

Zeitschrift: Berichte der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft
Herausgeber: St. Gallische Naturwissenschaftliche Gesellschaft
Band: 89 (2000)

Artikel: Alters- und verpaarungsbezogene Aspekte im Gesang des Bergpiepers
Anthus sp. spinoletta
Autor: Rehsteiner, Ueli
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-832585>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 30.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Alters- und verpaarungsbezogene Aspekte im Gesang des Bergpiepers *Anthus sp. spinoletta*

Ueli Rehsteiner

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	243
1. Einleitung	244
2. Material und Methoden	245
2.1 Der Bergpieper	245
2.2 Das Untersuchungsgebiet	245
2.3 Datenerhebung und Auswertung	246
2.4 Einige Definitionen von Gesangsparametern	246
2.5 Vermessene Elemente und Variablen des Bergpiepergesangs	246
2.6 Statistische Analysen	248
3. Resultate	249
3.1 Gesangsaktivität	249
3.2 Gesangsstruktur	249
3.3 Zusammenhänge zwischen Gesangsvariablen	249
3.4 Altersunterschiede	250
3.5 Unterschiede gemäss Verpaarungsstatus	252
4. Diskussion	252
4.1 Gesangsaktivität	252
4.2 Gesang als Qualitätsmerkmal ...	253
Verdankungen	254
Literaturverzeichnis	254

Zusammenfassung

Die Gesänge von 61 Bergpieper-Männchen aus dem Dischmatal (Davos) wurden sonographisch (mittels elektronischer Umwandlung von Tönen in Zeichen) analysiert und auf alters- oder verpaarungsabhängige Kriterien hin untersucht. Die meisten Gesänge bestanden aus einem beim Vergleich zwischen den Individuen (interindividuell) variablen, innerhalb der Gesänge eines Individuums (intraindividuell) jedoch sehr konstanten Einleitungsteil und einem sowohl intra- wie interindividuell konstanten Schlussteil. Während sich die Gesänge von einjährigen und mehrjährigen Männchen nicht unterschieden, bestand ein signifikanter Unterschied in den Strophen von Männchen, die sich verpaaren konnten und solchen, die unverpaart blieben. Für den Unterschied verantwortlich war ein einziges, sonderbar schnarrendes (‹Snarr›) Gesangelement, das von Junggesellen weniger häufig gesungen wurde als von den verpaarten Männchen.

1. Einleitung

Dem Gesang der Vögel verdankt die Ornithologie zweifellos einen Grossteil ihrer Popularität. Im Fluggesang verbinden sich gewissermassen zwei der vom Menschen meistbewunderten Eigenschaften der Vögel: die durch scheinbare Leichtigkeit hervorgerufene Faszination des Vogelflugs vereinigt sich mit der Schönheit ausdrucksstarker Melodie. Nicht zufällig gilt der Gesang der Feldlerche als einer der Frühlingsboten schlechthin.

Früh schon wurde erkannt, dass dem Reviergesang der Vögel zwei zentrale Funktionen zukommen: Markierung eines besetzten Territoriums und Fernhalten von Männchen der gleichen Art (Konkurrenten) einerseits sowie Anlockung von Weibchen resp. Stimulierung dieser zum Brutgeschäft andererseits



Abbildung 1:
Adulter Bergpieper. Er wurde zur individuellen
Erkennung mit Farbringen markiert.

(DARWIN 1871, SEARCY & ANDERSSON 1986). Bei der zweiten Funktion ist davon auszugehen, dass Weibchen ihre Partner aktiv aufgrund konkreter <Qualitätsmerkmale> auswählen, um ihren eigenen saisonalen und lebensbezogenen Bruterfolg zu optimieren.

In verschiedenen Arbeiten wurde gezeigt, dass einjährige Vögel sich seltener oder später verpaaren konnten, geringeren Bruterfolg aufwiesen oder geringere Kopulationschancen besaßen als ältere Individuen (ANDERSSON 1994, YASUKAWA et al. 1980, KLAUS et al. 1991). Das Alter und demgemäss die Erfahrung kommen also als Qualitätsmerkmale in Frage. Da denkbar wäre, dass einjährige Männchen sich via Gesang als solche zu erkennen geben, liegt es nahe, nach altersabhängigen Gesangsunterschieden zu suchen. Tatsächlich kann sich der Gesang von Jährlingen von dem mehrjähriger Individuen unterscheiden (EENS et al. 1992). Ferner reagierten Weibchen auf komplexere Gesänge deutlich stärker (CATCHPOLE 1986), und Kohlmeisen-Männchen mit längeren Strophen wiesen einen höheren lebensbezogenen Fortpflanzungserfolg auf (LAMBRECHTS & DHONDT 1986).

Für den Bergpieper wurde eine jährliche Mortalitätsrate von 44% festgestellt (BOLLMANN 1996). Ein Jahr ohne Jungenproduktion kann somit drastische Konsequenzen für den lebensbezogenen Fortpflanzungserfolg eines Altvogels haben. Männchen sollten daher viel investieren, um sich verpaaren zu können. Dem Gesang als wichtiges Mittel bei der Attraktion von Weibchen könnte dabei entscheidende Bedeutung zukommen. In der vorliegenden Arbeit gehe ich daher folgenden Fragen nach:

- (1) Welche zeitliche Phänologie der Gesangsaktivität ist zu finden?
- (2) Gibt es Unterschiede im Gesang von Bergpieper-Männchen?
- (3) Wenn ja, widerspiegeln sie Unterschiede im Alter?
- (4) Besteht ein Zusammenhang zwischen Gesang und Verpaarungsstatus?

2. Material und Methoden

2.1 Der Bergpieper

Der Bergpieper *Anthus sp. spinoletta* (Abbildung 1) ist ein verbreiteter Brutvogel der Alpen und besiedelt bei uns dauerhaft nur Gebiete über 1000 m ü. M. In der Regel steigt er sogar deutlich höher und ist im Gebirge bis gegen 3000 m ü. M. zu finden (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985). Bewohnt werden Weide- und Zwergstrauchflächen sowie alpine Rasen von der Waldgrenze bis in die alpine Stufe. In optimalem Habitat erreicht die Art Siedlungsdichten von bis zu 7,8 Revieren/10 ha (SCHLÄPFER 1992). Bergpieper sind Zug- und Strichvögel, die vermutlich hauptsächlich im Mittelmeerraum, teilweise aber auch in der Schweiz überwintern (CRAMP 1988, WINKLER 1999). Die Besetzung der Brutgebiete erfolgt im April und Mai, wobei die Männchen in der Regel einige Tage bis Wochen vor den Weibchen eintreffen. Die revierbesetzenden Männchen zeigen auffällige Singflüge. Dabei steigt der Vogel singend in mehr oder weniger steilem Flug aufwärts und gleitet nach Erreichen des höchsten Punkts der Flugbahn wieder zu einem etwas erhöhten Punkt in seinem Revier zurück. Flug- und Gesangsdauer sind eng miteinander korreliert. Eine durchschnittliche Strophe dauert 15,0 Sekunden (vergleiche Abschnitt 3.2). Gesprochen müsste man einen Fluggesang etwa so formulieren: <pi-pi-pi-pi-pi-pi-schnarr-schnarr-wit-wit-wit> (Abbildung 3). Die Bergpieper-Weibchen singen nicht.

Während der Revieretablierungsphase sind neben dem Gesang auch Imponiergehabe und heftige, unter Umständen minutenlange Kämpfe zwischen Männchen an den Territoriumsgrenzen zu beobachten.

Das Nest wird gut versteckt in der Bodenvegetation angelegt. Das Gelege besteht in der Regel aus vier oder fünf Eiern, die ausschliesslich vom Weibchen bebrütet werden. An der Jungenaufzucht beteiligen sich beide

Eltern. Nach 12 bis 14 Tagen verlassen die Jungen das Nest (Abbildung 2).

Etwa 45% der Altvögel der untersuchten Subpopulation wurden mittels Farbringen individuell markiert, so dass sie im Feld eindeutig identifizierbar waren (Abbildung 1).

2.2 Das Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsfläche befindet sich im Dschmatal südöstlich von Davos (Kanton Graubünden, Schweiz). Die Fläche misst 200 ha und reicht von 1830 bis 2350 m ü. M. Die Vegetation wird gebildet aus Weiden, Zwergstrauchgesellschaften und alpinen Rasen. Das Klima ist kontinental bis mässig zentralalpin. Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei +1,6 °C, die jährliche Niederschlagsmenge beträgt 1240 mm. Schneefall bis auf den Talgrund ist in jedem Monat möglich.



Abbildung 2:
Bergpieperbrut mit etwa
acht Tage alten Jungen

2.3 Datenerhebung und Auswertung

Zwischen dem 15. April und dem 19. Juli 1991 nahm ich Gesänge von 57 Bergpieper-Männchen auf Tonband auf. 97% der Aufnahmen erfolgten vormittags zwischen 05.30 und 12.10 Uhr. 1992 konnte ich zusätzlich Aufnahmen von elf Männchen machen, davon waren sieben solche, die ich bereits im Vorjahr erfasst hatte. Die Gesänge der sieben Männchen von 1992 verwendete ich jedoch nur um zu analysieren, ob sich die Gesangsstruktur von einem Jahr zum andern verändert.

Die Aufnahmezeit pro Vogel betrug etwa 45 Minuten. Während dieser Zeit zeichnete ich im Mittel 10 Fluggesänge auf. Für die Aufnahmen verwendete ich ein Tonbandgerät des Typs SONY TC 5-DM und ein an einen Parabolspiegel mit 60 cm Durchmesser befestigtes Mikrophon.

Die Analyse der Gesänge erfolgte auf einem Sonographen des Typs MEDAV Farbspektrograph (MOSIP).

2.4 Einige Definitionen von Gesangsparametern

Element: Als Element wird die kleinste, durch kurze Pausen voneinander abgesetzte Einheit des Gesangs bezeichnet (vergleiche Abbildung 3). Ein Element zeigt sich im Sonogramm normalerweise als zusammenhängende Schwärzung.

Phrase: Mit Phrase bezeichnet man eine Abfolge von Elementen des gleichen Typs. In Abbildung 3a besteht die erste Phrase aus 34 Elementen des Typs A und das gesamte Sonogramm gliedert sich in sechs Phrasen (A-B-Snarr-C-Snarr-C).

Strophe: Eine Strophe besteht aus einer zusammenhängenden Abfolge von Phrasen. Die einzelnen Strophen sind zeitlich deutlich voneinander getrennt. Bergpieper äussern pro Singflug stets nur eine Strophe. In dieser Arbeit gilt allgemein: 1 Singflug = 1 Fluggesang = 1 Strophe.

2.5 Vermessene Elemente und Variablen des Bergpiepergesangs

Die Gesänge wurden gemäss den Sonogrammen in verschiedene Elemente und Phrasen unterteilt. Diese waren

A-Element und A-Phrase: Das erste Element eines Gesangs wurde stets als A-Element bezeichnet. Definitionsgemäss beinhaltet somit jede Strophe Elemente des Typs A. Das Element A variierte beträchtlich zwischen verschiedenen Männchen (Abbildung 3), verhielt sich aber konstant über alle Gesänge eines Individuums. Eine Abfolge aus A-Elementen bildet eine A-Phrase.

B-Element und B-Phrase: B-Elemente folgen auf A-Phrasen, liegen aber vor C- und Snarr-Elementen. Wie Element A variiert Element B zwischen den Individuen, nicht aber zwischen den Fluggesängen eines Vogels. B-Elemente können A-Elementen gleichen, oder total verschieden sein. Nur ungefähr 40% aller Männchen sangen ein B-Element. Eine Abfolge aus B-Elementen bildet eine B-Phrase.

C-Element und C-Phrase: C-Element und -Phrase folgen normalerweise A-, B- oder Snarr-Phrasen und befinden sich am Strophenende. Im Gegensatz zu den Elementen A und B war Element C bei allen Individuen im Sonogramm sehr formkonstant, das heisst es tönte praktisch gleich (Abbildung 3). Die Bezeichnung erfolgte deshalb nicht wie bei Element A und B gemäss der Abfolge innerhalb einer Strophe, sondern gemäss seiner sonographischen beziehungsweise akustischen Ausbildung. 89% der Männchen sangen dieses Element.

Snarr-Element und Snarr-Phrase: Ein eigentümlich schnarrendes Element am Strophenende, das nach Element A und B, und vor oder nach Element C folgt. Wie das C-Element variierte Element Snarr kaum zwischen Individuen und wurde seiner Form beziehungsweise der Akustik gemäss benannt (Abbildung 3). Ich fand es bei 89% aller Männchen.

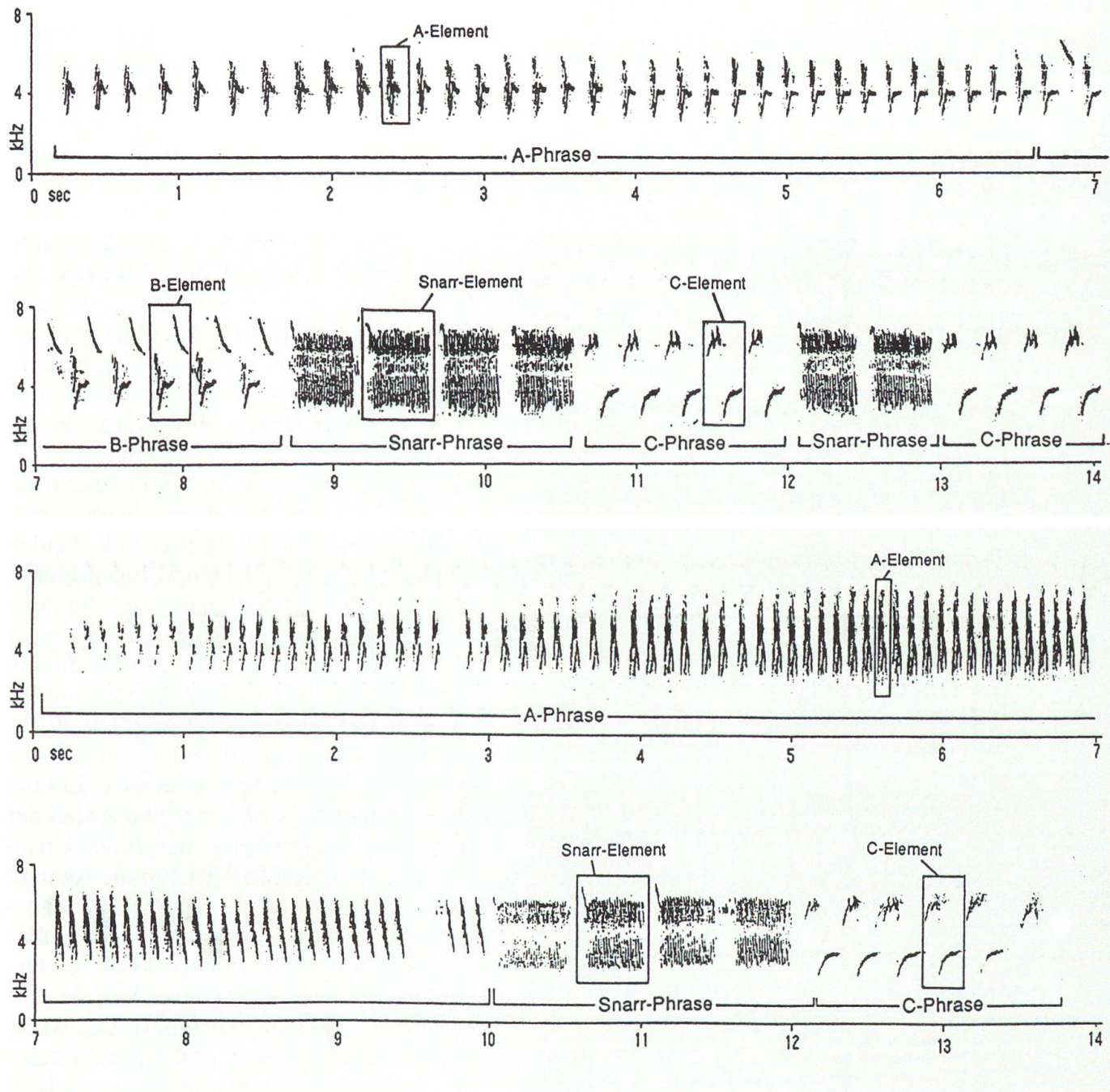


Abbildung 3a und b:
 Vollständige Sonagramme von Fluggesängen zweier Bergpieper-Männchen. Strophe a gliedert sich in je eine Phrase der Elemente A und B und je zwei der Elemente Snarr und C. Strophe B gliedert sich in je eine Phrase der Elemente A, Snarr und C. Zu beachten ist die weitgehende sonographische Übereinstimmung der Elemente Snarr und C und die unterschiedliche Form des Elements A in Abbildung 3a und 3b.

Zwei weitere Elemente (D, E) traten nur sehr selten auf und wurden deshalb von den Auswertungen ausgeschlossen.

Für die statistischen Auswertungen vermass ich jeden Fluggesang gemäss 13 **Strukturvariablen**. Diese waren

Dauer: die absolute Dauer eines Fluggesangs.

Repertoire: Repertoiregrösse eines Individuums, das heisst die maximale Anzahl verschiedener Elemente, die in allen Gesängen eines Männchens gefunden werden konnten.

Repused: durchschnittliche Anzahl gesungener Elemente der verschiedenen Typen pro Singflug. Da Bergpieper-Männchen während eines Singflugs oft nicht alle Elementtypen ihres Repertoires singen, sind die Werte von «Repused» meist tiefer als jene von «Repertoire».

Totelm: totale Anzahl der während einer Strophe geäusserten Elemente.

Anz. A (B, C, Snarr): die totale Anzahl während einer Strophe gesungener A-Elemente, beziehungsweise B-, C-, Snarr-Elemente.

%Anz. A (B, C, Snarr): Prozentualer Anteil der A-Elemente (B-, C-, Snarr-Elemente) an «Totelm».

Ap_{ro} 3: ein Rhythmusmass; es gibt die Anzahl während drei Sekunden gesungener Elemente des Typs A wieder. Diese Variable wurde für B-, C-, Snarr-Elemente nicht erhoben.

Zusätzlich wurden 12 **Frequenz-abhängige Variablen** vermessen, je drei für die Elemente A, B, C und Snarr. Diese waren

A_{low} (B, C, Snarr): unterste Frequenzgrenze (Kilo-Hertz) des Elements A (B, C, Snarr) in den Gesängen eines Individuums.

A_{up} (B, C, Snarr): oberste Frequenzgrenze (Kilo-Hertz) des Elements A (B, C, Snarr) in den Gesängen eines Individuums.

A_{diff} (B, C, Snarr): Differenz zwischen der untersten und obersten Frequenzgrenze (Kilo-Hertz) jedes Elements in den Gesängen eines Individuums.

2.6 Statistische Analysen

620 Fluggesänge von 61 Bergpieper-Männchen wurden analysiert. Die Anzahl registrierter Aufnahmen pro Individuum variierte zwischen drei und 33. Eine Varianzanalyse (ANOVA) zeigte, dass mit nur drei Strophen pro Männchen die Varianz innerhalb eines Individuums signifikant kleiner war als zwischen diesen (Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 5\%$). Daher schien es gerechtfertigt, die Mittelwerte aller Fluggesänge jeweils eines Männchens zu berechnen, unabhängig von der Anzahl aufgenommener Strophen. In der Folge floss jedes Individuum nur einmal, nämlich mittels dieser Mittelwerte, in die Analysen ein.

Da anzunehmen war, dass von den Struktur- und Frequenzvariablen diverse miteinander korrelierten, wurde mit beiden Variablengruppen und allen 61 Individuen je eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt. Diese liefert eine Reihe unabhängiger Faktoren, in denen die jeweils mit diesem Faktor und untereinander korrelierenden Variablen zusammengefasst sind. Die Werte der Originaldaten werden dabei durch die sogenannten «factor scores» ersetzt. Zusätzlich berechnet der Computer den Anteil der Varianz im Datenmaterial, der durch den jeweiligen Faktor erklärt wird. Für die Analyse wurden nur Faktoren mit Eigenwerten > 1 extrahiert und für die Interpretation nur Beiträge («loadings») $> 0,55$ berücksichtigt. Die loadings geben an, wie gut eine Variable mit dem jeweiligen Faktor korreliert. Die Werte liegen zwischen 0 und 1, 0 heisst absolut keine Korrelation, 1 bedeutet maximale Korrelation.

Um zu untersuchen, ob sich zwischen Alters- und Verpaarungsgruppen Unterschiede im Gesang finden liessen, wurde mit den mittels Hauptkomponentenanalyse erhaltenen «factor scores» dieser Gruppen jeweils eine Diskriminanzanalyse durchgeführt. Wenn sich Individuen anhand gewisser Merkmale (z. B. Alter, Geschlecht) eindeutig bestimmten Gruppen zuordnen lassen, untersucht

dieses Verfahren, ob sich die Mitglieder dieser Gruppen auch im Bezug auf andere Merkmale (im vorliegenden Fall die Gesangsvariablen) signifikant unterscheiden.

Für die Untersuchung von altersbezogenen Gesangsunterschieden wurden als Nestlinge beringte, einjährige Sänger mit solchen, die mehr als ein Jahr alt waren (mehrjährige) verglichen. Der Zusammenhang mit dem Verpaarungsstatus wurde mittels Vergleich von verpaarten Männchen mit solchen, die über die ganze Brutsaison unverpaart blieben (Junggesellen) analysiert.

Wenn nicht anders bezeichnet, werden die Werte der Variablen nachfolgend als Mittelwerte \pm Standardabweichung angegeben. Als Signifikanzschwelle wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0.05$ festgelegt.

3. Resultate

3.1 Gesangsaktivität

Bergpieper-Männchen singen unregelmässig im Saisonverlauf. Der Gesang beschränkt sich fast ausschliesslich auf drei Perioden, nämlich

- (1) die Phase der Revieretablierung bis zur Verpaarung,
- (2) die Zeit der Eiablage und Bebrütung des Geleges durch das Weibchen sowie
- (3) teilweise die Zeit nach dem Ausfliegen der Jungvögel oder nach Brutverlust, wenn die Männchen versuchen, ein Weibchen für eine weitere Brut anzulocken.

Die Gesangsaktivität kann von weiteren Faktoren wie der Witterung oder durch Stimulation singender Nachbarn beeinflusst werden.

3.2 Gesangsstruktur

Die Strophenlängen variierten zwischen 6,5 und 33,5 Sek., im Mittel dauerte eine Strophe $15,0 \pm 2,6$ Sek. Die Repertoiregrösse variierte zwischen einem und sechs Elementtypen, durchschnittlich betrug sie $3,3 \pm 2,6$ Elementtypen. Die pro Singflug vorgetragene

Anzahl Elementtypen ($\langle \text{Repused} \rangle$) betrug jedoch nur $2,8 \pm 0,9$. Dies rührt daher, dass während eines Singflugs regelmässig einzelne Elementtypen des Repertoires nicht gesungen wurden.

Element A erschien definitionsgemäss (erstes Element jeder Strophe) in 100% aller Strophen. Element B sangen nur 37% aller Bergpieper-Männchen, und gar nur 7,8% bzw. 1,6% der Männchen sangen Element D und E. Die beiden am Strophenende zu findenden Elemente C und Snarr waren bei je 89% der Vögel zu finden. Bezüglich der Anzahl vorgetragener Elemente dominierte A-Element klar: von den durchschnittlich $79,8 \pm 22,3$ pro Singflug gesungenen Elementen entfielen $80,1 \pm 15,7\%$ auf Typ A, $8,2 \pm 12,1\%$ auf Typ B, $6,6 \pm 6,1\%$ auf Typ C und $4,0 \pm 2,8\%$ auf Typ Snarr. Der Frequenzbereich erstreckte sich von 2917 bis 7367 Hertz.

In Abbildung 3 sind die typischen Strophen zweier Individuen dargestellt. Sie illustrieren die interindividuelle Variabilität in den Elementen des ersten Strophenteils (A- und B-Element), das weitgehende Fehlen solcher Unterschiede am Strophenende (C- und Snarr-Element) sowie die typische Elementabfolge. Die Abfolgen A-B-Snarr-C (Abbildung 3a), A-Snarr-C (Abbildung 3b) und A-C-Snarr waren charakteristisch für 75,0% aller Männchen. Neun weitere Abfolgen (zum Beispiel A-B-C, A-B-Snarr, A-C) die ich fand, waren alle bei weniger als 5% der Individuen zu finden. Die Abfolge der Phrasentypen ist innerhalb der Gesänge eines Tiers sehr beständig. Nur 4,7% aller Männchen veränderten diese Abfolge gelegentlich, bezogen auf die insgesamt 620 Strophen zeigten gar nur 0,8% eine nicht individuentypische Phrasenabfolge.

3.3 Zusammenhänge zwischen Gesangsvariablen

Eine Hauptkomponentenanalyse reduzierte die 13 Strukturvariablen auf fünf voneinander unabhängige Faktoren (Tabelle 1). Diese erklären zusammen 93,3% der Varianz. Die

Faktoren 1 und 3 fassten die Repertoiregrösse, die Anteile der Elemente A und B sowie die den Rhythmus beschreibenden Variablen zusammen. Die Variablen der Elemente C und Snarr wurden zu den Faktoren 2 und 4 zusammengefasst. Faktor 5 beschreibt die Gesangsdauer. Die fast ausschliesslich positiven Werte der loadings (Erläuterung

Variable	Loading
Faktor 1 <Repertoiregrösse> 32,3%	
% Anz. B	0,96
Anz. B	0,95
% Anz. A	-0,92
Repused	0,74
Repertoire	0,69
Faktor 2 <C-Element> 19,8%	
Anz. C	0,98
% Anz. C	0,95
Faktor 3 <Rhythmus> 10,9%	
Apro 3	0,97
Totelm	0,81
Anz. A	0,75
Faktor 4 <Snarr-Element> 19,9%	
Anz. Snarr	0,95
% Anz. Snarr	0,93
Faktor 5 <Strophendauer> 10,4%	
Dauer	0,97
Faktor 6 <C-Frequenz> 24,7%	
Cup	0,94
Cdiff	0,94
Clow	0,91
Faktor 7 <B-Frequenz> 23,7%	
Bup	0,98
Bdiff	0,96
Blow	0,96
Faktor 8 <A-Frequenz> 18,7%	
Adiff	0,96
Aup	0,85
Alow	-0,65
Faktor 9 <Snarr-Frequenz> 25,0%	
Snarrup	0,93
Snarrdiff	0,92
Snarrlow	0,91

Tabelle 1:
Ergebnis zweier Hauptkomponentenanalysen, je eine mit den Strukturvariablen (Faktoren 1–5) und den Frequenzvariablen (Faktoren 6–9). Die Prozentwerte geben den Anteil erklärter Varianz des jeweiligen Faktors wieder.

siehe Abschnitt 2.6) zeigen, dass die zu einem Faktor zusammengefassten Variablen zu meist positiv miteinander korreliert waren. Aus Faktor 3 wird somit ersichtlich, dass die Anzahl Elemente pro Strophe (<Totelm>) vorwiegend durch die Anzahl A-Elemente beeinflusst wird, da diese beiden Variablen beide positiv mit dem Faktor korrelierten. % Anz. A korrelierte negativ, % Anz. B, Repertoire und Repused jedoch positiv mit Faktor 1. Dies bedeutet, dass eine Vergrößerung des Repertoires in den meisten Fällen durch das Singen des B-Elements erreicht wurde, was aber gleichzeitig den Anteil des A-Elements verringerte.

Die jeweils drei Frequenzvariablen der vier Elemente wurden zu je einem element-spezifischen Faktor zusammengefasst (Faktoren 6–9). Zusammen erklären sie 92,1% der Varianz.

3.4 Altersunterschiede

Total 310 Fluggesänge, davon 133 von zwölf Jährlingen und 177 von 20 mehrjährigen Bergpieper-Männchen lieferten die Werte für die Untersuchung von altersabhängigen Unterschieden.

Eine mit den <factor scores> der Hauptkomponentenanalyse (vergleiche Abschnitt 2.6) durchgeführte Diskriminanzanalyse deckte weder univariat noch multivariat bei den Strukturvariablen oder den Frequenzvariablen Unterschiede zwischen den Gesängen von einjährigen und mehrjährigen Bergpieper-Männchen auf ($p > 0,05$, Tabelle 2).

Dieses Ergebnis deckt sich mit dem Befund, dass die Sonagramme der Gesänge von neun während zweier Brutsaisons aufgenommener Männchen keine nennenswerten Unterschiede zeigten (Abbildung 4 zeigt fünf davon). Der Gesang eines Bergpieper-Männchens scheint somit im ersten Lebensjahr fixiert zu werden und sich danach nicht mehr zu verändern.

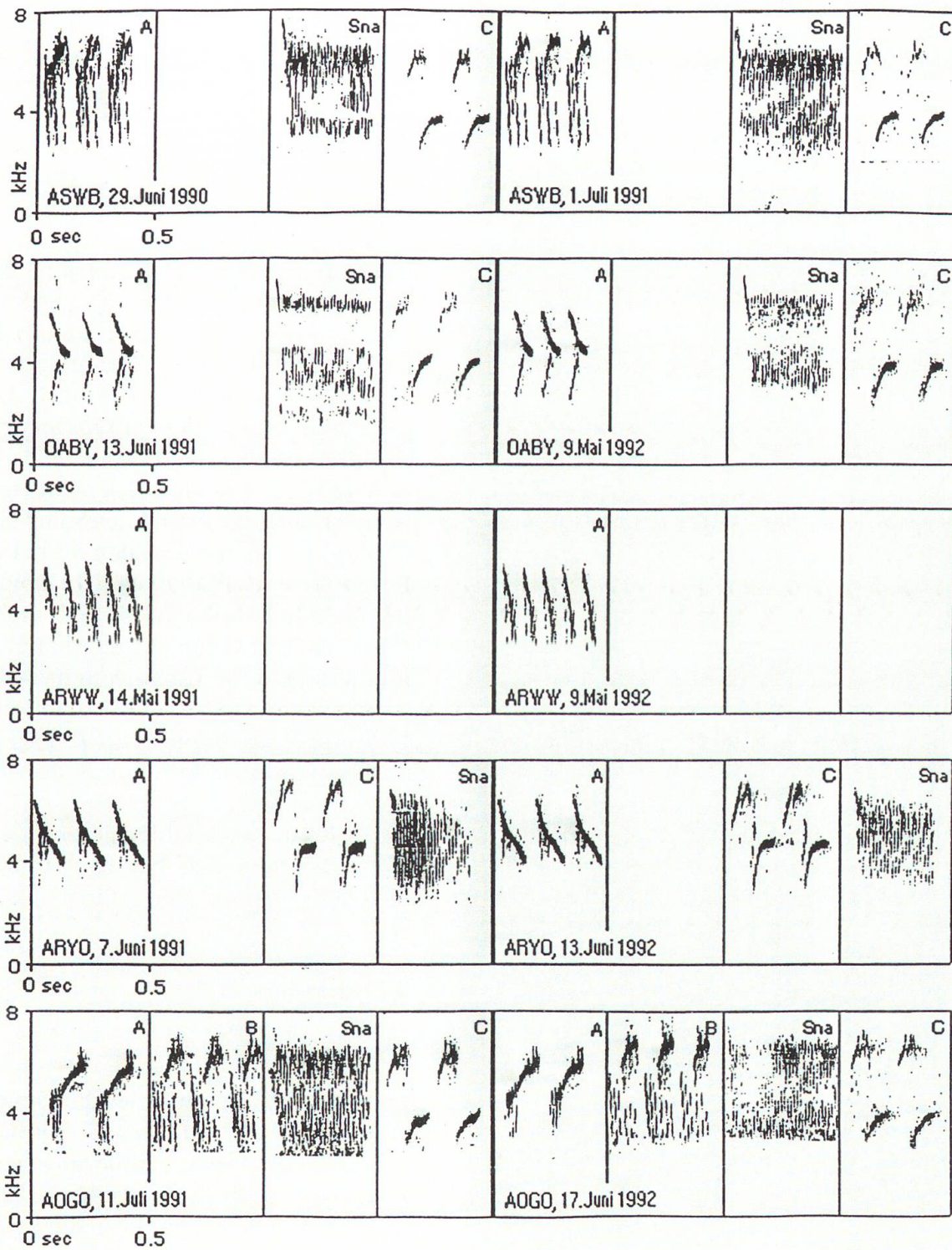


Abbildung 4:
 Elemente aus den Gesängen von fünf Bergpieper-Männchen, aufgenommen in aufeinanderfolgenden Jahren. In den vier linken Feldern sind jeweils Elemente aus dem ersten, rechts aus dem folgenden Jahr abgebildet. Links unten ist das Individuum sowie das Aufnahmedatum angegeben. Der Elementtyp ist rechts oben in jedem Feld angeführt. Leere Felder bedeuten, dass das Individuum den entsprechenden Elementtyp nicht im Repertoire führte.

Faktor	Bezeichnung	F	p
Univariater F-Test			
1	Repertoiregrösse	0,36	0,56
2	C-Element	0,42	0,52
3	Rhythmus	0,51	0,48
4	Snarr-Element	0,40	0,53
5	Strophendauer	3,29	0,08
6	C-Frequenz	1,15	0,29
7	B-Frequenz	2,60	0,12
8	A-Frequenz	0,02	0,89
9	Snarr-Frequenz	0,76	0,39
Multivariater Wilk's λ Test			
1–5	Strukturvariablen	0,44	0,51
6–9	Frequenzvariablen	0,38	0,43

Tabelle 2:
Ergebnisse der Diskriminanzanalysen mit den Struktur- und Frequenzvariablen von zwölf einjährigen und 20 mehrjährigen Bergpieper-Männchen.

Faktor	Bezeichnung	F	p
Univariater F-Test			
1	Repertoiregrösse	1,07	0,31
2	C-Element	0,03	0,87
3	Rhythmus	0,00	0,96
4	Snarr-Element	9,94	0,003
5	Strophendauer	0,56	0,46
6	C-Frequenz	1,48	0,23
7	B-Frequenz	0,44	0,51
8	A-Frequenz	0,03	0,86
9	Snarr-Frequenz	1,11	0,36
Multivariater Wilk's λ Test			
1–5	Strukturvariablen	1,81	0,06
6–9	Frequenzvariablen	0,53	0,20

Tabelle 3:
Ergebnisse der Diskriminanzanalysen mit den Struktur- und Frequenzvariablen von 13 Junggesellen und 44 verpaarten Bergpieper-Männchen.

3.5 Unterschiede gemäss Verpaarungsstatus

Für die Untersuchung der Frage, ob sich über die ganze Brutsaison unverpaarte Männchen (Junggesellen) gesanglich von solchen, die sich verpaaren konnten, unterschieden, standen 589 Fluggesänge von 13 unverpaarten und 44 verpaarten Individuen zur Verfügung.

Die multivariate Diskriminanzanalyse trennt die Strukturvariablen der beiden Gruppen mit einer nur knapp über dem 5%-Signifikanzniveau liegenden Schärfe (Tabelle 3). Wie aus dem univariaten F-Test hervorgeht, scheint diese Trennung vor allem auf Unterschiede beim Faktor 4, das heisst der Variablen des Elementtyps Snarr zurückzuführen sein ($p=0,003$; Tabelle 3). Junggesellen sangen das Snarr-Element signifikant weniger, und der Anteil des Snarr-Elements (% Anz. Snarr) war geringer als bei verpaarten Männchen (Tabelle 4). In beiden Verpaarungskategorien führten je drei Männchen das Snarr-Element überhaupt nicht in ihrem Repertoire. Einen Anteil von 0 bis 5% Snarr wiesen bei den unverpaarten 12 der 13 Bergpieper-Männchen (92,3%) auf, bei den verpaarten jedoch nur 24 der 44 Individuen (54,4%).

Die Frequenzvariablen unterschieden sich nicht zwischen den beiden Gruppen (Tabelle 3).

4. Diskussion

4.1 Gesangsaktivität

Im saisonalen Verlauf wies die Gesangsaktivität drei Gipfel auf. Da zur Zeit des ersten Gipfels, der Revieretablierungsphase, die Weibchen noch weitestgehend abwesend sind, kommt dem Gesang zu dieser Zeit vorwiegend intrasexuelle Bedeutung zu, das heisst er dient vor allem dem Fernhalten anderer Männchen. Mit dem Einzug der Weibchen ins Brutgebiet rückt deren Attraktion in den Vordergrund. Entsprechend dürfte die intersexuelle Bedeutung der Fluggesänge zunehmen. Für diese Annahme spricht

auch, dass die Männchen erneut singen, wenn die Weibchen das Gelege bebrüten, nach Brutverlust oder nach dem Ausfliegen der Erstbrut. BOLLMANN (1996) fand mittels DNA-Analysen in 19% der Bergpieperbruten Junge von einem fremden Vater. Fremdverpaarungen (extra pair fertilisations, EPF) sind somit nicht selten und der Gesang könnte es Weibchen ermöglichen, Kopulationen mit Nachbar-Männchen gezielt zu suchen. Zweitbruten von Männchen mit anderen Weibchen als jene, mit denen eine Erstbrut aufgezogen wurde, kommen ebenfalls vor. Durch ihren Gesang nach dem Ausfliegen der Jungen scheint zumindest ein Teil der Männchen erfolgreich zu demonstrieren, dass sie auf Partnersuche sind.

4.2 Gesang als Qualitätsmerkmal

Der Vergleich von 61 Individuen zeigte, dass 56 (92%) einen eigenen, unverwechselbaren Gesang beherrschen. Diese Variabilität war hauptsächlich auf die Vielfalt bei den Elementen A und B zurückzuführen. In deutlichem Kontrast zu dieser interindividuellen Variabilität im Einleitungsteil einer Strophe steht die weitestgehende akustische Uniformität der Elemente C und Snarr zwischen verschiedenen Männchen.

Bei verschiedenen Singvögeln kann der Gesang nach dem ersten Jahr ändern (EENS et al. 1992, LUNDBERG & ALATALO 1992), doch beim Bergpieper scheint er bereits im ersten Frühjahr unveränderlich fixiert zu sein. Als altersabhängiges Qualitätsmass kommt er somit nicht in Frage.

Unverpaart bleibende Bergpieper-Männchen sangen das Element Snarr signifikant weniger häufig als solche, die sich verpaaren konnten und auch als solche, die sich verpaarten, aber ohne Nachwuchs blieben (REHSTEINER et al. 1998). Unter den verpaarten Männchen befanden sich aber auch solche, die das Snarr-Element überhaupt nicht oder nur selten sangen. Das Element selbst kann somit nicht einziges Kriterium sein, das über Verpaarungschancen entscheidet.

Das Snarr-Element als hauptsächlich Amplituden- (das heisst Intensität-) moduliertes Element mit einem breiten Frequenzband dürfte relativ einfach zu lokalisieren sein. Solche Töne erhöhen einerseits die abschreckende Wirkung auf andere Männchen und steigern die Attraktivität für Weibchen (ARAK 1983, PARKER 1993). Den Weibchen könnte das Snarr-Element rasch Aufschluss über vorhandene Männchen-Dichten geben. Für die Weibchen-Attraktion genügte es, wenn die Mehrzahl der Männchen schnarrt. Dass sich danach auch nicht oder wenig schnarrende Männchen verpaaren können, deutet einerseits darauf hin, dass für Weibchen im Zusammenhang mit der Partnerwahl dieses Merkmal nicht allein entscheidend ist, und andererseits, dass der Gesang wohl nur eines unter mehreren Auswahlkriterien darstellt.

Zusammengefasst zeigt diese Studie einen Zusammenhang zwischen einem spezifischen Gesangselement, dem Element Snarr, und den Fortpflanzungschancen von Berg-

	Anzahl Snarr Junggesellen	ver- paarte	%Anzahl Snarr Junggesellen	ver- paarte
Median	1,7	3,9	2,8	5,0
unteres Quartil	0,3	2,1	0,3	2,5
oberes Quartil	2,5	5,0	4,2	6,2
= (Anz. Individuen)	13	44	13	44

Tabelle 4:

Vergleich der Mediane der Strukturvariablen des Elements Snarr. Der Median teilt die nach Grösse geordneten Messwerte exakt in eine untere und eine obere Hälfte, unteres und oberes Quartile markieren wiederum die 50%-Werte der unterhalb und oberhalb des Medians liegenden Hälften.

pieper-Männchen. Meines Wissens existiert bisher keine Untersuchung, die einen derartigen Zusammenhang unabhängig von Alter und/oder räumlich getrennten Populationen nachweist (O'LOGHLEN & ROTHSTEIN 1995). Die konkreten Mechanismen, die diesen Zusammenhang verursachen, bleiben jedoch unklar. Sie könnten nur durch Experimente genauer untersucht werden.

Verdankungen

Professor Uli Reyer vom Zoologischen Institut der Universität Zürich danke ich herzlich für die Vergabe des Themas sowie die ausgezeichnete Betreuung während der ganzen Projektdauer. Daniel Bauer, Kurt Bollmann, Paul Brodmann, Katja Feldmann, Claudia Rauter und Alex Schläpfer gilt mein Dank für die Unterstützung bei der Feldarbeit im Dischmatal.

Literaturverzeichnis

- ANDERSSON, M. (1994): Sexual selection. – Princeton: Princeton University Press.
- ARAK, A. (1983): Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. – In: Mate choice (Herausgeber P. Bateson): 181–210. Cambridge University Press.
- BOLLMANN, K. (1996): The mating system of the Alpine Water Pipit in a variable environment: ecological, demographic and fitness aspects. – Diss. Univ. Zürich.
- CATCHPOLE, C. K. (1986): Song repertoires and reproductive success in the Great Reed Warbler. – Behav. Ecol. Sociobiol. 19: 439–446.
- CRAMP, S. (1988): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. – Oxford University Press.
- DARWIN, C. R. (1871): The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. – John Murray Press.
- EENS, M., PINXTEN, R. & VERHEYEN, R.F. (1992): No overlap in song repertoire size between yearling and older Starlings *Sturnus vulgaris*. – Ibis 134: 72–76.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & BAUER, K.M. (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas 10/II: Passeriformes. – AULA-Verlag, Wiesbaden.
- KLAUS, S. et al. (1991): Die Birkhühner. – Die Neue Brehm Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- LAMBRECHTS, M. & DHONDT, A.A. (1984): Male quality, reproduction, and survival in the Great Tit (*Parus major*). Behav. Ecol. Sociobiol. 19: 57–63.
- LUNDBERG, A. & ALATALO, R.V. (1992): The Pied Flycatcher. – T & AD Poyser, Calton.
- O'LOGHLEN & ROTHSTEIN, S.I. (1995): Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of Brown-headed Cowbirds. – Behav. Ecol. Sociobiol. 36: 251–259.
- PARKER, T.R. (1983): Mate quality and mating decisions. – In: Mate choice (Herausgeber P. Bateson): 141–164. Cambridge University Press.
- REHSTEINER, U., GEISSER, H. & REYER, H.-U. (1998): Singing and mating success in Water Pipits: one specific song element makes all the difference. – Anim. Behav. 55: 1471–1481.
- SCHLÄPFER, A. (1992): Produktivität, Mortalität und life-time fitness bei einer Wasserpieperpopulation in Abhängigkeit von Habitatqualität, Demographie, Paarungsstrategien und energetischen Einschränkungen. – NF-Zwischenbericht (unpubl.)
- SEARCY, W.A. & ANDERSSON, M. (1986): Sexual selection and the evolution of song. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 507–533.
- WINKLER, R. (1999): Avifauna der Schweiz. – Ornithol. Beob., Beiheft 10.
- YASUKAWA, K., BLANK, J.L. & PATTERSON, C.B. (1980): Song repertoires and sexual selection in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). – Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 233–238.