Ökologie der Vögel · Ecology of Birds
Band 2 · Heft 1 · August 1980

Ökol. Vögel (Ecol. Birds): 2, 1980: 1–35

Jahreszeitliche Aspekte der Mauser der Rohrammer *Emberiza schoeniclus (L.)*

Seasonal aspects of the moult of the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus (L.)*

Von **Max Kasparek**

Key Words: annual cycle, differences in the moult pattern (geographic differences, annual differences, differences between males and females), duration of moult, Emberiza schoeniclus, feather replacement, methods of evaluating moult data, moult, raggedness of wing, rapidity of moult, Reed Bunting, season of moult, timing of moult.

Zusammenfassung

Grundlage der Arbeit bildet ein Überblick und eine Diskussion verschiedener Methoden zur Erfassung und Auswertung von Mauserdaten. Mit Hilfe von Regressionsberechnungen kann sowohl die Dauer der Mauserperiode als auch die für ein Individuum einer bestimmten Population typische Mauserdauer bestimmt werden. Diese Methode liefert aber ungenaue Ergebnisse, wenn die Beobachtungsaktivität während der Mauserzeit nicht gleichmäßig verteilt ist. Hier können als weitere Parameter zur Bestimmung der relativen Mausergeschwindigkeit die Anzahl der gleichzeitig wachsenden Schwungfedern und die Flügellückigkeit herangezogen werden.

In dieser Arbeit werden die Daten von mehreren Tausend mausernden Rohrammern aus verschiedenen Teilen Europas ausgewertet.

Anschrift des Verfassers:
Max Kasparek, Bettinaweg 7, 8300 Landshut

Der Abschluß der Großgefiedermauser kommt von Mitteleuropa (Bundesrepublik Deutschland, Österreich, Frankreich) über Großbritannien nach Skandinavien (Schweden, Finnland) früher zu liegen. Es wird dies als Folge des sich nach Norden verkürzenden Sommers angesehen. Die Geschwindigkeit der Mauser ist in Großbritannien am höchsten, in Mitteleuropa am niedrigsten; Skandinavien nimmt eine Mittelstellung ein. Die kurze Mauserdauer in Großbritannien ist eine Folge der gegenüber Mitteleuropa verkürzten günstigen Jahreszeit bei einer im Mittel höheren Anzahl von Bruten. Die in bezug auf die Mauserdauer eingenommene Mittelstellung skandinavischer Rohrammern erklärt sich einerseits durch den kurzen Sommer, andererseits durch eine sehr geringe Anzahl von Brutversuchen pro Jahr.

Die Mauser der ♀ findet im Mittel geringfügig später statt als die der ♂. Eine Literaturübersicht zeigt, daß dies zumindest bei Singvögeln offenbar generell zutrifft.

Beginnt in einem Jahr die Mauser spät, so erfolgt sie rascher als sonst. Dadurch wird der Zeitverlust wieder vollständig ausgeglichen. In der Strategie der Rohrammer gegenüber ihrer Umwelt scheint so der Abschluß der Mauser eine bedeutende Rolle zu spielen, da zu dessen Einhaltung z. T. erhebliche physiologische Mehrbelastungen in Kauf genommen werden.

Summary

At first, several methods of recording and analysing of moult data are reviewed and discussed. Both the duration of the moulting period and the time which a single specimen of a given population may, on average, take for the completion of moult can be calculated by a regression analysis. As this method produces reliable results only if observations are equally spaced in time, mire parameters should be used for the estimation of the (relative) rapidity of moult. In this context the mean number of wing feathers growing concurrently and the raggedness of the wing have been applied.

In the present paper the moult data of several thousand reed buntings from various parts of Europe have been used. The moult of the reed buntings ends earlier going north from Central Europe (West Germany, Austria, France) across Great Britain to Scandinavia (Sweden, Finland). This seems to be a result of the shortening of the favourable season from the south to the north. The moult of the reed bunting is most rapid in Great Britain, slowest in Central Europe. Scandinavian birds take an intermediate position. The short duration of the moult in Great Britain is considered to be a consequence of the fact that the reed buntings make more breeding attempts per year than in Central Europe during a shorter period of favourable time. The intermediate position of Scandinavian birds can be explained by the lowest number of breeding attempts and the shortest period of favourable time there.

Males moult slightly earlier than females. A survey of the literature indicates that this is common at least among passerine birds.

If the moult begins late in the year, it is also more rapid than in other years with early moulting. Thus, the loss of time is completely compensated. These findings indicate that the time of the end of the moult is a more important fact in the strategy of the reed bunting against its environment than the rapidity of moult. For meeting this deadline the bird pays with a higher load of physiological strain.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung ... 3
2. Material ... 4
3. Methodik ... 4
4. Übersicht und Diskussion von Methoden zur Erfassung und Auswertung von Mauserdaten ... 6
4.1. Numerische Erfassung der Mauser ... 6
4.2. Auswertung von numerischen Mauserdaten ... 7
5. Ergebnisse ... 16
5.1. Der Mauserablauf in verschiedenen Teilen Europas ... 16
5.1.1. Der Mauserablauf in den einzelnen Gebieten ... 16
5.1.1.1. Finnland ... 16
5.1.1.2. Schweden ... 17
5.1.1.3. Großbritannien ... 17
5.1.1.4. Frankreich ... 17
5.1.1.5. Mitteleuropa ... 19
5.1.2. Vergleich der einzelnen Gebiete ... 20
5.1.3. Diskussion der Unterschiede im Mauserverhalten verschiedener Populationen der Rohrammer ... 23
5.1.4. Populationsunterschiede im Mauserverhalten anderer Singvogelarten ... 25
5.2. Geschlechtsunterschiede im Mauserverhalten ... 28
5.3. Unterschiede zwischen einzelnen Jahren ... 31

1. Einleitung

Als Reaktion auf die unterschiedliche Dauer der günstigen bzw. nutzbaren Tages- und Jahreszeit in verschiedenen geographischen Lagen sind im Hinblick auf die Mauser unterschiedliche Zeitpunkte des Mauserbeginns, unterschiedliche Mausergeschwindigkeiten sowie verschieden starke Synchronisation des Mausergeschehens der einzelnen Individuen einer Population denkbar. Ob derartige Faktoren bei der Rohrammer auftreten, soll in der vorliegenden Arbeit geklärt werden. Die jahreszeitliche Einordnung der Mauser der Rohrammer behandelten bisher BELL (1970) für Großbritannien, HAUKIOJA & NIEMELÄ (in Vorber.) für Finnland, SCHNACKENBERG (1978) für Norddeutschland und SONDELL (1977) für Schweden. Auf den Ablauf der Mauser am Einzelvogel wurde schon in einer früheren Arbeit (KASPAREK 1979) eingegangen. Da die Auswertung von Mauserdaten bisher noch immer sehr uneinheitlich gehandhabt wird, soll auch diesem Themenkreis hier ein breiterer Raum geschenkt werden.

2. Material

Diese Auswertung war nur möglich, da mir mehrere Personen uneigennützig ihre Daten zur Verfügung stellten und damit auch auf eine eigene Veröffentlichung verzichteten. Das umfangreichste Material stammt aus Großbritannien. Im Rahmen des Mauserprogramms des British Trust for Ornithology sammelten die Beringer dort in den Jahren 1960 bis 1977 Daten von 1387 adulten Rohrammern in Großgefiedermauser, wobei sich die Herkunft des Materials auf Südengland konzentriert (Abb. 1). Die Mauserkarten wurden ohne Rücksicht darauf, ob sie schon in einer ersten Auswertung von BELL (1970) verwendet wurden, herangezogen. Ebenfalls aus dem Archiv des British Trust for Ornithology stammt eine Serie von 131 Mauserkarten, die von den Teilnehmern der „Lac de Grand Lieu-Expedition" 1976 in Westfrankreich gesammelt wurden.

In den Jahren 1977 bis 1979 untersuchte ich in Illmitz/Neusiedlersee 126 Vögel in Großgefiedermauser, weitere 38 Individuen auf der Halbinsel Mettnau im Bodensee; einzelne Daten stammen auch aus anderen Teilen der Bundesrepublik Deutschland. Daneben standen mir die durch einfache Quantifizierung ermittelten Mauserdaten zur Verfügung, die auf den Beringungsstationen der Vogelwarte Radolfzell auf der Halbinsel Mettnau und in Illmitz sowie in der Reit bei Hamburg gesammelt wurden. Auf der Mettnaustation wurden 2622 (1972–78), in Illmitz 5732 (1973–78) und in der Reit 983 (1973–78) Exemplare untersucht.

Von Herrn J. SONDELL erhielt ich eine über seine 1977 erschienene Veröffentlichung zur Mauser schwedischer Rohrammern hinausgehende Zusammenstellung weiterer Feststellungen aus den Jahren 1977–79 und zusätzlich einige Ergänzungen zu den vorhergehenden Jahren.

Weiterhin konnte ich die diesbezüglichen Tabellen eines noch unveröffentlichten Manuskriptes zur Mauser einiger finnischer Singvogelarten benutzen (HAUKIOJA & NIEMELÄ).

Danken möchte ich den zahlreichen britischen Beringern, deren im BTO Archiv zusammengefaßtes Material ich auswerten durfte. Herr H. GINN verschaffte mir die Möglichkeiten dazu. Herrn J. SONDELL von der Kvismare fågelstation danke ich für seine unveröffentlichten Daten, den Herren E. HAUKIOJA und P. NIEMELÄ für die Tabellen aus ihrer in Vorbereitung befindlichen Arbeit. Den Teilnehmern der „Lac de Grand Lieu Expedition" bin ich ebenfalls für die Überlassung ihrer Daten dankbar; ebenso allen, die mir bei meiner Freilandarbeit halfen. Herr P. BERTHOLD gestattete mir, die Mauserdaten der Rohrammer aus dem MRI-Programm zu übernehmen. Herr L. HOFFMANN erlaubte mir, die Beringungskarten der Station „La Tour du Valat" durchzusehen und auf eventuelle Mauserdaten zu überprüfen. In gleicher Weise hatte ich in die Beringungskarten der OAG Münster Einblick.

Die Auswertung führte ich mit Hilfe der EDV-Anlage im Rechenzentrum der Universität Heidelberg durch. In der ersten Phase war mir hierbei Herr H. KLEIN, Erling-Andechs, behilflich; später schrieb ich selbst Programme in PL/I, die weiterhin auch für ähnliche Auswertungen verwendet werden können.

Für die Überlassung einer Übersetzung aus dem Russischen möchte ich Herrn R. J. KING, Washington, danken. Das Verständnis einer weiteren russischen Arbeit verdanke ich Frau E. IMME, Heidelberg. Diskussionsbeiträge anhand des Manuskriptes erhielt ich von den Herren E. HAUKIOJA und E. LEHIKOINEN, beide Turku, J. SONDELL, Ekerö, B. LEISLER, Möggingen, V. DORKA, Tübingen und H. BLÜMEL, Mücka. Einige Hinweise verdanke ich außerdem Herrn W. DORNBERGER, Niederstetten.

3. Methode

Die Erfassung der Großgefiedermauser geschah auf Mauserkarten nach dem inzwischen fest eingeführten System, nach dem eine alte Feder den Wert 0 bekommt, eine neue den Wert 5 und eine wachsende Feder einen ihrer Länge entsprechenden Wert zwischen 1 und 4 (siehe z. B. CORNWALLIS

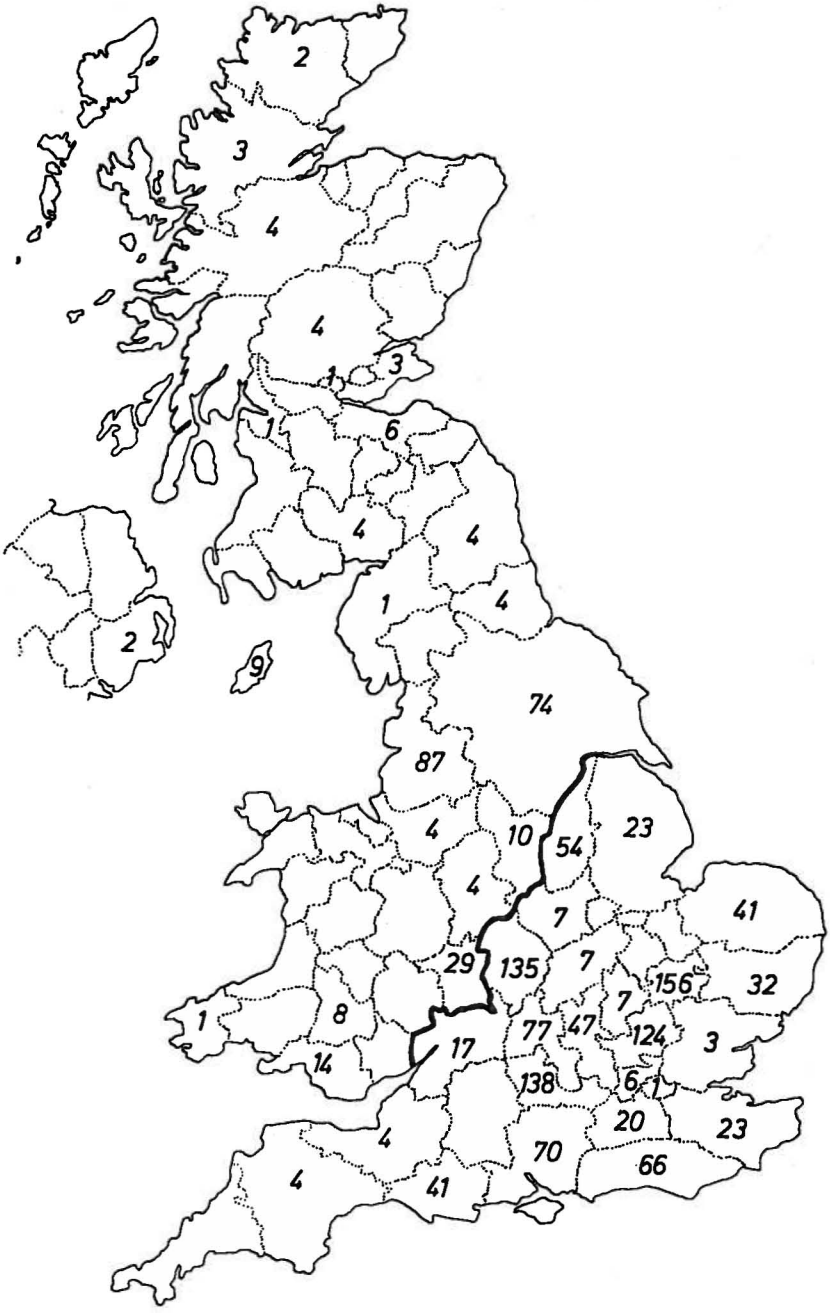

Abb. 1: Verteilung der aus den einzelnen Grafschaften Großbritanniens vorliegenden Mauserkarten. Die dicke Linie zeigt die Grenze, aufgrund welcher in einen mehr nördlich und einen mehr südlich gelegenen Teil unterschieden wurde.

Fig. 1: Map showing the origin of the moult cards from Great Britain. The thick solid line shows the border used for the distinction between a more northern and a more southern part.

& SMITH 1963, NEWTON 1966, Dachverband Deutscher Avifaunisten 1978). Die Summe dieser Zahlen bildet den Mauserwert. Für die vollständig erneuerten Handschwingen der Rohrammer ergibt sich ein Mauserwert von 45, da die nurmehr in Form eines steifen, spitzen Federchens vorhandene äußerste Schwungfeder nicht in die Berechnung einbezogen wurde. Der Begriff „Mauserwert" wird im folgenden mit dem Begriff „Handschwingen-Mauserwert" synonym gebraucht. Der Fehlanteil im Flügel („raggedness of wing" = Flügellückigkeit) wurde nach der von HAUKIOJA & KALINAIEN (1972) vorgeschlagenen Methode (HAUKIOJA 1971a, 1971b) errechnet: Eine vollständig vorhandene (alte oder neue) Schwungfeder wird mit 0 bewertet, eine Feder im Wachstumsstadium 4 mit 1, eine im Stadium 3 mit 2, eine im Stadium 2 mit 3 und eine im Stadium 1 mit 4. Ein anderer, von DORKA (1971) vorgeschlagener Weg zur Ermittlung der (mittleren) Flügellückigkeit konnte nicht verwendet werden, da er die Kenntnis der Wachstumsgschwindigkeit der Schwungfedern voraussetzt.

Die Kleingefiedermauser wird auf den Stationen Mettnau, Reit und Illmitz folgendermaßen quantifiziert: Mausern bis zu $^1/_3$ der 27 Partien des Körpers, so wird die Mauser mit 1 bewertet; mausern $^1/_3$ bis zu $^2/_3$ der Partien, so mit 2 und bei mehr als $^2/_3$ der Partien mit 3. Flurbeschreibung und Flureinteilung finden sich bei BERTHOLD, GWINNER & KLEIN (1970).

4. Übersicht und Diskussion von Methoden zur Erfassung und Auswertung von Mauserdaten

4.1. Numerische Erfassung der Mauser

Die ersten Versuche, den Mauserablauf in einem numerischen System darzustellen, stammen von SELANDER (1958). Er unterschied sieben typische Mauserstadien und konnte so den Mauserablauf innerhalb einer Population verfolgen. Ähnlich wird die Mauser auf den Stationen der „Operation Baltic" erfaßt. Allerdings werden dort 11 verschiedene Stadien unterschieden (DOLNIK & BLYUMENTAL 1967, GAVRILOV & DOLNIK 1974, NOSKOV & GAGINSKAYA 1972). PITELKA (1958) und später auch VERBEEK (1973) legten ihren Untersuchungen eine 5teilige Skala zugrunde, wobei sie als Bewertungsgrundlage jedoch lediglich 7 bestimmte Schwung- und Schwanzfedern auswählten. Eine modifizierte Form dieser Methode verwendete HOLMES (1966). Den Zustand der Handschwingenmauser als Indikator für den Gesamtmauserzustand benutzten wohl erstmals MEWALDT (1958) bzw. MILLER (1961), wobei die Anzahl der alten bzw. neuen Handschwingen dazu diente, die mausernden Exemplare in eine der zuvor festgelegten Kategorien einzuordnen. Dasselbe System wurde später auch von WOLF (1969) und DAVIES (1971) und in einer modifizierten Form von NILES (1972) und LIGNON & WHITE (1974) verwendet. IMBODEN (1973), KALCHREUTER (1969, 1979), LORD MEDWAY (1973), NIETHAMMER (1970) und PAYNE (1980) verwendeten als numerische Skala die Nummer der äußersten gerade wachsenden Handschwinge.

WILLIAMSON (1960, 1962) führte für die Mauserkarte des British Trust for Ornithology (vgl. z. B. auch CORNWALLIS & SMITH 1963) die numerische Bewertung jeder einzelnen Schwung- und Schwanzfeder ein, nachdem sich ein vorhergehender, ähnlicher Versuch (WILLIAMSON 1957) weniger bewährt hatte. Neben

WILLIAMSON benutzte die vorgeschlagene Methode, die sich in den folgenden Jahren durchsetzte und auch die Grundlage dieser Arbeit bildet, anfangs auch ASHMOLE (1962, 1963) und DORWARD (1963). Die Brauchbarkeit dieses Systems wurde vor allem von EVANS (1966) und NEWTON (1966, 1967) diskutiert. Dabei standen in erster Linie die in die Berechnung der Mauserwerte eingehenden Faktoren im Vordergrund: Die Länge und die Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Federn sowie die Ausfallintervalle zwischen ihnen. Da sich die Handschwingenmauser in der Regel über die ganze Mauserzeit hin erstreckt (lediglich einige innere Armschwingen und ein Teil des Kleingefieders können die Mauser später abschließen, vgl. z. B. KASPAREK 1979) und NEWTON (1967) an gekäfigten Gimpeln, *Pyrrhula pyrrhula*, zeigen konnte, daß die Handschwingen-Mauserwerte mit geringen Einschränkungen linear mit der Zeit zunehmen, wurden sie in der Folgezeit zur Beschreibung des Gesamtmauserzustandes herangezogen. Lediglich WILLIAMSON (1962) und SONDELL (1977) wollen in den kombinierten Arm/Handschwingen-Mauserwerten eine bessere Annäherung an einen linearen Verlauf gefunden haben, als in den einfachen Handschwingen-Mauserwerten. Die dadurch bedingte Inhomogenität sowie die bei verschiedenen Arten unterschiedlich stark beschleunigte Armschwingenmauser lassen eine generelle Verwendung dieser Methode ungünstig erscheinen. SEEL (1976) will die Beschreibung des Mauserablaufes mit Hilfe von Mauserwerten gänzlich in Frage stellen, zum einen, weil sie seiner Meinung nach zu wenig genaue Ergebnisse liefert (zu grobe Erfassung), zum anderen, weil sie die unterschiedliche Intensität der Biosynthese von Federmaterial zu wenig berücksichtigt. Die von ihm verwendete Methode, die es unmöglich machen würde, in relativ kurzer Zeit ein größeres Datenmaterial von zahlreichen Arten zusammenzusammeln, liefert jedoch Ergebnisse, die mit den auf herkömmliche Weise erzielten Daten relativ gut übereinstimmen (HOLYOAK 1974). Eine leichte Abwandlung hat die Bewertung der Einzelfedern z. B. durch SONDELL (1977) und die OAG Münster erfahren, die anstatt der 5teiligen Skala eine 10teilige verwenden (d. h. Schätzung der wachsenden Feder auf $^1/_{10}$ der Endlänge genau), wobei sich die präzisere Erfassung insbesondere bei der Ermittlung der Mausergeschwindigkeit anhand von Wiederfängen positiv auswirken dürfte.

4.2. Auswertung von numerischen Mauserdaten

Die Interpretation der Gegenüberstellung Mauserwert/Jahreszeit ist bislang sehr unterschiedlich gehandhabt worden. In zahlreichen Fällen wurde mit den Punkten dieses Koordinatensystems eine Regressionsanalyse durchgeführt oder aber zumindest eine Gerade mit dem Auge abgeschätzt. Welche der beiden möglichen Regressionen vorzuziehen ist, ob also entweder die Mauserwerte oder die Zeit als Zielgröße verwendet werden sollen, hat oftmals Schwierigkeiten bereitet. EVANS (1966), EVANS, ELTON & SINCLAIR (1967), GASTON (1976), GREEN und SUMMERS (1975), HALE (1977), HAUKIOJA & KALINAIEN (1972), MIDDLETON

(1977), MURTON, WESTWOOD & ISAACSON (1974), PEARSON (1973), SAMSON (1976), THOMAS (1979), VIKBERG (1974) u. a. berechneten die lineare Regression der Mauserwerte auf die Zeit und glaubten, damit ein Maß für die mittlere Mauserdauer gefunden zu haben. Etwas unklar ist die Situation bei BELL (1970), BIBBY (1970), MORRISON (1976), NEWTON (1968), NISBET (1967), PEARSON (1973) und SNOW (1969), die dasselbe Ergebnis aus einer mit dem Auge abgeschätzten Geraden folgerten, jedoch nicht mit angaben, welche der beiden Regressionsgeraden sie meinten. APPLETON und MINTON (1978), BRANSON, PONTING & MINTON (1979), MORRISON (1976) und SEEL (1976) gingen in ähnlicher Weise vor, doch schätzten sie nicht-lineare Funktionen ab. KALCHREUTER (1979) errechnete zur Beschreibung des Mauservorgangs innerhalb der Population polynomiale Regressionen mit den Mauserwerten als abhängigen Variablen. BRANSON & MINTON (1976), FLEGG & COX (1969), FLEGG (1973) und SNOW (1969) hingegen berechneten aus jeweils einer Gruppe von Mauserwerten das mittlere Datum und schlossen aus der Verbindungslinie auf den für das Individuum typischen Mauserverlauf. Entsprechend gingen BIBBY (1977) und HEREWARD (1979) vor, doch führten sie mit den mittleren Zeitpunkten eine Regressionsanalyse durch. Neben der zuletzt genannten Methode findet neuerdings auch ein anderer Weg stärkere Verwendung, nämlich die Abschätzung (PEARSON 1975, GINN 1975, DEAN 1977a, 1977b, 1977c) bzw. Berechnung (SONDELL 1977, THORNE 1974, TRÊCA 1979) des typischen Mauserablaufes mit Hilfe der Regression der Zeit auf die Mauserwerte, also das Vertauschen der beiden Variablen. Allerdings hatte schon HAUKIOJA (1971a, 1971b, 1971c) in einem EDV-Programm für die finnischen Mauserdaten die wahlweise Anwendung beider Regressionen vorgesehen, zusätzlich noch die Möglichkeit, die Mauserdaten vom Beginn und vom Ende der Mauserperiode unberücksichtigt zu lassen. Auch damit kann eine realistische Abschätzung der individuellen Mauserdauer erzielt werden. LANGSLOW (1977) und THORNE (1976) berechneten beiden Regressionen, doch wiesen offenbar nur GINN (1975) und PIMM (1976) auf deren biologische Bedeutung hin. Wird die Zeit als Zielgröße (= „y") benutzt, so erhält man den Mauserablauf, den ein Individuum hätte, das am mittleren Zeitpunkt zu mausern beginnt und bei dem der Gefiederwechsel mit mittlerer Geschwindigkeit vonstatten geht. Der Gültigkeitsbereich dieser Funktion stellt damit die mittlere Mauserdauer in der betreffenden Population dar, der Schnittpunkt der Funktion mit der Zeit-Achse den mittleren Mauserbeginn. Im anderen Fall, der Regression der Mauserwerte auf die Zeit, spiegelt die Regressionsfunktion das Mauserverhalten der ganzen Population wider. Sie ist damit geeignet, den Beginn und das Ende der Mauserperiode und damit deren Dauer zu bestimmen. Sie stellt ein Maß für die Synchronisation der einzelnen Individuen der jeweiligen Population dar.

In Abb. 2 wird die Regression der Mauserwerte auf die Zeit für ein nichtlineares Modell am Beispiel der britischen Rohrammer-Population dargestellt. Da

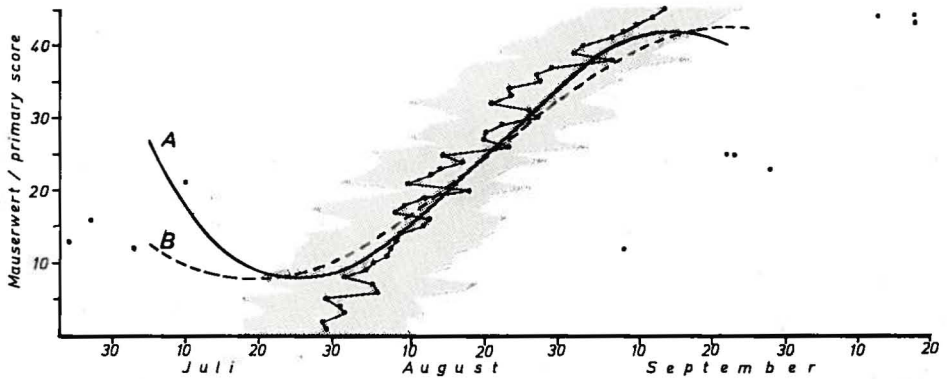

Abb. 2: Mauserverlauf der Rohrammer in Großbritannien. Die durch eine Linie verbundenen Punkte stellen für jeweils einen Mauserwert den mittleren Zeitpunkt dar, die graue Fläche die dazugehörige Standardabweichung. Zusätzlich ist die nicht-lineare Regression der Mauserwerte auf die Zeit eingetragen. Funktion B wurde hierbei mit, Funktion A ohne Extremwerte (= einzelne Punkte) errechnet. Funktionsgleichungen siehe Tab. 2.

Fig. 2: Mean time for each moult score in Great Britain (dots connected by lines) and the standard deviation (shaded area). The solid line (function A) shows the non-linear regression of the moult scores on time, the broken line (function B) the same regression but without extreme values (single dots). For regression equations see tab. 2.

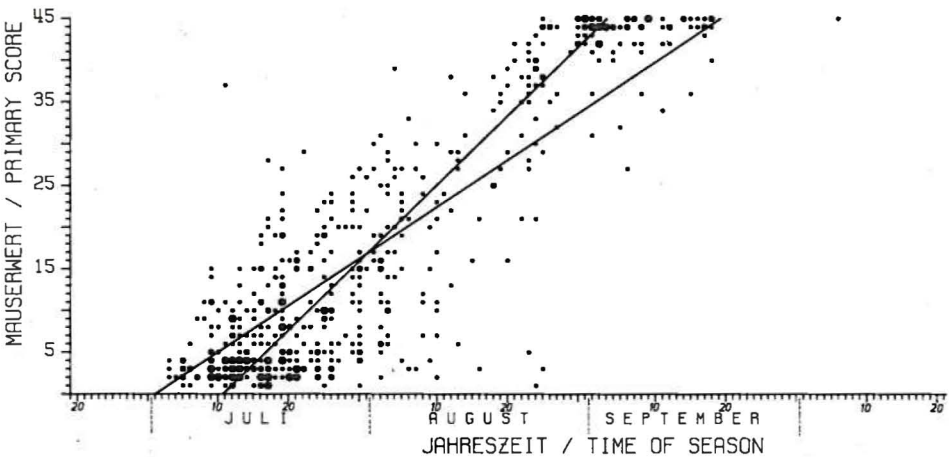

Abb. 3: Mauserverlauf der Rohrammer in Schweden. Die kleinen Punkte stehen für je ein, die mittleren für zwei und die größeren für mehr als zwei Individuen. Es sind die beiden Regressionsgeraden eingezeichnet. Geradengleichungen siehe Tab. 1.

Fig. 3: Moult scores plotted against time for Swedish Reed Buntings. Small dot = one bird, medium dot = two birds, large dot = more than two birds. The lines are the regressions. For equations see tab. 1.

der Mauserbeginn eine Normalverteilung zeigt (Abb. 6), sind die Punkte in dem von der Punkteschar eingenommenen Parallelogramm (vgl. dazu auch Abb. 5)

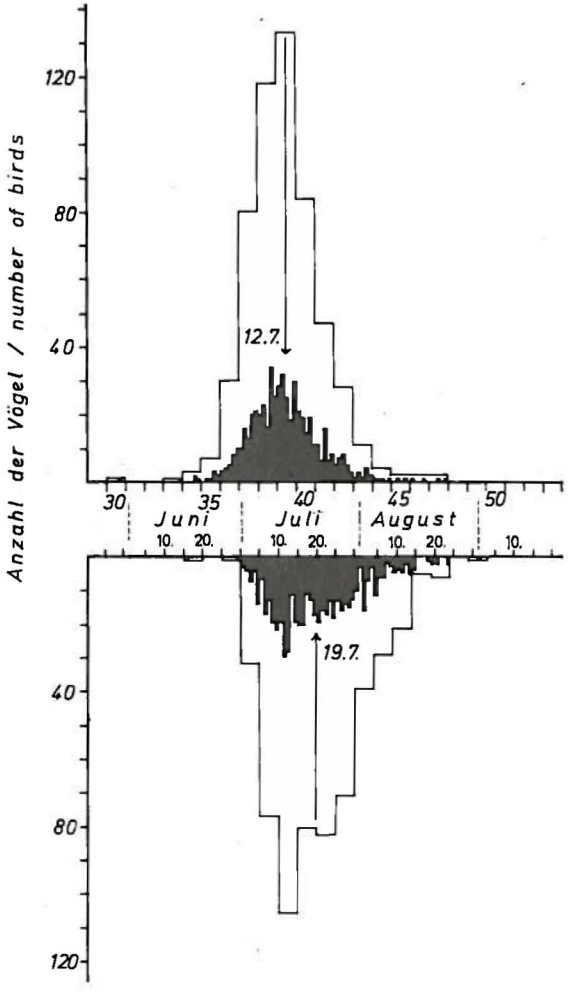

Abb. 4: Häufigkeitsverteilung des theoretischen Mauserbeginns der Rohrammer in Schweden. Er wurde sowohl mit Hilfe der linearen Regression ermittelt (obere Bildhälfte), als auch mit einem nicht-linearen Modell (untere Bildhälfte). Es sind sowohl die Tages- als auch die Pentadensummen eingezeichnet. Die Abszisse des oberen Diagramms zeigt die Jahrespentaden.

Fig. 4: Histogram to show the theoretical start of the moult of the Reed Bunting in Sweden. In the upper figure the start has been calculated by the linear regression, in the lower figure by a non-linear regression. The columns show the number of birds starting per day and per 5-day period respectively. The upper abscissa gives the 5-day periods of the year.

nicht statistisch verteilt, sondern konzentrieren sich entlang der Mittellinie. Dadurch erhält die Regression einen sigmoiden Charakter. Wie hier am Beispiel einer polynomialen Funktion 3. Grades gezeigt, ist ein nicht-lineares Modell jedoch nicht geeignet, den Mauserablauf befriedigend zu beschreiben. Fehlende Schnittpunkte mit der Zeit-Achse (Beginn der Mauserperiode) bzw. mit der durch Mauserwert 45 gelegten Parallelen hierzu (Ende der Mauserperiode) machen es unmöglich, die Mauserperiode zu bestimmen. Auch andere Modelle nicht-linearer Funktionen würden nur (z. B. asymtotische) Annäherung an diese Geraden erreichen, nicht aber die benötigten Schnittpunkte liefern. Wenige Extremwerte können bei nicht-linearen Funktionen dieser Art zudem das Kurvenbild sehr verfälschen (vgl. die Funktionen A und B in Abb. 2, die einmal mit und einmal ohne Extremwerte berechnet wurden). Es erscheint somit trotz mathematischer Bedenken sinnvoller, das lineare Modell zu verwenden, durch dessen Gerade die linke untere und die rechte obere Ecke des durch die Punkteschar eingenommenen Parallelogramms verbunden wird. So kann also der Zeitpunkt des Mauserbeginns der ersten und der Zeitpunkt des Mauserendes der letzten Individuen einer Population bestimmt werden. Die Differenz dieser beiden Zeitpunkte ergibt die Mauserperiode. Ist die Mauserperiode im Verhältnis zur individuellen Mauser lang, so ist das Mausergeschehen zwischen den einzelnen Individuen schlecht synchronisiert.

Die Regression der Zeit auf die Mauserwerte wurde ebenfalls mit Hilfe des linearen und eines nicht-linearen Modells berechnet, zusätzlich wurde für jeden Mauserwert der mittlere Zeitpunkt (Abb. 2) ermittelt. Ein leicht abgeflachter

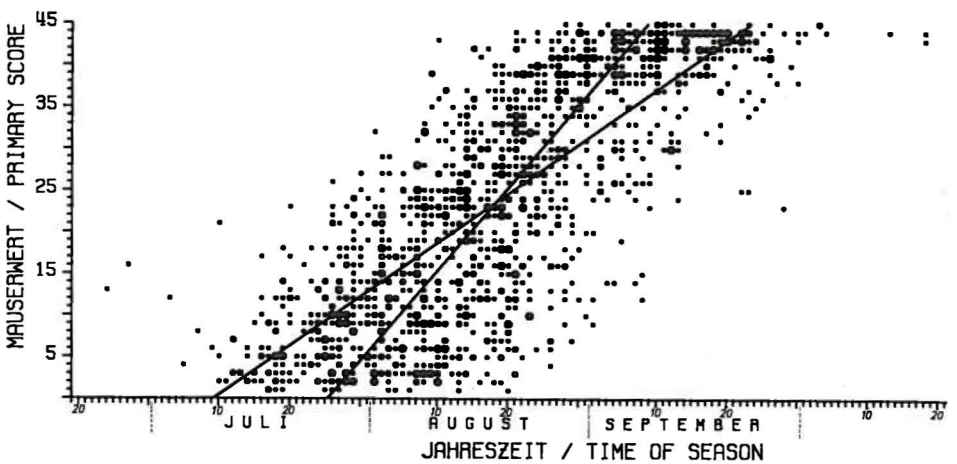

Abb. 5: Mauserverlauf der Rohrammer in Großbritannien. Erklärung bei Abb. 3.

Fig. 5: Moult scores plotted against time for British Reed Buntings. For explanations see fig. 3.

Kurvenverlauf (Abb. 11) im letzten Drittel der Mauser, wie ihn auch SONDELL (1977) mit demselben mathematischen Modell ebenfalls bei der Rohrammer feststellte, ist deutlich erkennbar. Ursache könnte die größere Länge der distalen Schwungfedern sein, die ja in gleicher Weise bewertet werden wie die im Verhältnis dazu kürzeren inneren. So könnte bei gleichen Ausfallintervallen

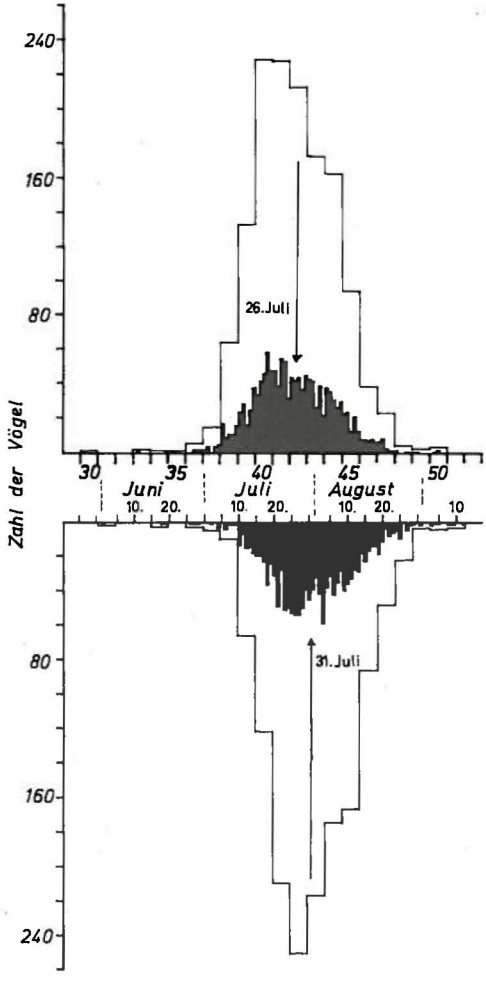

Abb. 6: Häufigkeitsverteilung des theoretischen Mauserbeginns der Rohrammer in Großbritannien. Erklärungen bei Abb. 4.

Fig. 6: Histogram to show the theoretical start of the moult of the Reed Bunting in Great Britain. Explanations see fig. 4.

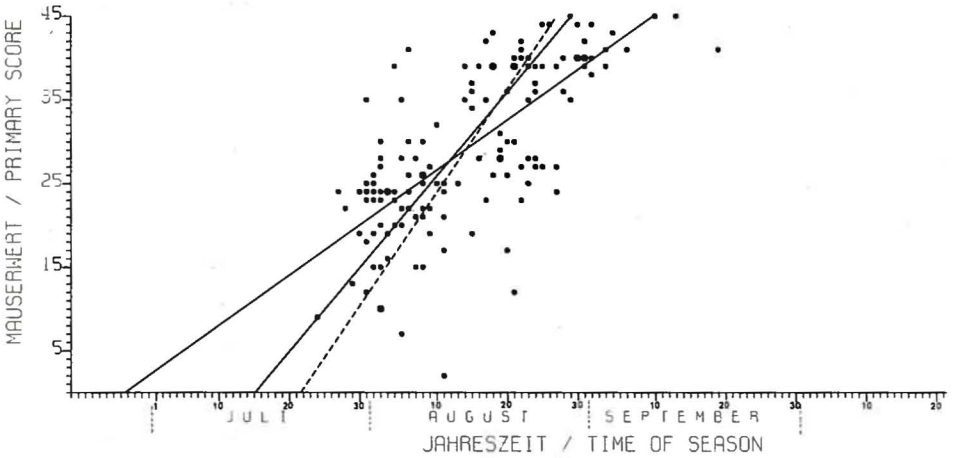

Abb. 7: Mauserverlauf der Rohrammer in Westfrankreich. Die größeren Punkte stehen für mehr als ein Individuum. Die gestrichelte Linie und die steilere der beiden durchgezogenen Linien sind Regressionen der Zeit auf die Mauserwerte, wobei für die durchgezogene Gerade nicht alle Werte berücksichtigt wurden (siehe Text). Sie stellt eine bessere Annäherung an den gesuchten Verlauf dar. Die Gerade mit der geringeren Steigung ist die Regression der Mauserwerte auf die Zeit.

Fig. 7: Moult scores plotted against time for French Reed Buntings. Large dots are for more than one bird. The broken line and the steeper solid line give the regression of time on moult score. For the solid line not all birds have taken into account (see text). This gives a better approximation to the moult process. The line with the lower increase gives the regression of moult score on time.

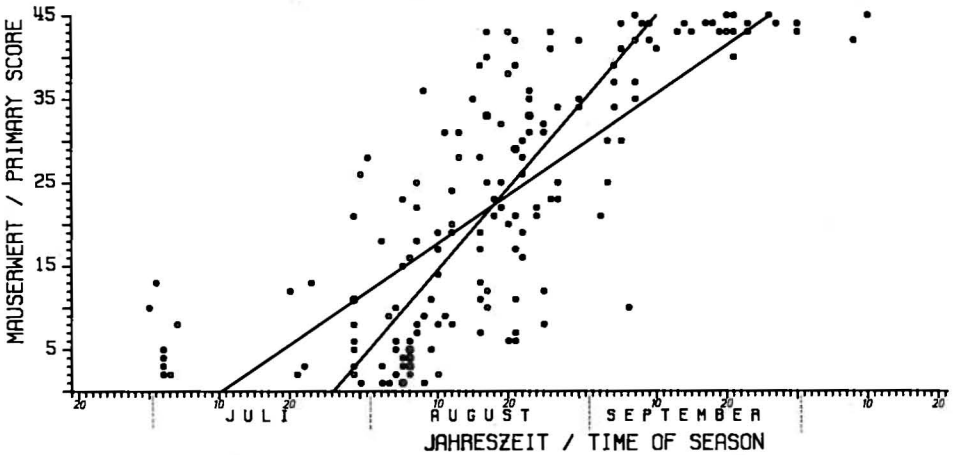

Abb. 8: Mauserverlauf der Rohrammer in Mitteleuropa. Die größeren Punkte stehen für mehr als ein Individuum, die Linien sind die beiden Regressionsgeraden.

Fig. 8: Moult scores plotted against time for Reed Buntings of Central Europe. Large dot = more than one bird. The lines give the regressions.

zwischen den einzelnen Handschwingen und bei gleicher Wachstumsintensität der einzelnen Federn eine Verzögerung vorgetäuscht werden, die in Wirklichkeit nur methodisch bedingt ist.

Die Möglichkeit unterschiedlicher Ausfallintervalle zwischen den einzelnen Federn und unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten muß jedoch zusätz-

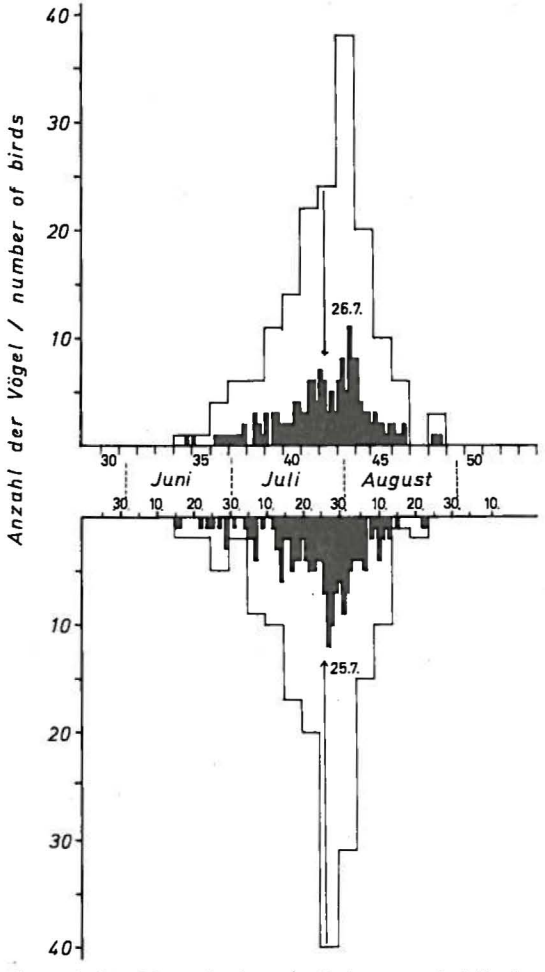

Abb. 9: Verteilung des theoretischen Mauserbeginns der Rohrammer in Mitteleuropa. Erklärungen siehe Abb. 4.

Fig. 9: Histogram to show the theoretical start of Reed Bunting moult in Central Europe. For explanations see fig. 4.

lich noch in betracht gezogen werden. Bei *Pyrrhula pyrrhula, Carduelis chloris* und *Passer domesticus* scheinen die Wachstumsraten aller Handschwingen gleich zu sein (NEWTON 1967, ZEIDLER 1966), ebenso bei *Numenius arquata* (SACH 1968). Bei Corviden jedoch nehmen die längeren distalen Handschwingen schneller an Länge zu (SEEL 1976); gleichzeitig vergrößern sich auch die Ausfallintervalle zwischen den einzelnen Federn (DORKA 1971, GWINNER 1966). Bei *Zontrichia capensis* wachsen die mittleren Handschwingen rascher als die inneren oder die äußeren (KING 1972), bei *Alcedo atthis* wachsen die Handschwingen sogar um 40 % schneller als die Armschwingen (DORKA in GLUTZ et al. in Vorbereitung: Handbuch der Vögel Mitteleuropas).

Die Häufigkeitsverteilung der mit dem linearen und dem nicht-linearen Modell ermittelten Mauserbeginne (Abb. 4, 6, 9) ähneln sich in ihrer Form sehr, doch läßt die lineare Funktion den mittleren Mauserbeginn in Großbritannien 5,4 Tage und

			a	b	n
Mitteleuropa		ind	0.983	−26.747	166
		pop	0.578	− 6.547	
Illmitz		ind	1.072	−30.031	126
		pop	0.532	− 4.130	
Westfrankreich		ind	1.235	−27.930	131
		pop	0.599	1.449	
	MW < 22	ind	1.000	−16.099	101
Großbritannien		ind	0.994	−26.264	1387
		pop	0.592	− 6.091	
Süd-Großbritannien		ind	0.997	−26.316	1096
		pop	0.592	− 5.932	
Nord-Großbritannien		ind	0.977	−25.780	286
		pop	0.594	− 6.692	
Schweden		ind	0.846	−10.591	553
		pop	0.655	− 4.399	
Süd-Finnland	♂	ind	0.800		128
	♀	ind	0.833		91
Nord-Finnland	♂	ind	0.900		44
	♀	ind	1.052		36

Tab. 1: Statistische Angaben zu den für jedes Gebiet berechneten linearen Regressionen. a ist die Steigung der Geraden, b der Achsenabschnitt und n die Anzahl der zugrundeliegenden Wertepaare. „ind" kennzeichnet die Regression mit der Zeit als Einflußgröße („individueller Mauserablauf"), „pop" die mit den Mauserwerten als Einflußgröße („Mauserablauf der Population"). Bei „ind" wurden die Koeffizienten durch Vertauschen von x und y für das Koordinatensystem Mauserwert/Zeit umgerechnet.

Table 1: Equations for the linear regression for each region. a is the regression coefficient, b the segment on the vertical axis and n the number of birds. "ind" gives the regression of time on moult score ("individual value"), "pop" the regression of moult score on time ("population value"). The coefficients of "ind" have been transformed for the diagram moult score/time.

in Schweden 8,0 Tage früher zu liegen kommen (für Unterschied jeweils $p < 0{,}0001$). Für die mitteleuropäischen Vögel konnte kein Unterschied im mittleren Mauserbeginn festgestellt werden ($p > 0{,}05$). Trotz dieser Differenzen scheint die Verwendung des linearen Modells auch weiterhin vertreten werden zu können, sofern man diesen Faktor – in erster Linie beim Vergleich der Mauser mit anderen jahresperiodischen Ereignissen – in der Interpretation der Ergebnisse entsprechend in Rechnung stellt.

Schließlich sei auch noch extra darauf hingewiesen, daß kein funktionaler Zusammenhang zwischen den Mauserwerten und der Zeit ermittelt werden soll (= Korrelation), sondern lediglich die Zunahme der Mauserwerte pro Tag (= Regression). Nur die Regression ist auch wegen der nur eindimensionalen Normalverteilung der Daten zulässig. Es muß deshalb auf die Angabe von Korrelationskoeffizienten verzichtet werden.

Anhand der Flügellückigkeit und der Anzahl der gleichzeitig wachsenden Schwungfedern (Anwendungsmethodik siehe unten) wird versucht, mit Hilfe weiterer Parameter die relative Mauserdauer abzuschätzen. Eine absolut genaue Abschätzung der Mauserdauer mit Hilfe der Regressionsberechnung ist nämlich nur möglich, wenn für jeden Mauserwert die gleiche Anzahl untersuchter Vögel vorliegt und wenn die Zeit für jeden Mauserwert eine Normalverteilung zeigt. Diese Voraussetzung ist jedoch nicht immer ausreichend erfüllt.

Für die Regressionsberechnung wurde der 30. Juni als Tag 1 verwendet. Da dies zugleich der erste Tag einer Jahrespentate (der 37.) ist, vereinfachen sich diesbezügliche Umrechnungen und sind daher ähnlichen Versuchen vorzuziehen.

5. Ergebnisse

5.1. Der Mauserablauf der Rohrammer in verschiedenen Teilen Europas

5.1.1. Der Mauserablauf in den einzelnen Gebieten

5.1.1.1. Finnland

Die mir von HAUKIOJA zur Verfügung gestellten Tabellen einer in Vorbereitung befindlichen Arbeit (HAUKIOJA und NIEMELÄ) schließen die vereinzelt schon früher publizierten Angaben (HAUKIOJA 1971c, HAUKIOJA & KALINAINEN 1972) mit ein.

Die Mauserdauer scheint in Nord-Finnland (66–70° N) etwas geringer zu sein als in Süd-Finnland (59–65° N), doch müssen die Ergebnisse wegen der starken Aufsplitterung des ohnehin nicht sehr großen Materials mit großer Vorsicht betrachtet werden. Für den nördlichen Teil berechneten HAUKIOJA und NIEMELÄ die Mauserdauer der ♂ zu 49,9 und die der ♀ zu 42,8 Tagen, wobei die Daten von

44 bzw. 36 Exemplaren zur Verfügung standen. Die entsprechenden Werte für den Südteil liegen bei 56,3 bzw. 54,0 Tagen (n = 128 bzw. n = 185). Aufgrund von Wiederanfängen (n = 37) läßt sich die Mauserdauer für ganz Finnland zu 56,5 Tagen feststellen, eine geographische Unterteilung ergibt 56,4 Tage (n = 14) für den Norden und 56,7 Tage (n = 23) für den Süden. Zumindest für den Nordteil scheint die somit erhaltene Mauserdauer den wahren Gegebenheiten eher gerecht zu werden.

Der mittlere Mauserbeginn im Süden läßt sich für den 7. 7. (♂) bzw. 9. 7. (♀) berechnen, im Norden für den 15. 7. bzw. 16. 7., doch gelten hier die dargestellten Vorbehalte gleichermaßen.

5.1.1.2. Schweden

In Örebo, Mittelschweden, untersuchte SONDELL (1977 und unveröffentlicht) innerhalb von 7 Jahren insgesamt 554 Altvögel in Großgefiedermauser. Aus der linearen Regression läßt sich eine Mauserdauer von 54,4 Tagen errechnen, 17 Wiederfänge lassen auf 60,5 Tage schließen. Der mittlere Mauserbeginn fällt auf den 12. 7., der Beginn der Mauserperiode auf den 1. 7.; sie dauert 80,2 Tage an.

5.1.1.3. Großbritannien

Die für Großbritannien aus einem reichen Datenmaterial (n = 1387) ermittelte Mauserdauer beträgt 45,28 Tage, der mittlere Mauserbeginn liegt am 25. 7. Eine aufgrund klimatischer Gegebenheiten getroffene Aufsplitterung in einen mehr nördlich und einen mehr südlich gelegenen Teil (Abb. 1) erbrachte keinen Unterschied im Mauserbeginn und einen nur geringen Unterschied in der Mauserdauer; für Südengland berechnete sie sich zu 45,12 Tagen (n = 1096), für den Nordteil Großbritanniens zu 46,05 Tagen (n = 286). 11 Wiederfänge lassen auf eine Dauer der Großgefiedermauser von 47,4 Tagen schließen.

Die Mauserperiode dauert 76,05 Tage, wobei zwischen den nördlicheren und den südlicheren Grafschaften kaum Unterschiede zu bestehen scheinen (75,78 bzw. 76,07 Tage). Dasselbe gilt für den Beginn der Mauserperiode, die für den 10. 7. bzw. den 9. 7. ermittelt wurde.

5.1.1.4. Frankreich

Aus dem Bereich der französischen Atlantikküste liegt eine Serie von 131 Mauserkarten der „Lac-de-Grand-Lieu-Expedition" von 1976 vor. Einerseits wegen der begrenzten Beobachtungszeit, andererseits wegen der jahrweise großen Unterschiede (vgl. Abschnitt 5.3.) lassen sich die gewonnenen Ergebnisse nur in sehr begrenztem Umfang verallgemeinern. Die Regressionsberechnung erbrachte

eine mittlere Dauer der Großgefiedermauser von 36,4 Tagen und einen mittleren Mauserbeginn am 21. 7.; wegen fehlender Werte vom Beginn der Mauserperiode erhält man, bedingt durch die parallelogrammförmige Anordnung der Punkte im Koordinatensystem Mauserwert/Zeit, eine bessere Annäherung, wenn man niedere Mauserwerte außer Acht läßt. So blieben für eine erneute Berechnung alle Mauserwerte, die kleiner als 22 waren, unberücksichtigt. Diese offenbar bessere Schätzung ergab eine Mauserdauer von 45,0 Tagen und einen Mauserbeginn am 15. 7.

In geringerem Maße von dem unvollständigen Beobachtungszeitraum beeinflußt werden die Daten zur Mauserperiode. Ihre Dauer wurde zu 75,2 Tagen bestimmt, ihr Beginn am 27. 6.

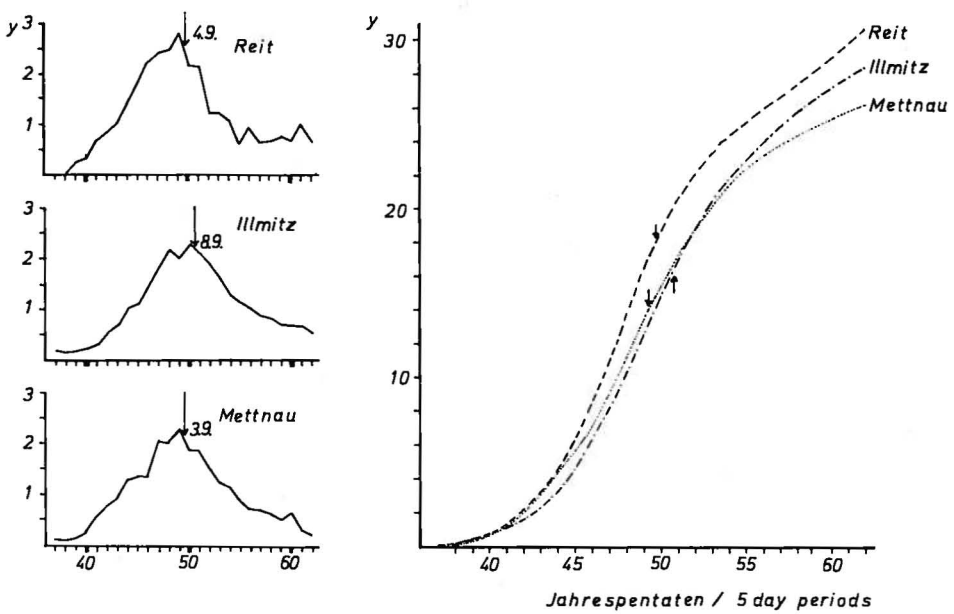

Abb. 10: Durchschnittliche Intensität der Körpermauser der Rohrammer im Jahreslauf in der Reit bei Hamburg, in Illmitz am Neusiedlersee und auf der Mettnau am Bodensee. Die Jahreszeit (30. 6.–6. 11.) ist in Jahrespentaden angegeben. Die rechte Bildhälfte zeigt die kumulierten Summenkurven mit den mittleren Zeitpunkten (Pfeile).

Fig. 10: Mean intensity of the body moult of the Reed Bunting during the year at the "Reit" near Hamburg, on the "Mettnau"-peninsula in the Lake of Konstanz and in Illmitz at the Lake of Neusiedl. The time of season (30. 6.–6. 11.) is given in 5-day periods. The right half of the figure gives the accumulated values. The mean dates are marked by arrows.

5.1.1.5. Mitteleuropa

Von 166 fast ausschließlich aus dem Neusiedlersee- und Bodenseegebiet stammenden Rohrammern wurde die Dauer der Mauser zu 45,8 Tagen errechnet. Im Mittel beginnt sie am 26. 7. Führt man diese Berechnung ausschließlich für die Neusiedlersee-Vögel (n = 126) durch, so ergibt sich fast derselbe Mauserbeginn (27. 7.), jedoch eine Dauer von nur 41,9 Tagen. Die Mauserperiode beginnt am 10. 7. (bzw. am 7. 7. für Neusiedlersee-Vögel) und dauert 77,8 (bzw. 84,6) Tage an. Zu Beginn der Mauserperiode wurde nur eine Stichprobe vom 30. 6.–4. 7. (1977) gemacht, eine regelmäßige Protokollierung konnte ich erst ab 20. 7. durchführen (vgl. Abb. 8). Dadurch wird ganz offensichtlich mit dem benutzten Regressionsmodell die Mauserdauer sowie die Dauer der Mauserperiode unterschätzt und der mittlere Mauserbeginn zu spät angenommen.

Für die Stationen Mettnau, Reit und Illmitz lagen die Daten zur Intensität der Kleingefiedermauser vor, wobei ich allerdings bei der Aufbereitung des Materials wegen der zu manchen Zeiten sehr schwierigen Altersbestimmung auf eine Trennung nach Alt- und Jungvögeln verzichten mußte. Die mittlere Mauserintensität wird in Abb. 10 der Jahreszeit gegenübergestellt. Der mittlere Zeitpunkt liegt in Illmitz 4–5 Tage später als bei den beiden anderen Stationen (8. 9. gegenüber 3. 9. bzw. 4. 9.). Die Intensitätswerte liegen auf der Mettnau signifikant unter denen aus der Reit und aus Illmitz (gegenüber Reit $p \approx 0{,}01$, gegenüber Illmitz $p \approx 0{,}05$ – Vorzeichentest nach DIXON u. MOOD, siehe SACHS 1974: 247), wobei es offen bleiben muß, ob dies durch eine weniger intensive (und damit

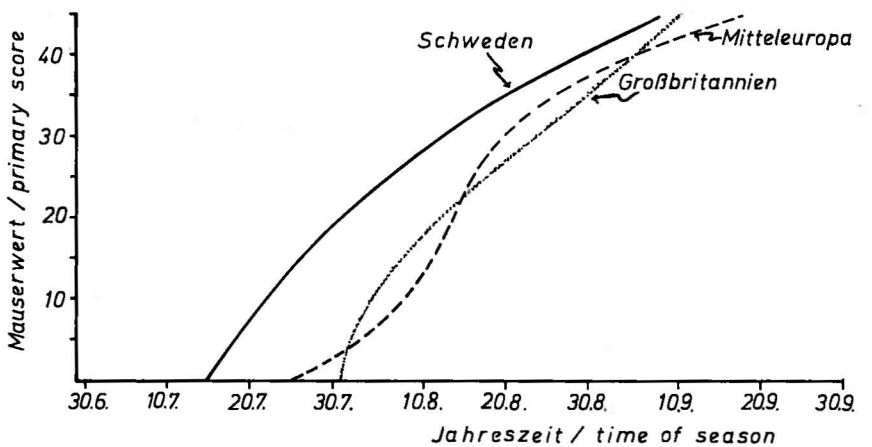

Abb. 11: Regressionsfunktionen der Zeit auf die Mauserwerte für drei verschiedene Gebiete. Funktionsgleichungen siehe Tab. 2.

Fig. 11: Regressions of time on moult scores for three different regions. Equations see tab. 2.

langsamere) Mauser oder durch eine weniger ausgeprägte Synchronisierung der Individuen dieser Population zustande kommt.

5.1.2. Vergleich der einzelnen Gebiete

Die mit Hilfe der Regressionsanalyse (lineare Regression) ermittelte Mauserdauer ist für die britischen, französischen und mitteleuropäischen Vögel annähernd gleich, sie schwankt lediglich zwischen 45 und 46 Tagen. Allerdings wurde schon darauf hingewiesen, daß die so vorgenommene Schätzung für die französischen Vögel nicht sehr genau ist und daß jene für die mitteleuropäischen Vögel offensichtlich zu gering ist. Die Großgefiedermauser scheint dagegen in Skandinavien langsamer vor sich zu gehen: Ihre Dauer wurde für Schweden zu 54 und für Finnland zu etwa 55 Tagen bestimmt. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Verwendung des nicht-linearen Modells: Die Mauserdauer wurde hiermit für Schweden zu 54 und für Mitteleuropa zu 56 Tagen bestimmt, für Großbritannien dagegen nur zu 41 Tagen.

Um diese Ergebnisse besser interpretieren und auch auf ihre Richtigkeit hin überprüfen zu können, wurde versucht, die relative Mauserdauer durch Hinzunahme weiterer Parameter abzuschätzen. Raschere Mauser ist mit einem größeren Fehlanteil im Flügel und einer größeren Anzahl gleichzeitig wachsenden Federn gekoppelt (DORKA 1971). Offenkundig wird dies beim Vergleich verschiedener Arten mit sehr unterschiedlichen Mausergeschwindigkeiten, z. B. der Rauchschwalbe *Hirundo rustica* im Vergleich zum Sprosser *Luscinia luscinia* oder der Schneeammer *Plectrophenax nivalis* (BERGER 1967, GREEN & SUMMERS 1975, E. & V. STRESEMANN 1968b, 1970). Die Anwendungsmöglichkeit dieser Methode auch bei relativ feinen Unterschieden wird bei MORRISON (1976) und in dieser Arbeit an anderer Stelle (Abschnitt 5.3.) nachgewiesen. In Abb. 12 wird somit die Flügellückigkeit in den einzelnen Mauserstadien (jeweils 5 Handschwingen-Mauserwerte zusammengefaßt) für die einzelnen geographischen Regionen dargestellt. Einmal wurden dabei die Schirmfedern in die Berechnung einbezogen, das andere Mal blieben sie unberücksichtigt.

Die Werte der Rohrammern aus West-Frankreich und Mitteleuropa setzen sich dabei deutlich von denen anderer Regionen ab. Dies weist auf eine im Vergleich zu anderen Gebieten sehr langsame Mauser hin. Schon aus dem nicht-linearen Modell wurde ja auf eine relativ langsame Mauser geschlossen, das lineare Modell konnte sie jedoch nicht in der gewünschten Weise bestätigen. Zwischen Nord- und Südgroßbritannien konnten weder in den Flügellückigkeitswerten noch in den mit der linearen Regression ermittelten Mauserdauern signifikante Unterschiede herausgearbeitet werden. Ebenso bietet die Flügellückigkeit keinen Anhaltspunkt dafür, daß zwischen den Rohrammern in Nord- und in Südfinnland ein Unterschied in der Mauserdauer besteht. Die durchschnittlichen Flügel-

lückigkeitswerte in Finnland liegen dagegen geringfügig unter denen aus Großbritannien und weisen somit auf eine langsamere Mauser hin. Die Mauserdauer, die aus dem linearen Modell erhalten wurde, liegt ebenfalls über der für Großbritannien; eine nicht-lineare Berechnung konnte zwar mit den Daten aus Finnland nicht durchgeführt werden, doch weist auch der entsprechende Wert für Schweden auf eine langsamere Mauser skandinavischer Vögel hin.

Zieht man nun neben der Flügellückigkeit auch die mittlere Anzahl gleichzeitig wachsender Schwungfedern (Abb. 13) heran, so lassen sich die bisherigen Befunde bestätigen: Die Mausergeschwindigkeit nimmt in der Reihenfolge Mitteleuropa, Skandinavien, Großbritannien zu.

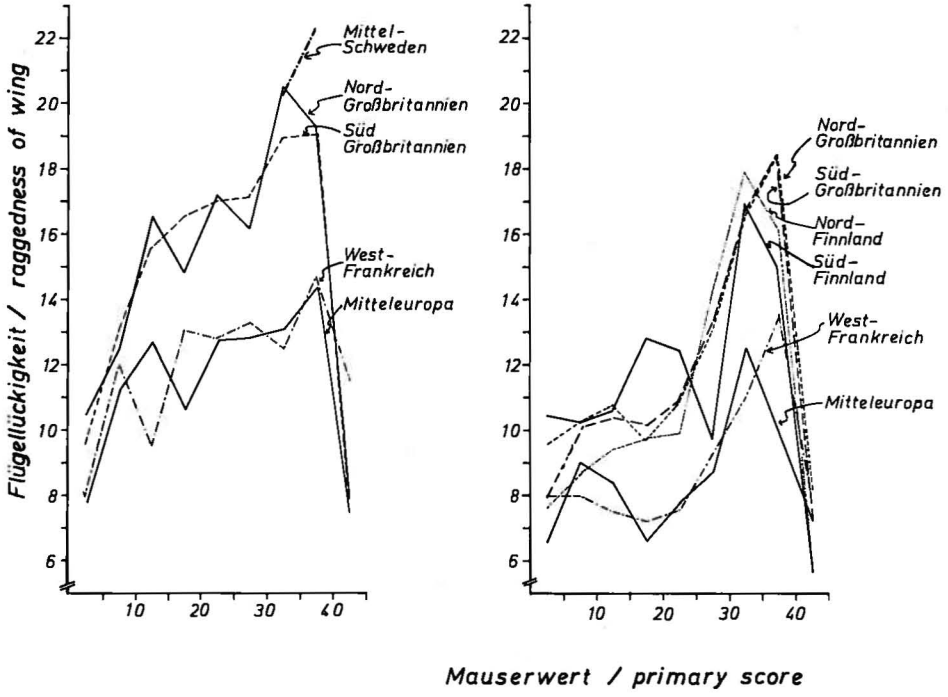

Abb. 12: Durchschnittliche Flügellückigkeit in den einzelnen Mauserstadien (Gruppen von jeweils 5 Mauserwerten) für verschiedene Gebiete. Die Flügellückigkeit wurde einmal für alle Schwungfedern einschließlich der Schirmfedern ermittelt (linkes Bild), ein anderes Mal ohne Berücksichtigung der Schirmfedern (rechts).

Fig. 12: Mean feather loss raggedness of wing in each stage of moult (groups of 5 primary scores) for Reed Buntings of different regions. The raggedness values have been calculated for all feathers of the wing including the tertials (left). Another time only for the primaries and the secondaries were included.

Modell: $y = ax^3 + bx^2 + cx + d$

		a	b	c	d
Großbritannien	MW → Zeit (ohne Extremwerte)	−0.00048	0.07521	−2.93836	41.95531
Großbritannien	MW → Zeit	−0.00025	0.03920	−1.26375	19.16614
Schweden	Zeit → MW	0.00018	0.00443	0.64173	15.88206
Großbritannien	Zeit → MW	−0.00034	0.03369	0.08612	31.91789
Mitteleuropa	Zeit → MW	0.00148	−0.08637	2.13408	25.64545

Tab. 2: Koeffizienten der Funktionsgleichungen der in Abb. 2 und Abb. 11 dargestellten nichtlinearen Regressionen. „MW" steht für „Mauserwert".

Table 2: Equations for the non-linear regressions of fig. 2 and fig. 11. "MW" means "moult score".

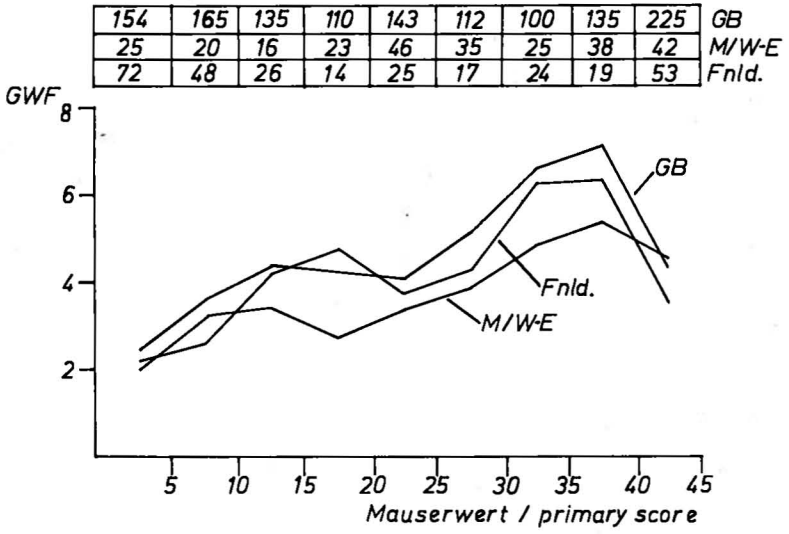

Abb. 13: Durchschnittliche Anzahl der gleichzeitig wachsenden Schwungfedern (= GWF) pro Mauserstadium (Gruppen von jeweils 5 Mauserwerten). Es wurden die Hand- und Armschwingen einbezogen, nicht jedoch die Schirmfedern. GB steht für Großbritannien, Fnld. für Finnland und M/W-E für Mittel- und Westeuropa. Die Zahlenreihe gibt die den Durchschnittswerten zugrundeliegende Anzahl der Einzelwerte wider.

Fig. 13: Mean number of wing feathers growing concurrently (= GWF) for each group of primary scores for three different regions. For the calculation only primaries and secondaries have been used, but not tertials. GB means Great Britain, Fnld. means Finland and M/W-E means Central and West Europe. The table above gives the number of birds in each group.

Der mittlere Mauserbeginn, der mit der linearen Regression ermittelt wurde, liegt in den südlicheren Populationen am 15. 7. (West-Frankreich) bzw. 26. 7. (Mitteleuropa – dieses Datum jedoch offenbar zu spät; vgl. oben), in Großbritannien am 25. 7. und in Skandinavien am 12. 7. (Schweden) bzw. 8. 7. (Finnland, ungefährer Wert). Entsprechende Ergebnisse erhält man mit der polynomialen Regression (Abb. 11). In Großbritannien wird die rasche Mauser somit offenbar durch den späten Mauserbeginn verursacht; in Schweden führt der relativ frühe Mauserbeginn trotz der nicht minimalen Mauserdauer dazu, daß die Rohrammern dort die Mauser früher abschließen. Die mitteleuropäischen Vögel nehmen in bezug auf den Mauserbeginn eine Mittelstellung ein; deren langsame Mauser bringt es mit sich, daß sie mit dem Gefiederwechsel erst später fertig werden als alle anderen untersuchten Populationen.

Die Dauer der Mauserperiode schwankt in den untersuchten Populationen nur geringfügig, nämlich zwischen 75 und 80 Tagen. In Frankreich beträgt sie 75, in Großbritannien 76, in Mitteleuropa 78 und in Schweden 80 Tage. Die Dauer der Mauserperiode nimmt also mit der Mauserdauer zu. Die Synchronisation der Mauser scheint in Schweden etwas besser zu sein als in den anderen Gebieten. Vergleicht man z. B. mit Großbritannien, so wäre Schweden aufgrund der Mauserdauer eine Dauer der Mauserperiode von 91 Tagen zu erwarten, in Wirklichkeit beträgt sie aber nur 80 Tage.

5.1.3. Diskussion der Unterschiede im Mauserverhalten verschiedener Populationen der Rohrammer

Die Mauser skandinavischer Rohrammern unterscheidet sich von der der mitteleuropäischen Rohrammern durch eine geringere Dauer, einen früheren Beginn und möglicherweise auch durch eine bessere Synchronisation der Individuen. Die britischen Rohrammern nehmen aber keine Mittelstellung ein, wie man aufgrund der geographischen Lage erwarten könnte, sondern deren Mauserbeginn liegt später und deren Mauserdauer ist kürzer als in allen anderen untersuchten Populationen. Dies widerspricht der Vorstellung einer einfachen Nord-Süd-Beziehung. Weiter unten (Abschnitt 5.3.) wird dargestellt, daß in Jahren mit spätem Mauserbeginn (verursacht durch späten Abschluß des letzten Brutzyklus, durch ungünstige Witterung o. ä.) der Gefiederwechsel derart beschleunigt wird, daß er zum selben Zeitpunkt abgeschlossen wird, wie in „Normaljahren". Dies legt die Vermutung nahe, daß der Zeitpunkt des Mauserendes die bestimmende Rolle übernimmt, dem sich der Zeitpunkt des Mauserbeginns und damit auch die Mauserdauer unterzuordnen hat. Der Zeitpunkt, an dem die Mauser abgeschlossen sein „muß" („dead line-date"), kommt offenbar wegen des sich verkürzenden Sommers mit zunehmender geographischer Breite früher zu liegen. So wurde aus den Funktionen der Abb. 11 das Mauserende für Mitteleuropa für den 19. 9. berechnet, für Großbritannien für den 10. 9. und für Schweden für den 7. 9.

Der Termin des Abschlusses der Mauser findet so in der Dauer der günstigen Jahreszeit eine befriedigende Erklärung, sie gibt aber keine Hinweise zur Deutung der Unterschiede im Mauserbeginn und in der Mauserdauer. Unterschiede im Brutzyklus können hier bei der Interpretation weiterhelfen: In Mitteleuropa scheinen zwei Bruten die Regel zu sein, offenbar nur ein geringer Teil der Rohrammern macht nur eine Brut (BLÜMEL briefl., GLUTZ 1962, JACOBY, KNÖTZSCH & SCHUSTER 1970, KLUZ 1965, MAKATSCH 1976, NEUBAUR 1957, MS Avifauna Rheinland u. a.). Aus den Niederlanden erwähnt GHIOT (1976) sogar Drittbruten. Für Großbritannien gelten offenbar ähnliche Verhältnisse, nur daß dort Drittbruten möglicherweise häufiger auftreten. In Skandinavien hingegen ist eine einzige Jahresbrut die Regel (HAUKIOJA, LEHIKOINEN u. SONDELL briefl.), in Südfinnland machen z. B. nur die mindestens 2jährigen Weibchen Zweitbruten (HAUKIOJA 1970).

Für die in verschiedenen Teilen Europas unterschiedliche Mauserdauer der Rohrammer kann somit folgender Erklärungsversuch gegeben werden (vgl. dazu Abb. 14): Wegen des kürzeren nordischen Sommers steht der Rohrammer in Skandinavien weniger Zeit zur Verfügung als in Mitteleuropa, woraus sich eine geringere Mauserdauer folgern läßt. Die geringere Häufigkeit von Zweitbruten in Skandinavien stellt jedoch für den Gefiederwechsel einen Zeit„gewinn" dar, wodurch der Unterschied in der Mausergeschwindigkeit zu mitteleuropäischen Vögeln reduziert wird. In Großbritannien machen die Rohrammern im Vergleich

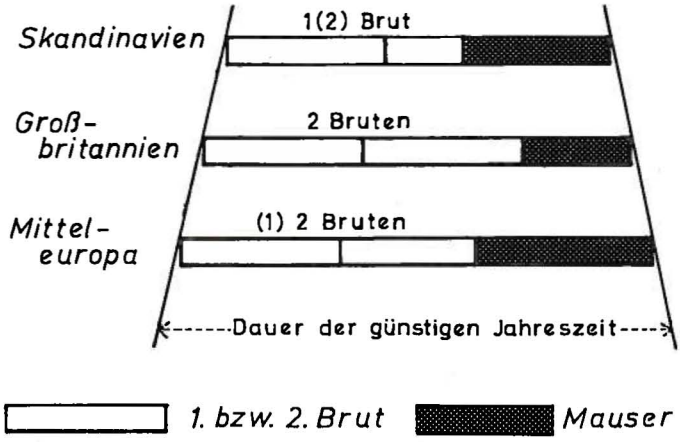

Abb. 14: Modell zur Erklärung der unterschiedlichen Mauserzeiten und Mauserdauern in einigen Teilen Europas. Zur Erklärung vgl. Text.

Fig. 14: Model to explain the different durations and times of moult in various parts of Europe. Inclined lines indicate that the season which is favourable to the Reed Bunting is shortened form south to north. The white fields indicate breeding attempts, the dark ones the timing and duration of moult.

zu den anderen Gebieten eine durchschnittliche höhere Anzahl von Bruten pro Brutzyklus. Dies stellt offenbar die Ursache für den sehr raschen Mauserverlauf dar, wobei sich der Unterschied zu Mitteleuropa durch die geringere Dauer der günstigen Jahreszeit noch etwas verstärkt, zu Skandinavien allerdings etwas abschwächt.

Die Reihenfolge, in welcher die verschiedenen Populationen der Rohrammern im Mittel zu mausern beginnen, kann solange keine befriedigende Erklärung finden, solange keine genauere Information zur Häufigkeit von Mehrfachbruten in den einzelnen Gebieten sowie zum Ausmaß der Verkürzung der günstigen Jahreszeit vorliegen.

5.1.4. Populationsunterschiede im Mauserverhalten anderer Singvogelarten

Die Rauchschwalbe *Hirundo rustica* mausert in den südlichsten Populationen ihres Verbreitungsgebietes (Naher und Mittlerer Osten) bedeutend früher als z. B. in Mitteleuropa (E. & V. STRESEMANN 1968b), wobei die nördlicheren Populationen das Mausergeschehen zunehmend in das Winterquartier verlagern (KASPAREK 1976 u. a.).

Bei der Bachstelze *Motacilla alba* kommt das Ende der Mauserperiode offenbar mit zunehmender geographischer Breite früher zu liegen. Nach BAGGOTT (1970) läßt es sich für Südengland (Somerset) für den 30. September bestimmen, aufgrund einer nach den Daten von GALBRAITH (1977) durchgeführten Rechnung fällt es in Schottland auf den 10. September; in Finnland kommt das Ende der Mauserperiode auf den 25. August zu liegen (HAUKIOJA 1971b). Die Dauer der Mauserperiode beträgt in Südengland 76 Tage, in Schottland 73 Tage und in Finnland 56 Tage. Ebenso verkürzt sich die Zeit, die ein Individuum der jeweiligen Population für den Gefiederwechsel benötigt (Schottland 50 Tage, Finnland 38 Tage). Eine kleine Serie von Mauserprotokollen aus Falsterbo, Südschweden (PERSSON 1977) deutet eine ähnliche Mauserzeit und Mausergeschwindigkeit an, wie sie in Schottland, mit dem es etwa auf gleicher geographischer Breite liegt, festgestellt wurden. Auf eine gegenüber Großbritannien wesentlich frühere und raschere Mauser isländischer Bachstelzen wies SNOW (1965) hin.

Bei der Schafstelze *Motacilla flava* scheint die Mauser in Finnland (HAUKIOJA & KALINAINEN 1972) und in Großbritannien (HEREWARD 1979) mit etwa derselben Geschwindigkeit abzulaufen, doch setzt die Mauser in Finnland schon früher ein. Einen geringfügig späteren Mauserbeginn stellte GINN (1975) bei der Heckenbraunelle *Prunella modularis* in Mittelengland gegenüber Schottland bzw. Südengland fest. Bei der Amsel *Turdus merula* fand SNOW (1969) keine Unterschiede im Mauserverhalten innerhalb von Großbritannien.

Sowohl die Mauserzeit als auch die Mauserdauer der Dorngrasmücke *Sylvia communis* läßt zwischen Großbritannien (PIMM 1973, SNOW 1965, WILLIAMSON

1974b) und Finnland (HAUKIOJA 1971b, HAUKIOJA & KALINAINEN 1972) keine auffälligen Unterschiede erkennen; dagegen mausert die asiatische Subspecies *icterops* erheblich später und verlagert das Mausergeschehen auch größtenteils ins Winterquartier (E. & V. STRESEMANN 1968a), was bei der europäischen Nominatform in nur sehr beschränktem Ausmaß der Fall ist (PIMM 1973).

Für den Fitis *Phylloscopus trochilus* läßt ein Vergleich der aus England von THORNE (1974) mitgeteilten Daten mit solchen aus Finnland (EVANS 1971, HAUKIOJA 1971b, HAUKIOJA & KALINAINEN 1968) erkennen, daß skandinavische Fitise (Subspecies *acredula*) später, doch mit etwa gleicher Geschwindigkeit mausern wie britische, die der Nominatform angehören. Somit kann der von WILLIAMSON (1974a) anhand von wenigen Mauserprotokollen festgestellte Unterschied bestätigt werden.

Innerhalb von Großbritannien ermittelten FLEGG & COX (1969) bei der Blaumeise *Parus caeruleus* eine im Norden schneller ablaufende Mauser und auch einen späteren Mauserbeginn als im Süden. Bei der Kohlmeise *Parus major* zeigt sich innerhalb von Großbritannien derselbe Trend zum späteren Mauserbeginn nördlicher Populationen, doch ist er nicht so stark ausgeprägt wie bei der Blaumeise und wird auch durch höhere Mausergeschwindigkeit nicht wieder ausgeglichen (FLEGG & COX 1969). In Belgien beginnen die Kohlmeisen etwa zum selben Zeitpunkt mit der Großgefiedermauser wie in Großbritannien, doch geht sie langsamer vor sich (DHONDT 1973). Somit kommt der Abschluß der Mauser später zu liegen. Im baltischen Raum (Leningrad, Lettland und Kurische Nehrung) fanden BLYUMENTAL, VILKS & GAGYSKAYA (1967) keine Abhängigkeit des Mauserbeginns der Kohlmeise von der geographischen Lage; das Ende der Mauserperiode kommt jedoch im Norden später zu liegen. Vergleiche zu den britischen und belgischen Befunden lassen sich wegen unterschiedlicher Methodik nicht anstellen.

Die Dauer der Großgefiedermauser beim Weißkopfammerfinken *Zontrichia leucophrys* nimmt in Amerika von 83 Tagen in den südlichsten Populationen bis zu 47 Tagen in den nördlichsten Populationen ab; pro Breitengrad entspricht dies etwa 2,6 Tagen. Der Beginn des Mausergeschehens hingegen zeigt keine Abhängigkeit von der geographischen Lage (MEWALDT & KING 1978). Das Verbreitungsgebiet von *Zontrichia capensis*, dem Gegenstück des Weißkopfammerfinken auf dem südamerikanischen Kontinent, erstreckt sich über 73 Breitengrade von Mexiko bis zum Cap Horn. Dennoch haben Untersuchungen an verschiedenen Orten (Costa Rica: WOLF 1969, Columbien: MILLER 1961, Peru: DAVIES 1971, NW-Argentinien: KING 1972, Patagonien: KING 1974) keine Unterschiede in der Dauer der Großgefiedermauser erbracht, wenngleich die verwendeten Methoden nicht empfindlich genug sind, kleine Differenzen zu entdecken (KING 1974). Unterschiede bestehen nur in der jahreszeitlichen Lage der Mauser sowie im Vorhandensein bzw. im Ausmaß einer weiteren (pränuptialen) Vollmauser.

Die Großgefiedermauser des Buchfinken *Fringilla coelebs* dauert in Großbritannien 65–70 Tage (NEWTON 1968, THORNE 1976), die Schätzung von MARLER (1956) von 40–45 Tagen ist offenbar zu gering. Für die Mauserperiode bestimmte THORNE (1976) in Südengland 78 Tage, HAUKIOJA (1971a) für Gesamtfinnland und VIKBERG (1974) für eine südfinnische Beringungsstation 73 Tage. Die Mauserzeiten lassen keine auffälligen Unterschiede erkennen. Mit allerdings anderer Untersuchungsmethodik fanden DOLNIK & BLYUMENTAL (1967), daß im baltischen Raum der Zeitpunkt des Mauserbeginns von der Kurischen Nehrung über Leningrad nach Karelien später zu liegen kommt, daß aber gleichzeitig die Mausergeschwindigkeit zunimmt. NOSKOV (1975: zit. nach MEWALDT & KING 1978) konnte zwischen Buchfinken aus Finnland und aus der Ukraine bzw. von der Krim eine etwa 5–15 Tage längere Mauser der südlicheren Populationen finden; der Mauserbeginn differiert um etwa 2 Wochen. Schließlich erwähnt MARLER (1956), daß auf den Azoren die Buchfinken etwa einen Monat später mausern als in England.

Birkenzeisige *Carduelis flammea* mausern in Norwegen und finnisch Lappland bei etwa 70° N (und Einzelbefunde deuten dies auch für Island an) etwas früher als in England bei 55,5° N (EVANS, ELTON & SINCLAIR 1967, HAUKIOJA 1971 c). Die Mauserperiode nimmt von Süden nach Norden an Länge ab: THORNE (1974, 1976) bestimmte sie für Südengland zu 64 Tagen, in Nordengland fanden LANGSLOW (1977) und EVANS (1966) Werte zwischen (43) 48 und 60 Tagen und in Nord-Norwegen bestimmten EVANS, ELTON & SINCLAIR (1967) Werte zwischen 48–54 Tagen. Die individuelle Mauserdauer errechnete THORNE (1976) für Südengland zu 55 Tagen, LANGSLOW (1977) für Nordengland zu 46 Tagen.

Anhand einer allerdings sehr kleinen Serie von Mauserdaten wollen GREEN & SUMMERS (1975) in Nordost-Grönland eine raschere Mauser der Schneeammer *Plectrophenax nivalis* festgestellt haben, als E. & V. STRESEMANN (1970) anhand von Museumsbälgen in Labrador und Island.

HAUKIOJA & REPONEN (1968) beobachteten in Finnland an Haussperlingen *Passer domesticus*, die vor Ende August zu mausern begannen, eine Dauer von 83 Tagen; bei solchen Individuen, die nach diesem Termin mit dem Gefiederwechsel einsetzten, verkürzte sich die Dauer auf 64 Tage. An der Kurischen Nehrung stellten GAVRILOV & DOLNIK (1974) eine Dauer von 80 Tagen fest, in Mitteldeutschland fand ZEIDLER (1966) eine solche von 82 Tagen. Bei der zentralasiatischen Subspecies *bactrianus*, die Zugvogel ist, findet das Mausergeschehen innerhalb von nur 60 Tagen statt (GAVRILOV & DOLNIK 1974). Inwieweit diese Zahlen echte Unterschiede oder lediglich Unterschiede in der Untersuchungs- und Auswertungsmethodik widerspiegeln, läßt sich nicht entscheiden. DIESSELHORST (1968) untersuchte im Frühjahr (13.4.) in Nepal einen Haussperling, der kurz vor dem Abschluß der Vollmauser stand. Das ungewöhnliche Datum läßt

sich aufgrund der ungeklärten Jahresperiodik zentralasiatischer Haussperlinge nicht interpretieren.

PITELKA (1945) fand, daß in nördlicheren Populationen des amerikanischen Hähers *Aphelocoma coerulescens* die postnuptiale Vollmauser etwa 2 Wochen weniger Zeit benötigt als in etwa 20° südlicher gelegenen Populationen.

5.2. Geschlechtsunterschiede im Mauserverhalten

In Großbritannien fangen die weiblichen Rohrammern im Schnitt 1,95 Tage später zu mausern an als die männlichen (27. 7. gegenüber 25. 7.), wobei der Unterschied für den theoretischen Mauserbeginn (Abb. 15) signifikant ($p < 0{,}01$) ist. BELL (1970) wies bereits auf diese Differenz hin; seine Ergebnisse können hier anhand des nun größeren Datenmaterials präzisiert bzw. korrigiert werden. SONDELL (1977) fand zwar dieselbe Tendenz, doch konnte er den Unterschied statistisch nicht absichern. Die Mausergeschwindigkeit ist bei den ♂ und bei den ♀ annähernd gleich (0,999 Mw/Tag bei den ♂ bzw. 0,966 Mw/Tag bei den ♀); ein signifikanter Unterschied läßt sich nicht nachweisen (Test gemäß SACHS 1974: 341). Die Tendenz, daß ♀ später mausern als ♂, findet sich auch in den anderen untersuchten Populationen. Überschneidungen mit dem Brutzyklus kommen nach BELL (1970) und SONDELL (1977) weder bei den ♂ noch bei den ♀ vor. So konnte auch G. SENNERT (briefl.) bei zwei ♀ die er am 26. 7. bzw. am 30. 7. fing und die mit einer späten Brut beschäftigt waren, noch keine Anzeichen der Mauser feststellen.

Das in der Regel spätere Einsetzen der Mauser bei den Weibchen einer Population scheint unter Singvögeln generell verbreitet zu sein. So hat MIDDLETON (1977) beim Amerikanischen Stieglitz *Carduelis tristis* eine Differenz von etwa 8 Tagen gefunden, beim Weißkopfammerfink *Zontrichia leucophrys* beträgt sie nach MORTON & WELTON (1973) etwa 1 Woche, nach MEWALDT & KING (1978) etwa 2 Wochen. Ebenfalls etwa 2 Wochen nach den ♂ beginnen auch erst die ♀ der amerikanischen Population des Wasserpiepers *Anthus spinoletta* mit der Mauser (VERBEEK 1973). Etwa ebenso groß ist dieser Unterschied bei der Kohlmeise *Parus major* in Belgien, doch holen die ♀ diesen Zeitverlust durch eine höhere Mausergeschwindigkeit offenbar wieder auf (DHONDT 1973). Die ♀ der amerikanischen Art *Cassidix mexicanus* fangen im Mittel etwa 11 Tage später zu mausern an als die ♂ und holen den Zeitverlust ebenfalls wieder auf (SELANDER 1958). Ein früheres Beenden der Mauser der männlichen Rotrücken-Bülbüls *Pycnonotus cafer* gegenüber den weiblichen stellte DHONT (1977) fest. Auch für den Birkenzeisig *Carduelis flammea* bestimmte EVANS (1966) für die Einzeljahre mittlere Mauserbeginne, die für ♀ später oder gleichzeitig zu liegen kamen; EVANS, ELTON & SINCLAIR (1967) fanden in Norwegen eine späteren Mauserbeginn und gleichzeitig eine höhere Mausergeschwindigkeit der ♂. Bei Corviden

scheint ein geringfügig späterer Mauserbeginn der ♀ die Regel zu sein (SEEL 1976). CREUTZ (1958) beobachtete am Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, JAHN (1939) am Japanischen Paradiesschnäpper *Terpsiphone atrocaudata* und GREEN & SUMMERS (1975, mit weiteren Literaturzitaten für die Schneeammer) an der Schneeammer *Plectrophenax nivalis*, daß die ♂ schon während der Jungenaufzucht mit der Großgefiedermauser beginnen. Die männlichen Trauerschnäpper und Japanischen Paradiesschnäpper beteiligen sich deshalb in abnehmendem Maße an der Jungenfütterung und machen sich schließlich ganz unabhängig davon. Keinen Unterschied in der jahreszeitlichen Lage der Mauser von männlichen und

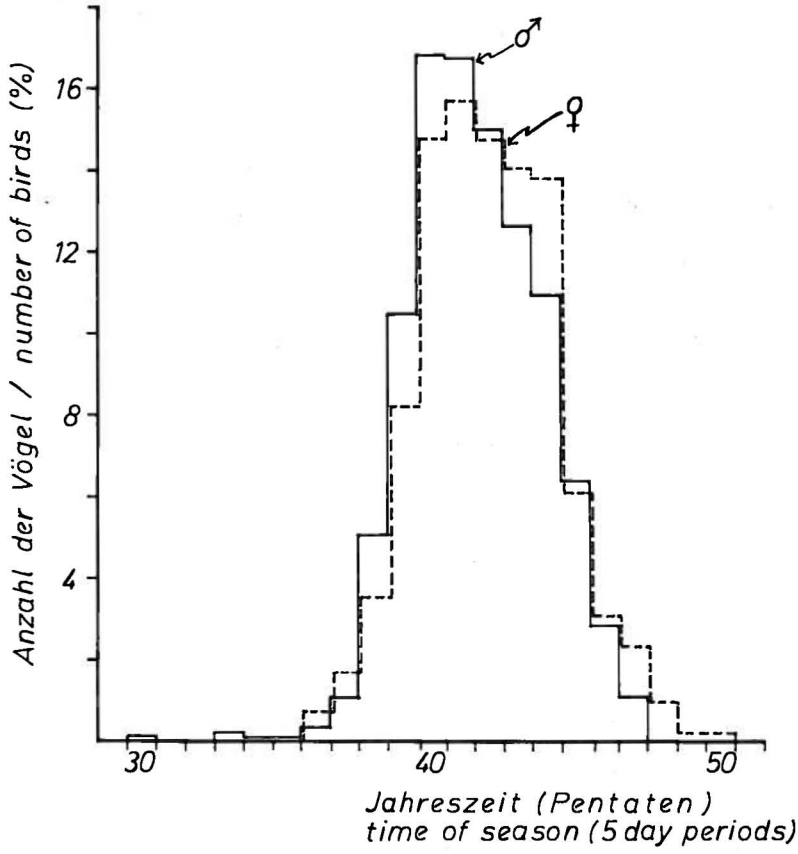

Abb. 15: Durch Rückrechnung (lineare Regressionen) ermittelter Beginn der Großgefiedermauser in Großbritannien, getrennt für ♂ und ♀.

Fig. 15: Histogram to show the calculated start of moult of Reed Bunting males and females in Great Britain. The difference is significant. The start has been determined by linear regressions.

weiblichen Buchfinken *Fringilla coelebs* konnten GAVRILOV & DOLNIK (1974) finden.

Fehlende Paarbindung bzw. feste Rollenverteilung während der Jungenaufzucht bewirkt bei einer Reihe von Non-Passeres Mausermodi, die sich zwischen ♂ und ♀ stark unterscheiden (Überblick z. B. bei E. & V. STRESEMANN 1966). So mausert z. B. bei jenen Limicolen-Arten, bei denen das ♂ die Jugenaufzucht übernimmt, das ♀ etwas eher (siehe z. B. BOERE 1977). Kein Geschlechtsunterschied findet sich beispielsweise bei der Ringeltaube *Columba palumbus*, was offenbar mit der auch während der Brutzeit anhaltenden Mauser in Zusammenhang steht (MURTON, WESTWOOD & ISAACSON 1974).

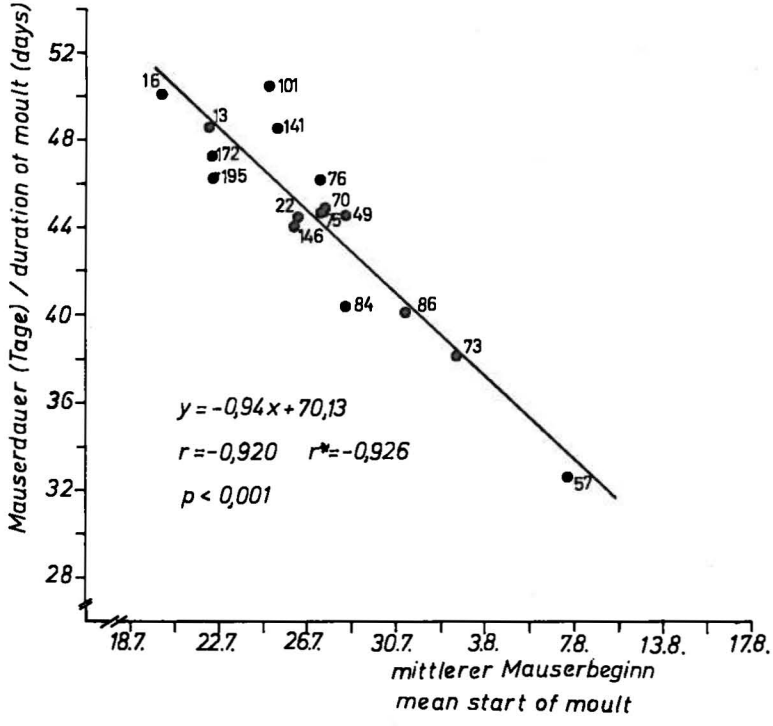

Abb. 16: Zusammenhang zwischen der Mauserdauer und dem mittleren Mauserbeginn in Großbritannien für die einzelnen Jahre. Je später die Mauser beginnt, desto kürzer ist sie. Die Zahlen geben die Anzahl der untersuchten Vögel.

Fig. 16: Correlation between the duration and mean start of moult of the Reed Bunting in Great Britain for single years. The later the start of moult the shorter the duration. The number of birds are indicated.

5.3. Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren

Die für die Einzeljahre errechneten mittleren Mauserbeginne können in Großbritannien zwischen dem 20. 7. und dem 7. 8. schwanken (Abb. 16); die maximale Abweichung von dem für alle Jahre errechneten Mittel beträgt somit 13 Tage. Die Mauserdauer wird umso kürzer, je später der mittlere Mauserbeginn zu liegen kommt. Die Abnahme der Mauserdauer pro Tag, den die Mauser später beginnt, beträgt 0,94 Tage, der Unterschied zu 1 ist nicht signifikant ($p \geqslant 0{,}05$ für Gleichheit; Test gemäß SACHS 1974: 339) Somit kann angenommen werden, daß sich die Dauer des Gefiederwechsels um den Betrag verkürzt, den er später anfängt. Der Zeitverlust wird also vollständig wieder ausgeglichen (= vollständiger Kalendereffekt).

Es erscheint allerdings unwahrscheinlich, daß sich die Mauserdauer in einem so breiten Rahmen bewegen kann: Die geringste Dauer wurde zu 32,8 Tagen, die höchste zu 50,5 Tagen errechnet. Diese Werte sind offenbar dadurch bedingt, daß die Voraussetzungen für die Regression (Verteilung der Daten, siehe oben) nicht genügend erfüllt sind. Die generelle Beziehung zwischen dem mittleren Mauser-

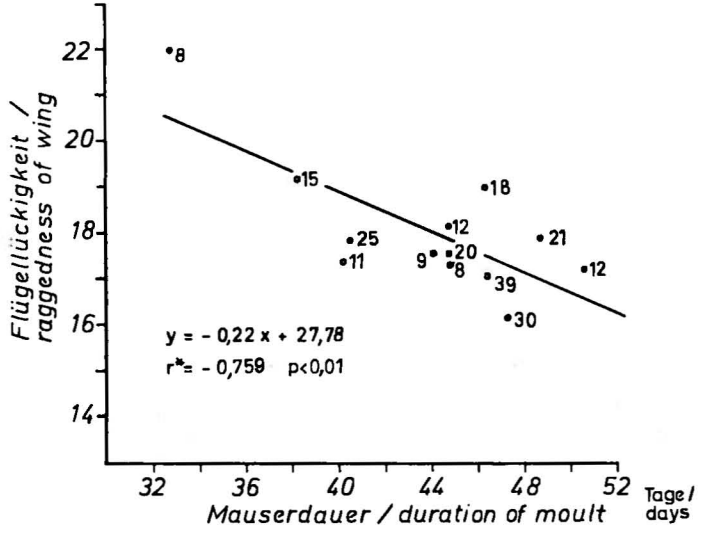

Abb. 17: Zusammenhang zwischen der Flügellückigkeit und der Mauserdauer für die einzelnen Jahre in Großbritannien. Es wurde nur die Flügellückigkeit (Hand- und Armschwingen ohne Schirmfedern) zwischen Mauserwert 31–40 ausgewählt. Die Zahlen geben die Anzahl der untersuchten Vögel.

Fig. 17: Correlation between the raggedness of wing and the duration of moult. The raggedness of wing (primaries and secondaries without tertials) is calculated only for birds with moult scores between 31 and 40. The number of birds used in each year are indicated.

beginn und der Mauserdauer wird dadurch jedoch nicht unwahrscheinlicher. Eine der Wirklichkeit näher kommende Schätzung der Extremwerte für die Mauserdauer würde etwa bei 40 bzw. bei 50 Tagen liegen.

Die schnellere Mauser spät beginnender Individuen findet auch darin Ausdruck, daß sich die durch die Punkteschar im Diagramm Mauserwert/Zeit gebildete Fläche mit zunehmenden Mauserwerten geringfügig verengt: Die Streuungen der Zeit werden mit zunehmenden Mauserwerten etwas geringer ($0{,}5 < p < 0{,}1$ – vgl. dazu auch Abb. 2).

Eine höhere Flügellückigkeit in Jahren mit schnellerer Mauser läßt sich am vorliegenden britischen Material nachweisen (Abb. 17), wobei hier nur die Flügellückigkeit während der Mauserwerte 31–40 und ohne Einbeziehung der Schirmfedern ausgewählt wurde.

SONDELL (1977) beschreibt den Einfluß der Witterung auf den Mauserablauf der Rohrammer: Naßkalte, regnerische Witterung ließ die Mauser einmal für wenige Tage zum Stillstand kommen.

Literatur

APPLETON, G. F., & C. D. T. MINTON (1978): The primary moult of the Lapwing. Bird Study 25: 253–256. – ASHMOLE, N. P. (1962): The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. Part I. General Biology. Ibis 103 b: 235–273. – ASHMOLE, N. P. (1963): The Biology of the Wide-awake or Sooty Tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. Ibis 103 b: 297–364. – BAGGOTT, G. K. (1970): The timing of moults of the Pied Wagtail. Bird Study 17: 45–46. – BELL, D. B. (1970): Moult in the Reed Bunting – A Preliminary Analysis. Bird Study 17: 269–281. – BERGER, W. (1967): Die Mauser des Sprossers (*Luscinia luscinia L.*). J. Orn. 108: 320–327. – BERTHOLD, P., E. GWINNER & H. KLEIN (1970): Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. Vogelwarte 25: 297–331. – BIBBY, C. J. (1970): Post juvenile moult of the Tree Sparrow. Wicken Fen Group Rep. 2: 10–20. – BIBBY, C. J. (1977): Observations on the Moult of the Tree Sparrow. Ringing and Migration 1: 148–157. – BLYUMENTAL, T. I., E. K. VILKS & A. R. GAGYSKAYA (1967): Geographical peculiarities of the moult in the Great Tit (*Parus major L.*) in the Baltic Sea region (russ.). Migrazii ptiz pribaltiki. Akad. Nauk. SSSR 40: 203–217. – BOERE, G. C. (1977): The Significance of the Dutch Waddenzee in the annual Life Cycle of Arctic, Subarctic and Boreal Waders. Part I. The function as a moulting area. Diss. Univ. Amsterdam. – BRANSON, N. J. B. A. & C. D. T. MINTON (1976): Moult, Measurements and Migrations of the Grey Plover. Bird Study 23: 257–266. – BRANSON, N. J. B. A., E. D. PONTING & C. D. T. MINTON (1979): Turnstone Populations on the Wash. Bird Study 26: 47–54. – CORNWALLIS, R. K. & A. E. SMITH (1963): The bird in the hand. BTO field guide no. 6. Oxford. – CREUTZ, G. (1955): Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*). Ein Populationsstudie. J. Orn. 96: 241–326. – Dachverband Deutscher Avifaunisten (1978): Anleitung zum Ausfüllen der Mauserkarte. – DAVIES, J. (1971): Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Perú. Condor 73: 127–146. – DEAN, W. R. J. (1977 a): The moult of the Cape Sparrow. Ostrich Suppl. 12: 108–116. – DEAN, W. R. J. (1977 b): Moult of the Curlew Sandpiper at Baberspan. Ostrich Suppl. 12: 97–101. – DEAN, W. R. J. (1977 c): Moult of Little Stints in South Africa. Ardea 65: 73–79. – DHONDT, A. A. (1973): Postjuvenal and postnuptial moult in a Belgian population of Great Tits, *Parus major*, with some data on captive birds. Gerfaut 63: 187–209. – DHONDT, A. A. (1977): Breeding and postnuptial molt of the Red-vented Bulbul in Western Samoa. Condor 79: 257–260. – DIESSELHORST, G. (1968): Beiträge zur Ökologie der Vögel Zentral- und Ost-Nepals. in: Khumbu Himal. Bd. II (hrsg. W. Hellmich). Innsbruck, München. – DOLNIK, V. R. & T. I. BLYUMENTAL (1967): Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffich (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone birds. Condor 69: 435–468. – DORKA, V. (1971): Der Mausermodus der Flugfedern von *Corvus frugilegus frugilegus* als Ausdruck ökologisch bedingter Anforderungen an den Flugapparat. Diss. Eberhard-Karls-Universität Tübingen. – DORWARD, D. F. (1963): The Fairy Tern *Gygis alba* on Ascension Island. Ibis 103 b: 365–378. – EVANS, P. R. (1966): Autumn movements, moult and measurements of the

Lesser Redpoll *Carduelis flammea cabaret*. Ibis 108: 183–216. – EANS, P. R. (1971): Moulting seasons of Willow Warblers and Bramblings in Norwegian Lapland. Ornis fennica 48: 131–132. – EVANS, P. R., R. A. ELTON & G. R. SINCLAIR (1967): Moult and weight changes of Redpolls, *Carduelis flammea*, in north Norway. Ornis fennica 44: 33–41. – FLEGG, J. J. M. (1973): A Study of Treecreepers. Bird Study 20: 287–302. – FLEGG, J. J. M. & C. J. COX (1969): The moult of British Blue Tit and Great Tit populations. Bird Study 16: 147–157. – GALBRAITH, H. (1977): The Post-nuptial Moult of a Migratory Population of Pied Wagtails. Ringing and Migration 1: 184–186. – GASTON, A. J. (1976): The Moult of Blyth's Reed Warbler *Acrocephalus dumetorum*, with notes on the Moult of other Palaearctic Warblers in India. Ibis 118: 247–251. – GAVRILOV, V. M. & V. R. DOLNIK (1974): Bioenergetics and Regulations of the Postnuptial and Postjuvenal Moult in Chaffinches (*Fringilla coelebs coelebs L.*) (russ.). Akad. Nauk SSSR, Trudy Zoologicheskogo Instituta 60: 14–61. – GHIOT, H. (1976): Contribution a l'étude du comportment territorial chez Bruant des Roseaux, *Emberiza schoeniclus*. Gerfaut 66: 267–305. – GINN, H. (1975): The Timing and Sequence of the Complete Annual Moult in the Dunnock (*Prunella modularis*) in Britain over an Eleven Year Period. J. Orn. 116: 263–280. – GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1964): Die Brutvögel der Schweiz. 3. Aufl. Aarau. – GREEN, G. H. & R. W. SUMMERS (1975): Snow Bunting Moult in Northeast Greenland. Bird Study 22: 9–17. – GWINNER, E. (1966): Der zeitliche Ablauf der Handschwingenmauser des Kolkraben (*Corvus corax L.*) und seine funktionelle Bedeutung. Vogelwelt 87: 129–133. – HALE, J. W. (1977): Long-tailed Tit Moult in 1977 compared with the 1976 Moult. Severn Vale Ringing Group Rep. 12: 48–50. – HAUKIOJA, E. (1970): Clutch size of the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. Ornis fennica 47: 101–135. – HAUKIOJA, E. (1971 a): Processing moult card data with reference to the Caffinch *Fringilla coelebs*. Ornis fennica 48: 25–32. – HAUKIOJA, E. (1971 b): Flightlessness in some moulting passerines in northern Europe. Ornis fennica 48: 101–116. – HAUKIOJA, E. (1971 c): Summer schedule of some subarctic passerine birds with reference to postnuptial moult. Rep. Kevo Subarctic Res. Station 7: 60–69. – HAUKIOJA, E. & P. KALINAINEN (1968): Pajulinnun (*Phylloscopus trochilus*), pensaskertun (*Sylvia communis*), ja niittykirvisen (*Anthus pratensis*) postnuptiaalisesta sulkasadosta. Porin Lintutieteellinen Yhdistys, Vuosikirjasta 2: 75–78. – HAUKIOJA, E. & P. KALINAINEN (1972): The ecology of some passerines during the moulting period. Porin Lintutiet. Yhdistys, Vuosikirjasta 3: 5–16. – HAUKIOJA, E. & J. REPONEN (1968): Varpusen (*Passer domesticus*) sulkasadosta. Porin Lintutiet. Yhdistys, Vuosikirjasta 2: 49–51. – HEREWARD, A. C. (1979): The Autumn Moult of the Yellow Wagtail. Ringing and Migration 2: 113–117. – HOLMES, R. T. (1966): Molt Cycle of the Red-Backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in Western North America. Auk 83: 517–533. – HOLYOAK, D. (1974): Moult seasons of the British Corvidae. Bird Study 21: 15–20. – IMBODEN, C. (1973): Überzählige Handschwinge am Flügel einer Türkentaube *Streptopelia decaocto*. Orn. Beob. 70: 19–26. – JACOBY, H., G. KNÖTZSCH & S. SCHUSTER (1970): Die Vögel des Bodenseegebietes. Orn. Beob. 67/Beiheft-. – JAHN, H. (1939): Zur Biologie des Japanischen Paradiesfliegenschnäppers *Tersiphon a. atrocaudata* (EYTON). J. Orn. 87: 216–223. – KALCHREUTHER, H. (1969): Die Mauser der Rabenkrähe (*Corvus corone*). Anz. orn. Ges. Bayern 8: 578–592. – KALCHREUTER, H. (1979): Zur Mauser der äquatorialen Flughühner *Pterocles exustus* und *P. decoratus*. Bonn. zool. Beitr. 30: 102–116. – KASPAREK, M. (1976): Über Populationsunterschiede im Mauserverhalten der Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*). Vogelwelt 97: 121–132. – KASPAREK, M. (1979): Zum Ablauf der postnuptialen Vollmauser der Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*). J. Orn. 120: 247–264. – KING, J. R. (1972): Postnuptial and Postjuvenal Moult in Rufous-Collared Sparrows in Northwestern Argentinia. Condor 74: 5–16. – KING, J. R. (1974): Notes on geographical variation and the annual cycle in Patagonian populations of the Rufous-collared Sparrow *Zontrichia capensis*. Ibis 116: 74–83. – KLUZ, Z. (1965): Ornitologicke Tabulky. Prag. – LANGSLOW, D. R. (1977): The Timing of Breeding, Moult and Migration of Lesser Redpolls in the Lothians. Edinburgh Ringing Group 5: 19–23. – LIGON, J. D. & J. L. WHITE (1974): Molt and its timing in the Piñon Jay, *Gymnorhinus cyanocephalus*. Condor 76: 274–287. – MAKATSCH, W. (1976): Die Eier der Vögel Europas. Band 2. Leipzig, Radebeul. – MARLER, P. (1956): The behaviour of the Chaffinch

Fringilla coelebs. Behaviour Supplement V. – MEDWAY, LORD (1973): A ringing study of migratory barn swallows in Western Malaysia. Ibis 115: 60–86. – MEWALDT, L. R. (1958): Pterylography and natural and experimentally induced molt in Clark's Nutcracker. Condor 60: 165–187. – MEWALDT, L. R. & J. R. KING (1978): Latitudinal variation of postnuptial molt in pacific coast White-crowned Sparrows. Auk 95: 168–179. – MIDDLETON, A. L. A. (1977): The Molt of the American Goldfinch. Condor 79: 440–444. – MILLER, A. H. (1961): Molt Cycles in Equatorial Andean Sparrows. Condor 63: 143–161. – MORRISON, R. I. G. (1976): Moult of the Purple Sandpiper *Calidris maritima* in Iceland. Ibis 118: 237–246. – MORTON, M. L. & D. E. WELTON (1973): Postnuptial molt and its relation to reproductive cycle and body weight in mountain White-crowned Sparrows (*Zontrichia leucophrys oriantha*). Condor 75: 184–189. – MURTON, R. K., N. J. WESTWOOD & A. J. ISAACSON (1974): Factors effecting egg-weight, body-weight and moult of the Woodpigeon *Columba palumbus*. Ibis 116: 52–73. – NEUBAUR, F. (1957): Beiträge zur Vogelfauna der ehemaligen Rheinprovinzen. Decheniana Bd. 110. – NEWTON, I. (1966): The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. Ibis 108: 41–67. – NEWTON, I. (1967): Feather growth and moult in some captive Finches. Bird Study 14: 10–24. – NEWTON, I. (1968): The moulting seasons of some finches and buntings. Bird Study 15: 84–92. – NIETHAMMER, G. (1970): Zur Mauser der Ringeltaube (*Columba palumbus*). J. Orn. 111: 367–377. – NILES, D. M. (1972): Molt Cycles of Purple Martins (*Progne subis*). Condor 74: 61–71. – NISBET, I. C. T. (1967): Migration and moult in Palla's Grasshopper Warbler. Bird Study 14: 96–103. – NOSKOV, G. (1975): Molt in the Caffinch, *Fringilla coelebs* (russ.). Zool. Zhurn. 54: 413–424. – NOSKOV, G. & A. GAGINSKAYA (1972): Methods of Describing the State of Moulting in Birds (russ.). Comm. Baltic Commisions Study of Birds 7: 154–163. – PAYNE, R. B. (1980): Seasonal incidence of breeding, moult and local dispersal of Red-billed Firefinches *Lagonosticta senegalia* in Zambia. Ibis 122: 43–56. – PEARSON, D. J. (1973): Moult of some palaearctic Warblers wintering in Uganda. Bird Study 20: 24–36. – PEARSON, D. J. (1975): Moult and its relation to eruptive activity in the Bearded Reedling. Bird Study 22: 205–227. – PERSSON, C. (1977): The early stages of the postnuptial moult in the White Wagtail *Motacilla alba*. Ornis Scand. 8: 97–99. – PIMM, S. L. (1973): The moult of the European Whitethroat. Condor 75: 386–391. – PIMM, S. L. (1976): Estimation of the duration of bird molt. Auk 93: 550. – PITELKA, F. A. (1945): Pterylography, molt and age determination of the genus *Aphelocoma*. Condor 47: 229–261. – PITELKA, F. A. (1958): Timing of molt in Steller Jays of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Condor 60: 38–49. – SACH, G. (1968): Die Mauser des Großen Brachvogels, *Numenius arquata*. J. Orn. 109: 485–511. – SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik. 4. Auflage. Berlin, Heidelberg, New York. – SAMSON, F. B. (1976): Pterylosis and molt in Cassin's Finch. Condor 78: 505–511. – SCHNACKENBERG, U. (1978): Untersuchungen an der Rohrammer (*Emberiza schoeneiclus L.*) im Landkreis Osterholz-Scharmbeck. Manuskript bei „Jugend forscht 1978". Hamburg. – SEEL, D. C. (1976): Moult of five species of Corvidae in Britain. Ibis 118: 491–527. – SELANDER, R. K. (1958): Age determination and molt in the Boat-tailed Grackle. Condor 60: 335–376. – SNOW, D. W. (1965): The moult enquiry. Fourth Report. Bird Study 12: 135–142. – SNOW, D. W. (1969): The moult of British thrushes and chats. Bird Study 16: 115–129. – SONDELL, J. (1977): Sävsparvens *Emberiza schoeniclus* ruggning i Kvismaren (Moult in the Reed Bunting at Kvismaren). Vår Fågelvärld 36: 174–184. – STRESEMANN, E. & V. (1966): Die Mauser der Vögel. J. Orn. Sonderheft zu Bd. 107. – STRESEMANN, E. & V. (1968a): Winterquartier und Mauser der Dorngrasmücke, *Sylvia communis*. J. Orn. 109: 303–314. – STRESEMANN, E. & V. (1968 b): Im Sommer mausernde Populationen der Rauchschwalbe, *Hirundo rustica*. J. Orn. 109: 475–484. – STRESEMANN, E. & V. (1970): Die Vollmauser der Schneeammer *Plectrophenax nivalis* (L.). Beitr. Vogelkde. 16: 386–392. – THOMAS, D. K. (1979): Wing Moult in the Fan-tailed Warbler. Ringing and Migration 2: 118–121. – THORNE, C. J. R. (1974): Moult of 12 Species at Wicken Fen. Wicken Fen Group Report 6: 32–37. – THORNE, C. J. R. (1976): Primary moult of some Finches in Chambridgeshire. Wicken Fen Group Report 8: 26–29. – TRÉCA, B.

(1979): Determination de l'age du Chavalier combattant *Philomachus pugnax*, du Senegal. Malimbus 1: 118–126. – VERBEEK, N. A. M. (1973): Pterylosis and timing of molt of the Water Pipit. Condor 75: 287–292. – VIKBERG, P. (1974): Moulting records at Signilskär in the early autumns of 1971–72. Lintumies 2: 57–61. – WILLIMASON, K. (1957): The annual post-nuptial molt in the Wheatear (*Oenante oenante*). Bird Banding 28: 129–135. – WILLIAMSON, K. (1960): Moult as a Study in Field-Taxonomy. Bird Migration 1: 171–175. – WILLIAMSON, K. (1962): Post-Nuptial Moult in the Dunnock. Bird Migration 2: 114–115. – WILLIAMSON, K. (1974a): Identification for Ringers. II. The Genus *Phylloscopus*. British Trust for Ornithology Field Guide. Tring. – WILLIAMSON, K. (1974 b): Identification for Ringers. III. The Genus *Sylvia*. British Trust for Ornithology. Field Guide. Tring. – WOLF, L. L. (1969): Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. Condor 71: 212–219. – ZEIDLER, K. (1966): Untersuchungen über Flügelbefiederung und Mauser des Haussperlings (*Passer domesticus L.*). J. Orn. 107: 113–153.