979*
289	21. 01. 1977	1976*	356	22. 11. 1979	1978*
345	1. 04. 1979	1977*	317	7. 05. 1978	1977*
365	12. 02. 1980	1978*	394	12. 02. 1981	1980*
380	29. 08. 1980	1980*	318	26. 05. 1978	1977*

* geschätztes Geburtsjahr.

„Winter“paare im Februar 1981.

Die Weibchen verteidigen bis zum Brutbeginn ebenfalls alle Kästen ihres Partners. Sie versuchen die neuhinzukommenden, wohl meist jüngeren Weibchen (Abb. 5), die durch die Balz des Männchens, das flügelschlagend vor seinem Kasten sitzt und sein Singen bis zum Schreien steigert, auf seine Kästen aufmerksam geworden sind und von ihm auch meist akzeptiert werden, zu vertreiben und entscheiden sich erst kurz vor der Eiablage für einen Kasten. Da diese Wahl nicht immer die vom Männchen gerade vorgesehene ist, kommt es zu diesem Zeitpunkt oft zu Jagden. Verlegte Eier sind recht häufig die Folge. Trotz Nachgelegen könnte man das als erste polygyniebedingte Minderung der Nachkommenzahl ansehen. Hin und wieder kommt es vor, daß schon im Spätwinter 2 Kästen eines Männchens von 2 verschiedenen Weibchen besetzt werden. Dies geschieht aber dank der „Eifersucht“ der Winterweibchen selten.

So kann sich Polygynie im allgemeinen erst richtig entwickeln, wenn das Winterweibchen mit der Eiablage beginnt, bzw. brütet. Dann strömen weitere Weibchen ein und versuchen, die noch freien Kästen zu besetzen. Begleitet vom Balzgesang des Kastenbesitzers ist dies häufig mit Kämpfen der Weibchen untereinander verbunden. Eine sehr deutliche Einwanderungswelle tritt häufig im Mai auf. Es sind dann Tiere beiderlei Geschlechts, die geradezu auf das Ausfliegen der Jungen der ersten Brut warten. Sie sitzen dann häufig vor den mit Jungen besetzten Kästen, drängen sich auch nicht selten an den sie ansperrenden Jungen vorbei in den Kasten hinein. Daß sie bei der Fütterung halfen, habe ich aber noch nie beobachtet.

Beobachtet man bei einer Tierart häufiges Auftreten von Polygynie, wird man nach dem Geschlechtsverhältnis der Population fragen. Die bisher hier mitgeteilten Daten könnten vermuten lassen, daß es in meiner Kolonie etwa 1:2 ist. Das in den 12 Beobachtungsjahren auftretende Verhältnis von männlichen zu weiblichen Brutstaren beträgt im Mittel 1:1,96 ($\sigma = 0,558$), Sex ratio: 0,548. Es schwankt in den Jahren von 1:3,2 bis 1:1,3, wahrscheinlich als Folge des Dominanzverhältnisses der gerade anwesenden Männchen untereinander, was wiederum etwas mit dem Altersaufbau der Kolonie zu tun hat. Das Geschlechtsverhältnis aller in den 12 Jahren voll beringten Brutvögel überhaupt beträgt 0,42, 35 ♂ : 83 ♀♀, d. h. auf 1 ♂ kommen 2,4 ♀♀.

Dies Verhältnis bezieht sich aber nur auf die Brutvögel und ist der Ausdruck der auf Polygynie ausgerichteten Fortpflanzungsstrategie. Es muß nicht das Geschlechtsverhältnis der aus dem Ei kriechenden, ausfliegenden oder gerade geschlechtsreif werdenden Jungen noch der Gesamtpopulation sein.

Das Geschlechtsverhältnis nach der Geburt wurde meines Wissens nur 1mal von KESSEL (1957) an amerikanischen Staren untersucht. Hier zeigte sich ein Weibchenüberschuß von 1,4:1. Die Sterblichkeit der heranwachsenden Weibchen war etwas größer als die der Männchen. Ältere Untersuchungen, die KESSEL referiert, fanden in Holland ein Vorherrschen der Männchen 1,1:1 und 1,3:1. Englische Untersuchungen zeigten ein noch größeres Überwiegen der Männchen (2,5:1), doch ist zu befürchten, daß diese Angaben saisonbedingte Befunde verallgemeinern. KESSEL referiert auch amerikanische Untersuchungen, die ebenfalls meist ein Überwiegen der Männchen feststellen, bemerkt aber dazu, daß da oft Bedingungen vorhanden waren, die geeignet sind, ein etwa wirklich vorhandenes Geschlechtsverhältnis von 50:50 zu verschleiern. Da die meisten Daten aus Massenschwärmen gewonnen wurden und der geringe Sexualdimorphismus kaum erkennbar wird, können Verhaltensunterschiede der Geschlechter sich sehr deutlich in der einen oder anderen Richtung auswirken. So machten Frühjahrsfänge in Ithaca (USA) wahrscheinlich, daß die Männchen früher wandern. Meine eigenen Untersuchungen unterstützten das von KESSEL geäußerte Mißtrauen. Während einer 10jährigen Beobachtungszeit 1971–1980 wurde so oft wie möglich der Starenbestand der Kolonie in den Morgenstunden kontrolliert. Auf Grund dieses „Morgenappells“ aller individuell beringten Stare läßt sich das Geschlechtsverhältnis im Jahreslauf eindeutig feststellen. Für jeden Halbmonat jeden Jahres wurde das Verhältnis Männchen/Weibchen (sex ratio) errechnet und dann die Halbmonatsmittelwerte gebildet (Abb. 9). Durch die auch im Sozialleben der Kleinpopulation (Kolonie) fast täglich zu beobachtende Tendenz der gerade anwesenden Vertreter beider Geschlechter sich auf einer Baumspitze zusammensetzen, wird deutlich, daß es auch im Jahreslauf geschlechtsspezifische Zusammenschlüsse gibt. In den Monaten 2. Dezemberhälfte bis 2. Julihälfte überwiegen signifikant die ♀♀ mit einer Sex ratio von im Mittel $x = 0,7755$, während es in den restlichen Monaten mehr Männchen als Weibchen gibt: $x = 1,1343$ ($P < 0,01$). Der Jahresdurchschnitt ergibt ein Geschlechtsverhältnis von 0,925, d. h. ein schwaches Überwiegen der Weibchen in der Kolonie. Der errechnete Korrelationskoeffizient (Abb. 9) beträgt $r = 0,6168$. Die Prüfung von r auf Signifikanz gegen Null kann bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $1\% > \alpha > 0,1\%$ als gesichert angesehen werden. (Abb. 9)

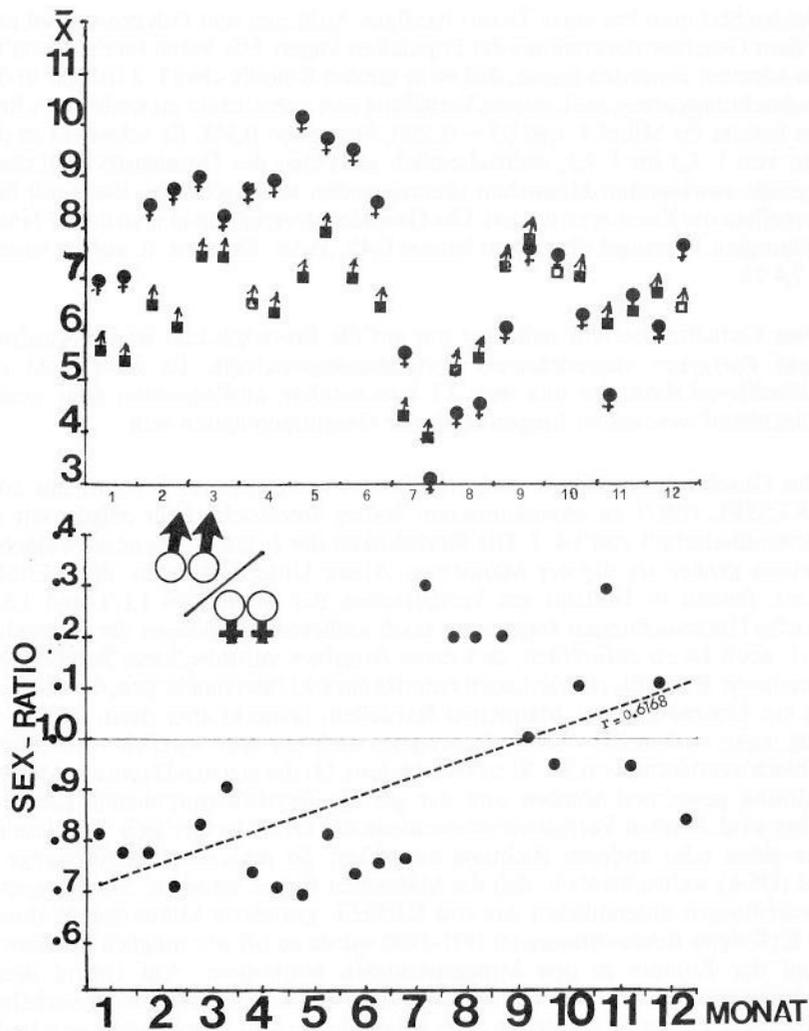


Abb. 9 unten: Die Sex Ratio der vollberingten, morgens anwesenden Stare pro Halbmonat ($n = 24$) im Laufe des Jahres. Mittelwerte aus einer 10jährigen Beobachtungszeit (Morgenbeobachtung).

Oberer: Die Mittelwerte der Anzahl der in jedem Halbmonat anwesenden vollberingten Männchen und Weibchen.

Die schon eingangs bestätigte Aussage von WALLRAFF und VERHEYEN, daß alle Starenmännchen physiologisch und psychologisch potentiell polygyn sind, kann mindestens für meine Kolonie noch präzisiert werden. Aktiv polygyne Männchen sind meist ältere Tiere, die in der Lage sind, sich gegen andere Männchen durchzusetzen. Dabei spielt die Zahl der zur Verfügung stehenden Brutplätze und die Eigenschaften eventuell benachbarter Männchen eine wichtige Rolle. Von den

35 voll beringten Männchen erwiesen sich bisher 16 als polygyn, die meisten anderen erlebten das notwendige Alter nicht.

Obwohl sich die Tiere der Kolonie zweifellos gegenseitig kennen und auch die Besitzverhältnisse anerkennen, leben sie doch untereinander in einer steten Spannung. Wenn ein Starenmann morgens mal etwas später vom Schlafplatz zurückkehrt, sitzt auch bald der Nachbar vor seinem Kasten und inspiziert ihn. Das wiederum fällt sofort den anderen auf – sowohl den Männchen wie den Weibchen. Umgekehrt kann der Beobachter sofort an solchen Ansammlungen erkennen, daß in der Kolonie etwas nicht stimmt. Ein aufgekommener Verdacht, daß ein Tier durch ein Unglück ausgefallen sein könnte, wird meist sehr schnell durch das Verhalten der Nachbarn bestätigt oder ausgeräumt. Häufig werden diese besonders schnell auf das Fehlen eines Tieres aufmerksam, wenn sich ein fremder Star an dessen Kasten einfindet, denn das beschleunigt im allgemeinen die Rückkehr des Besitzers.

Wie schließlich auch der Zufall eingreifen kann, macht Abb. 10 deutlich. Don, Nr. 102 wurde am 1. 9. 1975 im Kasten 10 beim Inspizieren gefangen und befand sich wohl im zweiten Lebensjahr. Die Zahl seiner Weibchen, mit denen er in den nächsten Jahren seine Bruten durchführte und die dabei benutzten Kästen sind aus der Abbildung ersichtlich. In seiner Nachbarschaft wuchs ein am 20. 4. 1976 im Kasten 4 geborenes Männchen „Mars“ Nr. 304 heran und breitete sich auch auf Kosten von Don immer mehr aus. Mars blieb das ganze Jahr über bei seinen Kästen, während Don regelmäßig Ende November abwanderte und meist erst Ende Februar wieder in die Kolonie zurückkehrte. Dort aber fand er besetzte Kästen vor, von denen er sich zunächst mindestens einen erobern mußte. So hatte er Mars gegenüber Nachteile und als Mars 1978 bereits im dritten Lebensjahre 3 Weibchen hatte, ging die Zahl der Weibchen von Don auf 2 zurück. 1979 fiel die Zahl seiner Bruten noch weiter. Am 10. Februar 1980 fand Don bei seiner Rückkehr Mars im Besitz von 5 Kästen vor. In den nächsten 4 Tagen sah man ihn mal bei Kasten 8, mal bei 7, meist aber auf den Apfelbäumen II und III. Zwei Tage vor Beginn einer Reise am 17. 2. 80 sah ich ihn überhaupt nicht mehr. Bei meiner Rückkehr am 11. 3. war ich dann sehr erstaunt, Don im Besitze aller Marskästen 3-7 zu finden, während von Mars nie wieder etwas gesehen wurde. Auch das Winterweibchen von Mars, Una Nr. 318, geb. 1977, hatte Don übernommen. Mit ihm und 5 weiteren Weibchen führte er dann in der folgenden Sommersaison 7 Bruten durch. (Abb. 10)

Die hier deutlich werdende Konkurrenz der Männchen um Nisthöhlen ist meist nicht klar erkennbar. Im Gegenteil! Man sitzt zusammen, ja man solidarisiert sich mit den anderen Koloniemännchen oft durch bloßes Danebensetzen, wenn es gilt einen fremden Eindringling abzuwehren, der dann durch die Abwesenheit so vieler verunsichert, allmählich immer unruhiger wird und abfliegt. Trotzdem ist jedes Männchen ständig darauf bedacht, einen günstigen Augenblick zu erspähen, um dann selbst der erste oder der lachende Dritte zu sein. Das Resultat dieses Verhaltens ist aber, daß es Männchen im Alter von 1 ja auch 2 Jahren sehr selten gelingt, einen Kasten zu erwischen und darin eine Brut durchzuführen. Meist muß man bald wieder räumen, manchmal sogar noch im dritten Jahre, vorausgesetzt, daß man nicht ganz aufgibt, sondern in der Nähe der Kolonie bleibt, bis man irgendwann einmal Glück hat.

Es ist eine selbstverständliche Folge der Polygynie, daß die Versorgung der Jungen problematischer wird. Bei sehr günstigen klimatischen Verhältnissen oder

besonderen Anpassungen in Bezug auf die Nestwärme (wie bei der Beutelmeise) und günstigem Nahrungsangebot mag ein Weibchen auch ohne Hilfe eines Männchens in der Lage sein, eine größere Zahl von Jungen aufzuziehen.

	304 MARS R	203 DON M
1975		□ 1.9.-- ⊡ 10
1976	↑ 20.4.-- ⊡ 4	BR: 2+2 ♀♀ 3 ⊡-C.D.+C.D.
1977	□ 13.9.-- ⊡ A	BR: 4+2 ♀♀ 5 ⊡-6.7.a.D + 5 D.
1978	BR: 3+1 ♀♀ 3 ⊡-3.4.D. + 3.	BR: 2+1 ♀♀ 2 ⊡-5.7.a. + 5.
1979	BR: 1+3 ♀♀ 3 ⊡-4. + 4.7.6.	BR: 1+1 ♀♀ 2 ⊡-D. + B.
1980	⊡-3.4.5.6.7 -- ENDE FEBR. →	BR: 4+3 ♀♀ 6 ⊡-3.4.6.7. + 3.5.7.

⊡ GEBURTS-KASTEN-Nr. ↑-geboren
 ⊡ BESETZTER-- " " " » □-beringt(indiv.)
 ⊡ BRUT - - - - " " " " »
 BR:-ZAHL der BRUTEN R -- Jahresvogel
 ♀♀..... WEIBCHEN M -- Wanderer

Abb. 10: Schematische Übersicht über die Lebensdaten zweier Männchen, Mars und Don, die ihre gegenseitige Beeinflussung aufzeigt.

Die klimatischen Verhältnisse und das Nahrungsangebot im Jahreslauf des Beobachtungsgebietes ermöglicht es, daß der Star mindestens in der Umgebung der menschlichen Siedlungen zu einem hohen Prozentsatz zum Jahresvogel wurde. Sie sind aber nicht so gut, daß eine Brut mit 5 Jungen bei Ausfall eines Partners davon unberührt bleibt. Dies verdeutlicht schon Abb. 11, die zeigt, daß Gelege mit 4 und 5 Eiern etwa gleich häufig auftreten, das Maximum der ausfliegenden Jungen aber deutlich bei 4 liegt. (Abb. 11)

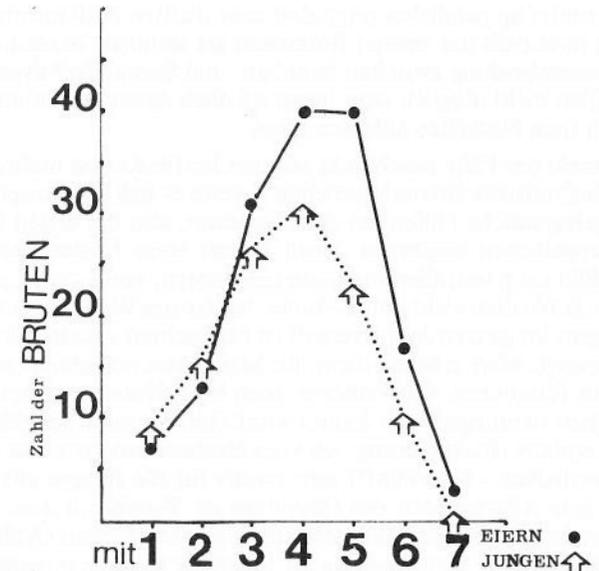


Abb. 11: Gelegegröße und Anzahl der ausgeflogenen Jungen.

Beim Beringen der Jungen etwa im Alter von 10 Tagen werden sie gewogen und das Mittelgewicht des Gesperres und die Standardabweichung festgelegt. Vergleicht man letztere bei Brutten mit 2-4 (n = 30) Jungen einerseits resp. 5 und 6 (n = 34) Jungen andererseits, die beide von 2 Partnern (also meist monogame und Hauptbruten gefüttert wurden, mit solchen die nur vom Weibchen (in 2 Fällen fütterte auch ein Männchen die Jungen nach Verlust des Weibchens weiter) gefüttert wurden, so ergibt sich ein gesicherter Unterschied mit $P > 0,01$ resp. $P > 0,05$. Wenn nur ein Elter füttert, steigt die Gewichtsstreuung der Jungen. Sie ist größer bei Brutten mit 5 und 6 als bei solchen mit 2-4 Jungen. Bei Brutten mit einem Nesthäkchen (LÖHRL, 1968) wurde sein Gewicht nicht mitberücksichtigt und zwar aus zwei Gründen: 1. Es hätte die Standardabweichung einseitig zu stark beeinflusst, zumal die Ursache des Zurückbleibens dieses Tieres nicht immer auf Nahrungsmangel beruhen mußte und 2. weil Nesthäkchen sowohl in Brutten, die vom Paar als auch solchen, die nur vom Weibchen gefüttert wurden etwa gleich häufig auftraten (je 3).

Die Aufstellung der Graphik: „Mono- und polygyne Brutten“ mit den Anzahlen der Brutten, der Eier und ausgeflogenen Jungen in der ersten und zweiten Brutzeit erfolgte nach folgenden Gesichtspunkten: Beginn der Brut, Schlüpfen der Jungen, Datum des Ausfliegens und vor allem auf Grund des beobachteten Fütterungsverhaltens und der Beteiligung der Geschlechter. In einigen Fällen wurde die Fütterungsquote durch über den Tag verteilte Stichproben genauer festgelegt, wobei sich auch zeigte, daß sich die Männchen öfters erst in den Nachmittagsstunden auf ihre Vaterpflichten besinnen. Auf diese Weise war das Einordnen der Brutten in die einzelnen Gruppen leicht möglich.

Wegen der eindeutig parallelen oder aber sehr dichten Aufeinanderfolge können die Bruten innerhalb der beiden Brutzeiten als simultan bezeichnet werden. Eine scharfe Unterscheidung zwischen Simultan- und Successiv-Polygamie wird in den meisten Fällen nicht möglich sein, hängt sie doch davon ab, ob und wann das Männchen noch freie Nistplätze anbieten kann.

In der Mehrzahl der Fälle beschränkt sich ein im Besitz von mehreren Kästen und Weibchen befindliches älteres Männchen – wenn es sich überhaupt am Füttern beteiligt – auf gelegentliche Hilfen bei der Hauptbrut, also der ersten im Frühjahr mit dem Winterweibchen begonnen. Noch immer leere Kästen halten ihn am Balzen. Dieses Bild kann sich allerdings plötzlich ändern, wenn – wie bei uns in den ersten Maitagen, ja Wochen nicht selten – kaltes, lichtarmes Wetter einsetzt. Dadurch wird – wie übrigens im ganzen Jahresverlauf zu beobachten – Kasten-Interesse und Gesang herabgesetzt. Man erkennt dann die Männchen manchmal nicht wieder, wenn sie zu eifrig fütternden, das Weibchen auch beim Hudern ablösenden Vätern werden. In solchen nahrungsarmen Zeiten wirkt sich dieses offensichtlich hormonell bedingte Regulativ (Inaktivierung von Geschlechtshormonen und Aktivierung von Brutpflegeverhalten – Prolaktin!?) sehr positiv für die Jungen aus und erklärt wohl auch das gute Abschneiden der Hauptbrut im Verein mit dem Wirken der älteren Winterweibchen bei der Bilanz der ausfliegenden Jungen (Abb. 12).

Sieht man die Liste der Männchen durch, die in der Kolonie monogame Bruten durchführten, stellt man fest, daß es zu 52% 2 Jahre alte und zu 6% einjährige Männchen sind. Es sind also vorwiegend Tiere, die zum ersten Male zur Brut kommen. Sofern sie in der Kolonie bleiben, versuchen sie weitere Kästen zu besetzen und werden polygyn. Die 17% dreijähriger sind Erstbrüter (mindestens in der Kolonie) oder Tiere vom vorigen Jahre, die sich nicht ausbreiten konnten, zum Teil auch deswegen, weil ihre Kästen weiter von der Kolonie entfernt liegen, wie z. B. der Kasten E vor meinem Haus, das gewissermaßen eine Trennmauer zur Hauptkolonie darstellt. Die hier wohnenden Stare lebten in allen Jahren deutlich getrennt von der Hauptgruppe, kamen aber immer mal auf Besuch. Ähnliches gilt vom Kasten B, der lange Jahre auf einem Birnbaum in Nachbars Garten hing, und vor allem für 2 etwa 75 m entfernte Nistplätze, die nicht zur Kolonie gerechnet werden. Dort hatten sich regelmäßig auch vollberingte und aus der Kolonie herausgedrängte Männchen niedergelassen, denen es von dort her immer mal gelang zurückzukehren und eine Einzelbrut in der Hauptkolonie durchzuführen. 4-7 Jahre alte monogame Stare (24%) sind dann meist Tiere, die ihre polygyne Phase schon hinter sich haben. Der Bruterfolg aller monogamen Stare, bei denen beide Partner füttern, liegt nur an zweiter Stelle. Das mag daran liegen, daß die knapp 60% der ein- und zweijährigen Männchen unter ihnen sehr häufig mit den knapp einjährigen, also unerfahrenen Weibchen brüten, die sich in großer Zahl zur Brut drängen.

70 Bruten monogamer Paare erbrachten in den Beobachtungsjahren aus 287 Eiern 220 ausfliegende Junge, das bedeutet eine Erfolgsquote von 76,7%. 90 Bruten von Paaren mit polygynen Männchen ergaben zufällig genau die gleiche Anzahl 220, aber diesmal aus 325 Eiern (67,7%). Das Resultat bezgl. der Nachkommenschaft beider Gruppen ist also bei unterschiedlichem Aufwand gleich. Unterscheidet man jedoch bei den polygynen Bruten zwischen Haupt- und Nebenbruten (Abb. 12), so erweisen sich erstere als die effektivsten von allen Gruppen: 37 Bruten mit 172 Eiern erzielten 146 ausgeflogene Junge, d. h. eine Erfolgsquote von 84,9% oder aufgeschlüsselt für die erste Brutzeit 91%, für die zweite 81,8%. (Abb. 13)

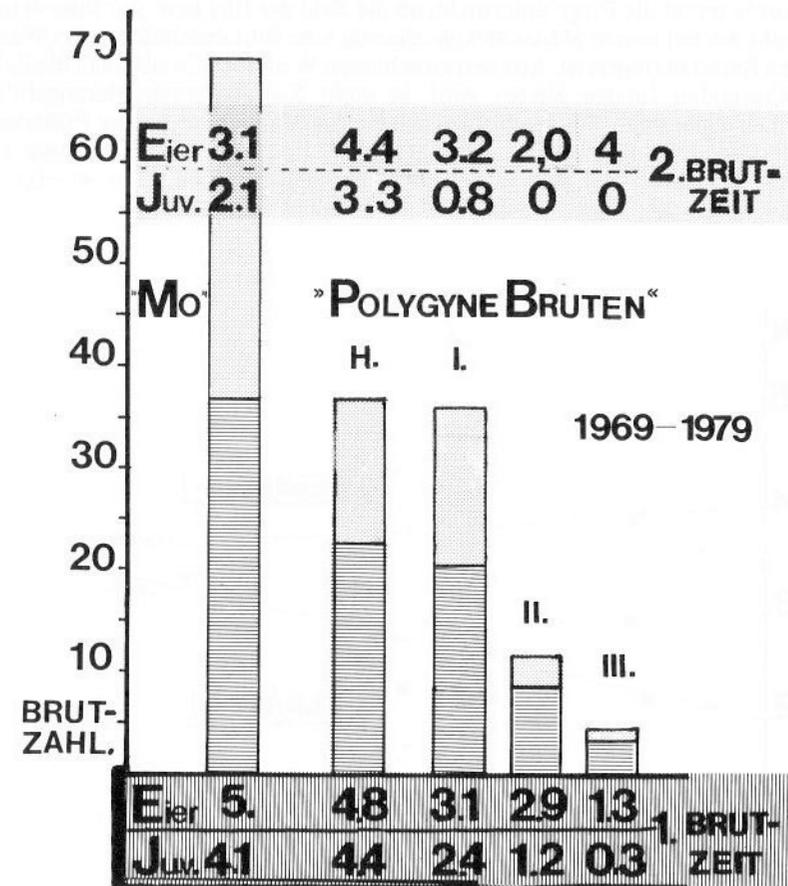


Abb. 12: Anzahl der monogamen und polygynen Bruten, letztere aufgeteilt nach Haupt- (H.) und Nebenbruten I, II und III; 1. Brutzeit schraffiert, 2. Brutzeit punktiert dargestellt. Die untere Zahlenreihe gibt die zugehörigen Daten der mittleren Ei- und Jungenzahl für die erste Brutzeit, die obere Zahlenreihe das gleiche für die zweite Brutzeit.

Statistik: Folgende Daten sind auf dem 0,01%-Niveau gesichert: Mo 1. Brutzeit gegen 2.,

Eizahl - $t = 7,88$, $t > 4,2$, $Fg = 68$

Junge - $t = 4,3$, $t > 4,17$, $Fg = 68$

und 2.) H gegen I + II + III

Eizahl - $4,8 : 2,8$, $t = 4,9$, $t > 4,2$, $Fg = 55$

Junge - $4,4 : 1,8$, $t = 5,9$, $t > 4,2$, $Fg = 55$

Mindestens auf dem 0,5%-Niveau gesichert sind: Alle monogamen Bruten ($n = 70$) gegen alle polygynen Bruten ($n = 90$).

Eizahl - $4,1 : 3,6$ - $t = 1,98$, $t = 1,98$, $Fg = 162$

Junge - $3,1 : 2,4$ - $t = 2,23$, $1,98 < t < 2,35$, $Fg = 158$

Es wurde ferner die Frage untersucht, ob die Zahl der Eier bzw. der Jungen mit der Anzahl der mit einem Männchen gleichzeitig eine Brut durchführenden Weibchen (Sex Ratio) korreliert ist. Aus den errechneten Werten ergibt sich, daß die Zahl der ausfliegenden Jungen kleiner wird, je mehr Simultanbruten durchgeführt werden. Der mehr oder weniger große Ausfall eines Männchens bei der Fütterung wirkt sich also aus ($r = 0,63976$; $t = 2,6321$; $0,05 < P < 0,02$). Eine Beziehung der Eizahl zur Sex Ratio läßt sich jedoch nicht nachweisen (Abb. 13) $r = -0,185$; $t = -0,5953$; $n = 12$.

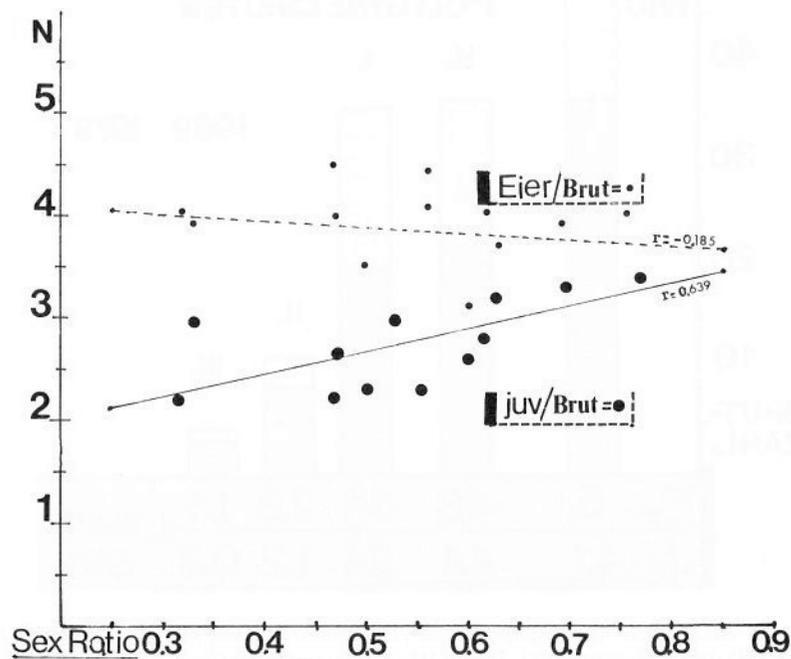


Abb. 13: Bruterfolg – Eier pro Brut und ausgeflogene Junge pro Brut in Relation zur Sex Ratio der Brutsaison in den 12 Beobachtungsjahren.

Schließlich wurde noch die mittlere Zahl der Jungen pro Brut und Jahr sowie die Eizahl pro Jahr für 8 Männchen und 11 Weibchen festgestellt, die mindestens 3 Jahre lang in der Kolonie lebten. Als Grundlage für die Werte dienten 91 Brutten, an denen diese Männchen beteiligt waren und 57 von diesen Weibchen durchgeführte Brutten. Alle Stare, die für diese Erhebung verwendet wurden, gehören in die Gruppe der Stare, die sich im Spätherbst paaren, den Winter über zusammenhalten und im April die erste Brut zusammen durchführen, die in der Regel in die Gruppe der Hauptbruten unter den polygyn durchgeführten Brutten eines Männchens einzuordnen ist (Abb. 14).

N	G	J/B	J/A	E/A	N
8	♂♂	2.9	8.2	11.1	91
11	♀♀	3.3	4.8	5.9	57

Abb. 14: Zahl der Nachkommen von 8 Männchen und 11 Weibchen, die mindestens 3 Jahre in der Kolonie brüteten.

J/B = Junge pro Brut, J/A = Junge pro Jahr, E/A = Eier pro Jahr. N rechte Seite = Anzahl der Brutten.

Diskussion

Polygynie hat schon sehr lange an Evolutionsfragen interessierte Zoologen beschäftigt. Überall dort, wo das natürliche Geschlechtsverhältnis 50 : 50 auch bis zum Ausfliegen der Jungen und auch bis zu ihrer Geschlechtsreife mehr oder weniger erhalten bleibt, sollte es als Regel angesehen werden, daß die natürliche Selektion gegen die Ausbildung polygynen Verhaltens arbeitet. Dies einfach deswegen, weil 2 Elterntiere die Jungen besser versorgen können als eins und in klimatisch ungünstigen bis gemäßigten Zonen mindestens zeitweise das Nahrungsangebot sich so verschlechtert, daß das Weibchen allein die gemäß seiner angeborenen Eizahl heranwachsenden Jungen nicht voll ernähren kann. Die Kadaver der als Folge davon absterbenden Jungen, die nicht mehr aus der Nisthöhle entfernt werden können, gefährden dann – wie mehrfach beobachtet – die ganze Brut. (Siehe auch: LACK [1954], CURIO [1959], v. HAARTMANN [1969]).

Wie eingangs berichtet und in der Arbeit belegt, tritt Polygynie aber in der Vogelwelt regelmäßig auf und kann hohe Grade erreichen. Welche Erklärungsmöglichkeiten bieten sich da an? Die einfachste wäre die Feststellung, daß bei der in Frage stehenden Art ein nicht ausbalanciertes Geschlechtsverhältnis besteht. Beim Star könnte dies nach KESSEL (1957) durch ungleiche Mortalität der Geschlechter bis zum Ausfliegen der Fall sein. Bei sehr jungen Nestlingen scheint ein Übergewicht der Weibchen zu bestehen, das sich aber bis zum Ausfliegen durch größere Sterblichkeit der Weibchen verringert. Stichproben an Schwarmstaren in Amerika zeigen in den meisten Fällen ein Überwiegen der Männchen, obwohl auch dort Polygynie beobachtet wurde. Beim europäischen Star ist das nicht anders (siehe S. 145). Meine eigenen Bemühungen, die Sex Ratio der Starenpopulation des weiteren Umlandes im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Brutstaren der Kolonie festzustellen, sprechen eher für ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis.

Ein zu Gunsten der Weibchen unausgeglichenes Geschlechtsverhältnis wurde in vielen Fällen als Ausgangspunkt von Polygynie vermutet. So vor allem bei Webervögeln der Gattung *Euplectes*, die dann zum Ausgangspunkt der Diskussion (LACK, 1968) wurden. CRAIG et al (1979) dagegen können keine Abweichung von dem normal voraussagbaren 50 : 50 Verhältnis feststellen.

Wenn es kein zahlenmäßiges Überwiegen der Weibchen in der Großpopulation gibt, müssen andere Faktoren das Entstehen der Polygynie ermöglichen. Die bei den Staren meiner Brutkolonie gesammelten und in der vorliegenden Arbeit analysierten Daten lassen für mich nur den Schluß zu, daß die Gründe für das Auftreten der Polygynie im Sozialverhalten zu suchen sind. Das mit zunehmendem Alter immer stärker auf den Besitz von mehreren Nisthöhlen ausgerichtete Territorialverhalten der älteren Männchen macht den ein- bis zweijährigen Männchen ein Brüten in der Kolonie weitgehend unmöglich. Beide Geschlechter können schon am Ende des ersten Lebensjahres – das wurde mehrfach erwiesen – erfolgreich zur Brut schreiten. Ob diese Feststellung für das einjährige Männchen eingeschränkt werden muß, ist nicht auszuschließen. Offenbar genügt bei ihnen mangelnder Anreiz oder Druck von außen, um den Bruttrieb unerschütterlich zu halten. Die einjährigen Weibchen dagegen werden von den älteren Männchen ermutigt, den ihnen angebotenen Nistplatz zu besetzen. Im zeitigen Frühjahr allerdings werden sie durch die älteren Weibchen („Winterweibchen“) auch behindert, die zu diesem Zeitpunkt alle Kästen des angepaarten Männchens als den ihren betrachten und auch sichtlich noch unentschlossen sind, in welchem sie ihre Eier ablegen werden. Ist diese Entscheidung jedoch gefallen, haben die jungen Weibchen keine allzu große Behinderung mehr zu erwarten.

Zu sehr ähnlichen Ergebnissen kommen BALFOUR und CADBURY (1979) nach Untersuchungen an einer Kornweihenpopulation (*Circus cyaneus*) in Orkney (Schottland). Dort ist die Polygynie mit einer relativ hohen Populationsdichte und einer beschränkten Aufnahmefähigkeit des Brutareals für Männchen verknüpft, die durch soziale Faktoren reguliert wird. Monogam waren meist die einjährigen Männchen. In monogamen „Situationen“ mit älteren Männchen fliegen mehr Junge aus als in polygynen Brut. Auch bei *Agelaius phoeniceus*, einem sozialen, ebenfalls polygynen weit in Nordamerika verbreiteten Icteriden verhindern die territorialen Männchen das Brüten anderer (ORIAN, 1961).

Auf eine weitere charakteristische Folge der Polygynie weist Abb. 14 hin. Ältere Männchen haben auf Grund ihrer polygynen Phasen wesentlich mehr Nachkommen als die Weibchen. Hier erweist sich also die Polygynie als Vorteil für die Männchen, die ihre Eigenschaften in weit höherem Maße vererben als die Weibchen. Diese Verhältnisse entsprechen sowohl denen bei der Kornweihe als auch denen bei Trauer- und Halsbandschnäpper (v. HAARTMAN, 1969 und LÖHRL, 1959). Diese Vermehrung der männlichen Gene könnte selbst bei der durch mangelnde Hilfe des Männchens beim Füttern bedingten geringen Jungenzahl der einzelnen Weibchen eine im Gefolge der Aggressivität und der Territorialität der Männchen „gewollte“ Folge der natürlichen Selektion sein und entspräche der Theorie vom „egoistischen Gen“ (DAWKINS, 1978).

Eine weitere Folge der Polygynie ist eine Verminderung der Nachkommenschaft durch mangelnde Fütterung, wie sie z. B. auch beim Drosselrohrsänger beobachtet wurde (DYRCZ, 1977). Aus 160 Brut während der 12 Beobachtungsjahre verließen 440 Junge meine Nistkästen: 2,75 Junge pro Brut. Die Aufteilung dieser Brut in vier Gruppen (entsprechend Abb. 12) ergab für die monogamen Brut (n = 70) 3,14 Junge pro Brut, bei den polygynen Hauptbruten H (n = 37) 3,94 J/B und bei den polygynen Nebenbruten I–III (n = 53) 1,53 J/B. Alle polygyn entstandenen Brut

zusammengefaßt (n = 90) hatten ein Ergebnis von 2,44 J/B. Eine Hochrechnung der real in den 160 Brut herangewachsenen Jungen auf der Basis der Erfolgsquote der monogamen Brut und der polygynen Hauptbruten ergibt, daß das Brutergebnis der Kolonie – durch Wegfall der negativen Folgen der Polygynie (Bruten I–III) – um mindestens 20% hätte höher liegen können.

Diese Seite der Polygynie, ebenfalls bei anderen Arten schon häufig herausgestellt, ist sicherlich nicht geeignet, den Bestand zu vermehren. Sie könnte allerdings als Geburtenkontrolle verstanden werden, die eine Überbevölkerung in der Kolonie mit ihren Folgen verhindert. Ich bin der Ansicht, daß die lange geführte Diskussion zur Frage „Polygynie und Selektion“ gegenstandslos wird, wenn man die Polygynie nicht als Ergebnis einer Selektion sondern vielmehr als Teil von Regulationsprozessen sieht. Diese werden notwendig durch das ausgeprägte Territorialverhalten der älteren Männchen in der Kolonie und in gut besetzten Populationen und dem damit verbundenen Ausschalten der einjährigen Männchen vom Brutgeschäft. Fast die ganze Männchengeneration wird für 1 Jahr von der Fortpflanzung zurückgehalten, während die entsprechende Weibchengeneration nahezu voll beteiligt ist.

Summary

Social behavior of individually marked European Starlings (*Sturnus vulgaris*) in a small colony of artificial nestboxes. Part 3. The meaning of polygyny.

In volume 43/5/6, I described the life of a male starling in a colony of at least 16 artificially constructed units. The extreme polygynous behavior of this individual was so frequently repeated in other birds that I would agree with Wallraff (1953) and Verheyen (1969) that all male starlings are physiologically and psychologically potentially polygynous. Figure 2.

During a period of 12 years, I marked individually 88% of the breeding males and 78% of the females. Fig. 3 gives the number for the first and second broods of the seasons 1969–1980, the number of available boxes and the percentage of occupation. Fig. 4 shows the number of breeding individuals, separated by sexes of the two broods and for the whole season (black dots).

The average number of emigrant males into the colony over the 12 seasons amounts to 45,6% and for the females 69,2% which corresponds approximately to the mortality rate. The detailed numbers are given in Fig. 5. Nine females and 19 males born in the colony subsequently bred there. The exact data of these birds provide valuable information to understand the life cycle of other breeding individual starlings. Both sexes are able to breed in the beginning of their second year (Fig. 6). Most females do so, but most young males are not able to obtain nest boxes because of the strong territorialism of older males who hold two or more boxes. Every year in this breeding colony a large number of one-year old females breed in the second or third box of the older territorial male. Pair bond and breeding of these second and third females with the territorial male starts only when his primary female, usually an older one with which he has been paired during the winter, began egg laying in the first, the main box of the territory. A small part of the year-old females start monogamous breeding with the small number of year-old males who were lucky in finding a free nestbox or with older males who own only one box. The young females disappear with their fledglings; most do not return. The mortality of these birds appear to be very high (Goulson, 1960; see Fig 7 and 8).

The mean annual sex ratio of the population to which the colony belongs seems to be a balanced 50:50 one, but varies with the season. Fig. 9 gives the number of males and females in the average of one half month observed during a morning hour in the colony. The lower curve gives the significant correlation between sex ratio and season.

The food supply of the young in monogamous broods is better than in polygamous ones. This is shown by the mean of the standard deviation of the weights of all nestlings over the 10 year period which differs significantly from nestlings of broods with 2-4 and with 5-6 young respectively fed by both parents and from nestlings fed only by the female. The standard deviations are also larger in broods with 5-6 young compared to those with 2-4 young. Although clutches with 4 and 5 eggs have exactly the same frequency, the number of fledglings has a sharp peak in broods of 4 young (Fig. 11).

Monogamous and polygamous primary and secondary broods have different breeding success. Older pairs (those with a pair bond during winter) have the best result with 3.94 (4.4 in the first, 3.3 in the second brood) fledglings in spite of only part-time feeding by the older male. Breeding result of secondary females is increasingly poor. The inexperienced first and second year females are overburdened without the help of the male (Fig. 12). Monogamous pairs with an average of 3.14 young per brood and season, and an average of 4.1 fledglings in the first brood have high success in spite of being composed of about 60% in-experienced birds, this success is apparently based on the full-time feeding of both parents (Fig. 12).

Number of fledglings decreases in secondary broods of a male because he does not help in feeding these secondary broods; feeding activity of a polygamous male restricted to the primary brood. The correlation between sex ratio and number of fledglings is shown in Fig. 13; no correlation exists between sex ratio and number of eggs.

Another result of polygamous broods is the much higher number of offsprings of males compared to females (Fig. 14). The data are taken from 91 broods of 8 males and 57 broods of 11 females. All these starlings were breeding birds in the colony for at least three years. This is in agreement with the theory of selfish genes by Richard Dawkins. v. Haartman advocates behavior of females against the polygamous behavior of their mates; this is what winter-paired females are doing in my colony. They defend all boxes of their mates against other females until they have laid their first egg in one of the boxes. After this time, the primary female abandons her defense behavior and other females have a chance to be invited by the displaying male and to occupy the other boxes in his territory.

The other characteristic consequence of polygamy is the decrease of offspring in these broods compared to the average of the whole group. This could be explained as a consequence of intergroup selection and population regulation, but I think not: Polygyny and its consequence decrease of breeding success appears to be a secondary consequence of territoriality in the starling, and selection would act on territorial behavior. It appears quite likely that polygyny and its secondary results is not the only regulatory process released by territorial behavior associated with colonial life and/or high population level.

F. W. Merkel

Literatur

- BALFOUR, E. and CADBURY, C. J., 1979: Polygyny, spacing and sex ratio among Hen Harriers *Circus cyaneus* in Orkney, Scotland. - *Ornis Scand.* **10**: 133-141
- COULSON, J. C., 1960: A Study of the Mortality of the Starling based on ringing Recoveries. *J. Anim. Ecol.* **29**
- CRAIG, A. J. F. K. and MANSON, A. J., 1979: Sex Ratio among three *Euplectes* Species in Southern-Africa. - *The Ibis* **121/2**: 224-227
- CURIO, E., 1959: Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. - *Z. f. Tierpsychol. Beiheft* **3**: 1-118
- DAWKINS, R., 1978: *Das egoistische Gen.*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- DYRCZ, A., 1977: Polygamy and breeding success among Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* at Milicz, Poland. - *Ibis* **119**: 73-77.
- FREITAG, F., 1936, 1937, 1939: Aus dem Leben beringter Stare zur Fortpflanzungszeit. - *Vogelring* **8/1**: 8-15, **9/3**: 43-49, **11/1**: 1-9
- v. HAARTMAN, L., 1954: Der Trauerfliegenschnäpper. III. - *Die Nahrungsbiologie. Acta Zool. Fenn.* **83**: 1-96
- 1955: Clutch size in polygamous species. *Acta XI Congr. Intern. Orn.* Basel: 450-453
- 1969: Nest-site and Evolution of Polygamy in European Passerine Birds. - *Ornis Fenn.* **46**: 1-12
- KESSEL, Br., 1950: Observations on the polygamy and territorial Behaviour of a male Starling (*Sturnus vulgaris*). *Bird-Banding* **21**: 112-124
- 1957: A Study of the Breeding Biology of the European Starling (*Sturnus vulgaris* L.) in North Amerika. - *The American Midland Naturalist* **58/2**
- KOENIG, O., 1966: „Wohlstandsverwahrlosung in einer Kuhreiherkolonie“ - *J. f. O.* **107, 3/4**: 393
- LACK, D., 1954: *The natural Regulation of Animal Numbers.* - Oxford, At the Clarendon Press.
- 1968: *Ecological Adaptations for Breeding in Birds.* London 409 pp. Methuen & Co Ltd.
- LÖHRL, H., 1959: Weitere Fälle von Polygynie und Adoption beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). - *Die Vogelwarte* **20/1**: 33-34
- 1968: Das Nesthäkchen als biologisches Problem. - *J. f. O.* **109/4**: 383-395
- MERKEL, F. W., 1932: Zur Brutbiologie der Beutelmeise. *J. f. O.* **80**: 275-282.
- 1978: Sozialverhalten von individuell markierten Staren (*Sturnus vulgaris*) in einer kleinen Nistkastenkolonie (1. Mitteilung) - *Gruppenbild um einen Starenmann.* - *Luscinia* **43**: 163-181
- 1979: 2. Mitteilung. Lebenslauf eines Starenweibchens. - *Natur und Museum* **109/10**: 348-352
- ORIAN, G. H., 1961: The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. - *Ecol. Monogr.* **31**: 285-312
- RÜPPEL, W., 1935: Heimfindeversuche mit Staren 1934. - *J. f. O.* **83**: 462-524.
- SCHMIDT-KOENIG, Kl., 1943: On the role of the Loft, the distance and site of release in pigeon homing (The 'Cross-loft experiment'). - *Biol. Bulletin* **125/1**: 154-164

- SCHÜZ, E., 1943: Brutbiologische Beobachtungen an Staren 1943 in der Vogelwarte Rossitten. – J. f. O. **81**: 388–405
- VERHEYEN, R. F., 1969: Polygamie bij de Spreeuw (*Sturnus vulgaris L.*) – De Wielewaal **XII/1969**: blz 326 tot 336
- WALLRAFF, H. G., 1953: Beobachtungen zur Brutbiologie des Stares (*Sturnus vulgaris L.*) in Nürnberg. – J. f. O. **94**: 1/2

Verfasser: F. W. MERKEL,
Karlsbader Straße 19, 6370 Oberursel 16