

Maturitätsarbeit 2026

Das Territorialverhalten des eurasischen
Blässhuhns (*Fulica atra*) im Verlauf der
Brutzeit



Aliena Baumgartner
Betreuung: Marcel Hatt
Kantonsschule Zürcher Oberland
03. April 2026

Abstract

Diese Arbeit untersucht das Territorialverhalten brütender Blässhühner in Abhängigkeit des Brutstadiums. Ziel war es, die Veränderungen der Territorialverteidigungsintensität zwischen den verschiedenen Brutstadien quantitativ darzustellen. Dazu wurden acht Brutpaare an zwei verschiedenen Weihern mittels Videoaufnahmen an insgesamt 23 Beobachtungstagen untersucht. Bei jedem Brutstadium wurden für inter- und intraspezifische Konflikte Anzahl, Dauer und Intensität ermittelt. In beiden Konfliktarten nahmen Anzahl und Dauer von der Nistphase bis in die frühe Jungenaufzucht ab und danach wieder zu. Die Intensität hingegen war in der frühen Jungenaufzucht am höchsten und zu Beginn und Ende der Brutsaison niedriger. Es konnte ein signifikanter Einfluss des Brutstadiums auf die Gesamtzeit in territorialen Konflikten nachgewiesen werden. Die Resultate deuten auf einen Dear-Enemy-Effekt sowie möglicherweise Territory prospecting hin. Aufgrund des zeitlich schwankenden Werts der Jungtiere für die Eltern wurde bei interspezifischen Konflikten ein Intensitätsanstieg in der frühen Jungenaufzucht erwartet. Die Resultate zu Anzahl und Dauer widersprechen dieser Erwartung, was durch den grossen Anteil an Konflikten mit Teichhühnern erklärt werden könnte. Möglicherweise besteht zwischen Bläss- und Teichhuhn interspezifische Konkurrenz, was zu ähnlichen Resultaten wie in intraspezifischen Konflikten führt.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Grundlagen	2
2.1	Allgemeines zu Blässhühnern (Gattung <i>Fulica</i>)	2
2.1.1	Verbreitung, Merkmale, Nahrung	2
2.1.2	Vergleichbarkeit des eurasischen Blässhuhns (<i>Fulica atra</i>) mit dem amerikanischen Blässhuhn (<i>Fulica americana</i>)	3
2.2	Brutzeit bei Blässhühnern	3
2.2.1	Nist- und Brutphase	3
2.2.2	Jungtiere	4
2.3	Allgemeines zur Territorialität	6
2.3.1	Weshalb Territorien	6
2.3.2	Voraussetzungen für die Entstehung von Territorien	7
2.3.3	Verteidigung von Territorien	7
2.4	Territorialverhalten bei Blässhühnern	8
2.4.1	Territoriale Displays bei Blässhühnern	8
2.4.2	Vokales Territorialverhalten	10
2.5	Territorien in der Brutzeit	11
2.5.1	Theorien und Modelle	11
2.5.2	Frühere Studien zum Territorialverhalten von Blässhühnern während der Brutzeit	13
2.6	Hypothesen	16
2.6.1	Definition der Hypothesen	16
2.6.2	Intensität intraspezifischer Konflikte	17
2.6.3	Intensität interspezifischer Konflikte	18
3	Material und Methoden	18
3.1	Datenaufnahme und Kategorisierung	18
3.1.1	Im Feld	18
3.1.2	Auswertung der Videos	20
3.2	Standorte und Aufnahmedaten	22
3.2.1	Standorte	22
3.2.2	Aufnahmedaten	24
3.3	Statistische Auswertung	25
3.3.1	Modellerstellung	25
3.3.2	Modellauswertung	26
3.3.3	Bezeichnungen	27
4	Resultate	28
4.1	Datengrundlage	28
4.2	Häufigkeit	28
4.2.1	Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte	29
4.2.2	Anzahl interspezifischer Aggressionen	32
4.2.3	Varianz zwischen den Brutpaaren	35

4.3	Dauer	36
4.3.1	Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte	37
4.3.2	Dauer interspezifischer Aggressionen	39
4.3.3	Varianz zwischen den Brutpaaren	40
4.3.4	Gesamtzeit in territorialen Konflikten	41
4.4	Vergleich der Konfliktarten	43
4.5	Intensität	45
4.5.1	Neue Verhaltensweise "Bepicken" (B)	45
4.5.2	Auswertung Intensität	45
4.5.3	Unterschiede in Dauer und Häufigkeit einzelner Verhaltensweisen	46
4.5.4	Test durch Modellvergleiche	49
4.5.5	Versuch: Intensitätsskala anhand Rangierung der Verhaltensweisen	50
4.6	Territorialkonflikte je nach Witterung	52
4.7	Paired Displays als Abschluss von Konflikten	53
4.8	Weitere Beobachtungen	54
4.8.1	Brutbeginn, Populationsdichte, Jungtiere	54
4.8.2	Situation der Nichtbrüter	55
5	Diskussion	55
5.1	Häufigkeit	55
5.1.1	Anzahl intraspezifischer Konflikte	55
5.1.2	Anzahl interspezifischer Aggressionen	59
5.1.3	Unterschiede zwischen den Brutpaaren	62
5.2	Dauer	62
5.2.1	Dauer intraspezifischer Konflikte	62
5.2.2	Dauer interspezifischer Aggressionen	63
5.2.3	Gesamtzeit in territorialen Konflikten	64
5.3	Intensität	66
5.3.1	Intensität intraspezifischer Konflikte	66
5.3.2	Intensität interspezifischer Konflikte	66
5.3.3	Rangierte Intensitätsskala	67
5.3.4	Spezielle Beobachtungen zu einzelnen Displays	67
5.4	Paired Displays	68
5.4.1	Anzahl und Dauer	68
5.4.2	Paired Displays gegen verschiedene Eindringlinge	69
5.5	Weiteres	69
5.5.1	Brutbeginn, Jungtiere, Populationsdichte	69
5.5.2	Nichtbrüter	70
5.5.3	Mögliche Fehlerquellen	71
6	Zusammenfassung	72
7	Reflexion	75

8	Literaturnachweise	76
8.1	Abbildungsnachweise	80
9	Dank	80
10	Anhang	81
10.1	Detaillierte Daten zu Brutpaaren und Beobachtungstagen	81
10.2	Spezielle Beobachtungen	81
10.2.1	Hell gefärbte Jungtiere (Rittwegweiher)	82
10.2.2	Aggression zwischen Jungtieren (Rittwegweiher)	83

Abbildungsverzeichnis

1	Verbreitung des eurasischen Blässhuhns.	2
2	Bettelndes Jungtier.	5
3	Patrolling.	8
4	Charging.	8
5	Splattering.	9
6	Fighting.	9
7	Paired Display.	9
8	Swanning.	10
9	Churning.	10
10	Nestverteidigungsintensität nach Alter der Jungtiere aus MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988)	12
11	Hypothese Verteidigungsintensität.	17
12	Altersschätzung Jungtiere.	19
13	Standort Rittwegweiher.	23
14	Standort Wändhüslenweiher.	24
15	Anzahl Territorialkonflikte (alle Aufnahmen).	28
16	Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte.	29
17	R-Code Konfliktanzahl intraspezifisch	29
18	Vorhergesagte vs. beobachtete Anzahl Konflikte (intraspezifisch).	30
19	Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte je nach Eindringling.	31
20	Vertreibung von Jungtieren.	32
21	Anzahl interspezifischer Territorialkonflikte.	32
22	R-Code Konfliktanzahl interspezifisch	33
23	Vorhergesagte vs. beobachtete Anzahl Konflikte (interspezifisch).	33
24	Angepasste Anzahl interspezifischer Konflikte.	34
25	Territorialkonflikte nach Zeit seit Brutphasenbeginn.	35
26	Dauer Territorialkonflikte (alle).	36
27	Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte.	37
28	R-Code Konfliktdauer intraspezifisch	37
29	Vorhergesagte vs. beobachtete Dauer (intraspezifisch).	38
30	Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte je nach Eindringling.	38
31	Dauer interspezifischer Territorialkonflikte.	39
32	R-Code Konfliktdauer interspezifisch	39

33	Vorhergesagte vs. beobachtete Dauer (interspezifisch).	40
34	Dauer von Konflikten nach Brutstadium und Brutpaar.	41
35	Gesamtzeitanteile für territoriale Aktivität.	41
36	R-Code Gesamtzeitmodelle	42
37	Modellvorhersagen für die Gesamtzeit in Konflikten.	43
38	Interaktionsgrafiken für Konflikanzahl und -dauer und Gesamt- konfliktzeit.	44
39	R-Codes Interaktionsmodelle	44
40	Anteile der Verhaltensweisen an Gesamtzeit.	45
41	Dauer und Anzahl einzelner Verhaltensweisen.	47
42	R-Codes Verhaltensmodelle	49
43	Modellvorhersagen Verhaltensweisen	50
44	Intensität territorialen Verhaltens.	51
45	Anzahl Konflikte nach Lufttemperatur und Sonnenbedeckung. . .	52
46	Paired Display: Anteil Konflikte mit PD, Dauer, Eindringlinge. .	53
47	Paired Displays vorhergehende Verhaltensweisen.	54
48	Unbestimmte Vogelart.	81
49	Graureiher (<i>Ardea cinerea</i>) auf Nest von W3.	81
50	Hell gefärbtes Jungtier von R4.	82
51	Konflikt zwischen Jungtieren.	83

Tabellenverzeichnis

1	Bezeichnungen für die Brutstadien	20
2	Bezeichnungen der territorialen Verhaltensweisen	21
3	Bezeichnungen für Reviereindringlinge.	21
4	Wichtige Daten Rittwegweiher	22
5	Wichtige Daten Wändhüslenweiher	23
6	Beobachtungstage und Startzeiten	24
7	Statistische Bezeichnungen	27
8	Anzahl ausgewerteter Videoaufnahmen pro Brutpaar und -stadium	28
9	Anzahl von Territorialkonflikten pro Brutstadium	28
10	Anzahl und Arten bei interspezifischen Aggressionen	34
11	Vergleiche durch Wilcoxon signed-rank Tests.	43
12	Vergleich zwischen Additiv- und Interaktionsmodellen.	45
13	Vergleich der <i>Two-Part</i> -Modelle.	50
14	Tage, Brutstadien, Sichtbarkeit der Brutpaare	81

1 Einleitung

Wie stark soll ein Tier sein Territorium verteidigen? Bei Vögeln hängt diese Frage besonders zur Brutzeit auch damit zusammen, mit welcher Verteidigungsintensität die individuelle Fitness maximiert werden kann. Die individuelle Fitness ist dabei definiert als die Fähigkeit, reproduktionsfähigen Nachwuchs zu erzeugen (MANRUBIA 2023). Schutz und Versorgung der Brut benötigen Energie, die jedoch gleichzeitig auch in das eigene Überleben investiert werden muss.

Die Beobachtung territorialen Verhaltens während der Brutzeit kann also Aufschluss geben über den Wert, den die Brut zu verschiedenen Zeitpunkten für die Elterntiere hat.

Das Blässhuhn (*Fulica atra*) ist als häufiger und stark territorialer Wasservogel (bspw. BOY UND SALATHÉ 1987) geeignet für Studien zu territorialem Verhalten in der Brutzeit. Bisher haben sich allerdings wenige Studien quantitativ mit dem Territorialverhalten von Blässhühnern während der Brutzeit auseinandergesetzt. GULLION (1953) beschreibt qualitativ das Territorialverhalten des amerikanischen Blässhuhns (*Fulica americana*) im Jahresverlauf und auch während der Brutzeit. BOY UND SALATHÉ (1987) erstellten ein Time Activity Budget für das eurasische Blässhuhn (*Fulica atra*) und berechneten den prozentualen Anteil der Zeit, der für verschiedene Verhaltensweisen aufgewendet wird, darunter Territorialverhalten. RYAN UND DINSMORE (1979) taten dasselbe für das amerikanische Blässhuhn in Relation zum Alter. MA ET AL. (2011) beschäftigten sich mit der Territoriumsgröße und der Anzahl territorialer Konflikte von eurasischen Blässhühnern während der Nist-, Lege- und Brutphase. Die genannten Studien kamen teilweise zu unterschiedlichen Ergebnissen, was den Verlauf der Intensität der Revierverteidigung anbelangt. In der Brutphase beispielsweise gibt es Studien, die gegenüber der Nistphase von weniger Konflikten, andere von gleich vielen oder sogar mehr Konflikten sprechen. Auch während der Jungenaufzucht beobachten einige Studien eine Abnahme territorialer Aktivität, andere eine Zunahme. Zudem wurde nicht überall klar definiert, was genau als territoriale Verhaltensweise gilt.

Das Ziel dieser Arbeit ist es, die Veränderung der Intensität der Revierverteidigung quantitativ darzustellen, und dabei zwischen Häufigkeit und Dauer territorialer Konflikte sowie der Intensität der Verhaltensweisen zu unterscheiden. Dazu wurden folgende Fragen gestellt:

Leitfragen

1. Verändert sich mindestens einer der drei gewählten Faktoren Häufigkeit und Dauer der Territorialkonflikte und Intensität der Verhaltensweisen zwischen den verschiedenen Brutstadien (Nistphase, Brutphase, Jungtiere in vier verschiedenen Phasen) in inter- und intraspezifischen Konflikten signifikant?
2. Falls ja: Welche der drei Faktoren verändern sich, und wie verändern sie sich?

2 Grundlagen

2.1 Allgemeines zu Blässhühnern (Gattung *Fulica*)

2.1.1 Verbreitung, Merkmale, Nahrung

Die Informationen in diesem Abschnitt stammen, wenn nicht anders angegeben, aus TAYLOR UND VAN PERLO (1998), S. 527-534.

Das eurasische Blässhuhn ist eine Art aus der Familie der Rallen (*Rallidae*) und der Gattung der Blässhühner (*Fulica*). Es kommt in ganz Eurasien (bis 66 °N) sowie in Teilen Nordafrikas und Australiens vor. Die Art wird in vier Unterarten unterteilt, die sich in Grösse und teils in der Farbgebung unterscheiden: *Fulica atra atra* (untersuchte Unterart; von den Azoren bis nach Japan, in Teilen Nordafrikas), *Fulica atra lugubris* (Nordosten Neuguineas und Osten Javas), *Fulica atra novaeguineae* (Neuguinea und Papua Neuguinea) und *Fulica atra australis* (Australien, Tasmanien und Neuseeland).

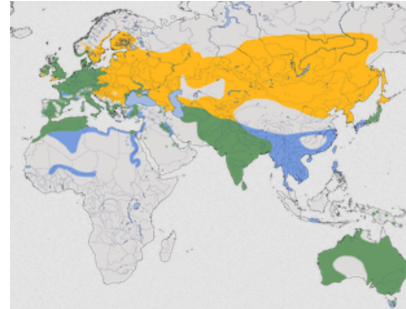


Abbildung 1: Verbreitung des eurasischen Blässhuhns. Brutgebiete gelb, Ganzjähriges Vorkommen grün, Überwinterung blau. Neuseeland hier nicht gezeigt.
Trepte A.: Blässhuhn. <https://www.avifauna.info/kranichvoegel/rallen/blaesshuhn/> (abgerufen 10.10.2025).

Die Länge von Adulttieren variiert zwischen 36 und 45 cm, und ausser der roten Iris, der weissen Blesse und den grünen bis orangefarbenen Füßen (verändert sich mit dem Alter [CRAWFORD 1978]) ist der ganze Körper dunkelgrau bis schwarz. Das Blässhuhn ist die einzige in der Schweiz heimische Rallenart mit Schwimmklappen an den Zehen (VOGELWARTE SCHWEIZ 2025). Weibchen sind in der Regel etwas kleiner als Männchen; dieser Unterschied kann jedoch nur im direkten Vergleich festgestellt werden (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, S. 519). Eurasische Blässhühner sind saisonal monogam, teilweise auch über mehrere Jahre. Nicht alle Populationen migrieren im Winter; in Europa tun das vor allem Populationen aus dem Norden Europas und dem Osten Mitteleuropas über kurze Strecken. Das eurasische Blässhuhn ist also ein Teilzieher. Brutvorkommen gibt es in Mitteleuropa bis zu 1000 m.ü.M (teilweise bis zu 1800 m.ü.M. in den schweizer Alpen, in Neuguinea bis zu 3700 m.ü.M; diese Werte könnten sich seit 1998 mit höheren Temperaturen geändert haben). Ansonsten bevorzugt das Blässhuhn nährstoffreiche und wenig tiefe, stehende bis langsam fließende Gewässer mit Schilfzonen.

Blässhühner sind zwar omnivor (sowohl pflanzliche als auch tierische Nahrung), ernähren sich jedoch hauptsächlich vegetarisch. Die Nahrung besteht aus Wasser- und teilweise Landpflanzen, Insekten, Spinnen und Mollusken.

Rallen sind vor allem frühmorgens und am späten Nachmittag aktiv. Nach der Brutsaison ziehen migrierende Blässhühner in Gruppen ab; die Ankunft erfolgt

meist schon in Paaren (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, S. 537). Laut GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973, S. 535) sind Blässhühner ausserhalb der Brutzeit oft in Verbänden von bis zu tausenden Blässhühnern anzutreffen, oft auch in Gesellschaft von Tauch- und Schwimmenten. Nichtbrüter halten sich auch während der Brutzeit oft in Gruppen auf. Selbständige Jungtiere sind ebenfalls oft in Geschwistergruppen unterwegs.

2.1.2 Vergleichbarkeit des eurasischen Blässhuhns (*Fulica atra*) mit dem amerikanischen Blässhuhn (*Fulica americana*)

In dieser Arbeit werden wie in anderen Studien zum eurasischen Blässhuhn (Bsp. GADSBY 1978 oder MA ET AL. 2011) oft Arbeiten zum amerikanischen Blässhuhn (*Fulica americana*; andere Art aus der Gattung *Fulica*) zitiert, da für dieses in GULLION (1952) viele und genaue Beschreibungen zu territorialen Verhaltensweisen verfügbar sind. Diese sind gemäss meiner Beobachtungen auch für das eurasische Blässhuhn zutreffend.

GULLION (1952) schreibt in seiner Studie zu den Displays amerikanischer Blässhühner (*Fulica americana*), der Gebrauch der Unterchwanzdecken für die Kommunikation sei eine Gemeinsamkeit der Vertreter der Gattung *Fulica* und vieler der Gattung *Gallinula* (Bsp. Teichhuhn). Diese Unterschwanzdecken sind bei fast allen Arten weiss, Ausnahmen sind das eurasische Blässhuhn (*Fulica atra*) und das Kammlässhuhn (*Fulica cristata*), bei denen sie schwarz sind (DRESSER 1903 in GULLION 1952). Welche Bedeutung die Unterschwanzdecken bei diesen beiden Arten haben, ist unklar. Ansonsten bemerkt GULLION (1952) eine starke Ähnlichkeit zwischen den Displays des amerikanischen und des eurasischen Blässhuhns (wie auch zwischen dem amerikanischen Blässhuhn und dem Teichhuhn [*Gallinula chloropus*]).

Aufgrund der beschriebenen Ähnlichkeiten wird hier auch Literatur zum amerikanischen Blässhuhn (*Fulica americana*) verwendet.

Wenn im Folgenden vom “Blässhuhn” geschrieben wird, ist damit *Fulica atra atra* gemeint; gehört die Information zu einer anderen Art (z.B. zum amerikanischen Blässhuhn *F. americana*) oder Unterart, wird das entsprechend angegeben.

2.2 Brutzeit bei Blässhühnern

2.2.1 Nist- und Brutphase

Die Informationen in diesem Abschnitt stammen, wenn nicht anders angegeben, aus GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973), S. 537-540.

Bei Standvögeln können Reviere ganzjährig verteidigt werden (GULLION 1953; *F. americana*), bei Zugvögeln bilden sich Reviere oft erst eine Weile nach Ankunft am Brutgewässer.

Die Brutzeit kann drei bis vier Monate dauern. Der Start der Saison wird stark durch die geografische Lage und die Temperaturen beeinflusst. Letzte Gelege

einer Saison wurden in der Schweiz Anfang August beobachtet. Für den Neststandort sind Schutz durch die Vegetation und Wasseranschluss wichtig; es gibt aber auch Brutpaare, die ungeschützt auf offener Wasserfläche brüten.

Das Nest wird meist aus dem Material der umgebenden Vegetation gebaut, manchmal wird auch eine Haube erstellt. Der Aussendurchmesser beträgt 25 bis 55 cm, der Durchmesser der Mulde 16 bis 30 cm (TAYLOR UND VAN PERLO 1998, S. 534). Das Männchen baut anfangs mehrere Nester und entscheidet sich dann für eines, das von beiden Brutpartnern weitergebaut wird (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973). Zusätzlich baut das Männchen eine bis fünf Huderplattformen (TAYLOR UND VAN PERLO, S. 534).

Die Gelegegröße bewegt sich zwischen drei und zwölf Eiern, wobei täglich eines gelegt wird. Bebrütet werden sie von beiden Brutpartnern (GULLION 1954; *F. americana*) ab drei bis vier Tagen (bei Nachgelegen schon am ersten Tag). Die Brutphase dauert 21 bis 26 Tage.

2.2.2 Jungtiere

Schlüpfen Die Informationen aus GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973) stammen im folgenden Abschnitt von S. 559-560.

Rallen sind *subprecocial*, also Halbnestflüchter. Das heisst, sie können das Nest sofort verlassen und den Eltern folgen, werden aber anfangs noch gefüttert (GILL 2006, S. 471).

Junge Blässhühner verlassen ihr Nest normalerweise nach einem halben bis nach vier Tagen (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973); GULLION (1954) schreibt von einem bis zwei Tagen beim amerikanischen Blässhuhn. Bei Störung können sie jedoch schon nach einer Stunde (HUBER 1.c. in GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973) aus dem Nest fliehen. Da die Jungtiere in Abständen von etwa einem Tag schlüpfen, betreut und hudert jeweils ein Elternteil die schon geschlüpften Jungtiere, das andere brütet die Verleibenden aus (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, GULLION 1954[*F. americana*]). BAUER ET AL. (1973) schreiben dabei, dass das Weibchen den Rest ausbrütet, während das Männchen die geschlüpften Jungtiere begleitet; bei GULLION (1954; *F. americana*) ist es genau umgekehrt. Darüber, dass sich die Jungtiere, nach dem Schlüpfen auf die Elterntiere aufteilen, sind sich die Autoren wieder einig. Die Aufteilung von Jungtieren geschieht bei Vögeln dann, wenn nicht genügend Nahrung vorhanden ist, dass ein Elternteil alle Jungtiere versorgen kann (MARTIN 1987). Während des Schlüpfens wird ein Hudernest gebaut, wo die Jungtiere (zuerst nur die erstgeschlüpften, später alle) nachts und teilweise tagsüber von einem Elternteil gehudert (gewärmt) werden (GULLION 1954; *F. americana*).

Entwicklung Der folgende Abschnitt zur Entwicklung der Jungtiere orientiert sich, wenn nicht anders angegeben, an GULLION (1954; *F. americana*).

Im Alter von zwei Tagen können die Jungtiere schon gut schwimmen und betteln nach Futter (Abbildung 2). Sie haben ein schwarzes Daunenkleid und am Kopf gelbe bis rote Federn. Die Federn am Bauch und teilweise auch am Rücken sind nach spätestens sechs Tagen weiss gebleicht. Zu dieser Zeit beginnen die

Jungtiere auch zu tauchen (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, S. 559: nach 5-6 Tagen) und die Kampfposition der Eltern nachzuahmen.

Die Tauch- und Kampffähigkeiten werden nach zehn Tagen schon sehr gut beherrscht. Mit spätestens elf Tagen lernen sie, fremden und aggressiven Blässhühnern auszuweichen, nachdem sie zuvor jedem Altvogel gefolgt sind (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, S. 559). Nach 15 Tagen bleichen die bunten Kopffedern aus, nun tragen die Jungtiere ein dichtes, schwarzes Daunenkleid, das an den Spitzen ausgebleicht ist. Gleichzeitig bewegen sie sich nun unabhängig von den Eltern und können selbst nach Nahrung tauchen. Gehudert werden sie tagsüber nur noch selten.

Mit 16 bis 20 Tagen werden die Jungtiere weniger oft gefüttert, sind aber bis mit etwa 30 Tagen noch oft in Begleitung der Eltern. Danach fressen sie meist in Geschwistergruppen ohne die Eltern. Auch GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973, S. 559) schreiben, dass die Jungtiere im Alter von vier bis fünf Wochen nicht mehr gefüttert werden. Mit 25 Tagen erscheinen auf der Brust zwei weisse Flecken, die sich im Lauf der nächsten Tage über den ganzen Hals bis zum Kopf ausbreiten. Nach dreissig Tagen reagieren Jungtiere auf gegen sie gerichtete aggressive Displays fremder Adulttiere mit Flucht und verjagen auch selbst Eindringlinge aus dem Revier ihrer Eltern.

Mit etwa 55 Tagen sind die Jungtiere völlig selbständig, die Körperfedern sind dunkelgrau und der Schnabel wird weiss. Laut GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973) beginnen sie in diesem Alter zu fliegen, GULLION (1954) hat erste Flugversuche mit 75 Tagen beobachtet. Mit 80 Tagen sehen sie, bis auf den gräulichen Schnabel, die grünblauen Beine und das noch kleine Stirnschild, aus wie Adulttiere. Zur selben Zeit verlassen sie normalerweise auch das Territorium ihrer Eltern.

Wichtige Übergänge in der Entwicklung der Jungtiere sind also der Beginn des Tauchens mit 5-6 Tagen, die Fähigkeit zum selbständigen Nahrungserwerb und zur unabhängigen Bewegung von den Eltern mit ungefähr 15 Tagen, das Fressen in Geschwistergruppen ganz ohne die Eltern mit etwas mehr als 30 Tagen und zuletzt die Flugfähigkeit und Selbständigkeit (flügge) mit 55 (bzw. 75) Tagen.



Abbildung 2: Ein bettelndes, ca. 4 Tage altes Jungtier.
©Marco Sulzer (2025, pers. comm.)

2.3 Allgemeines zur Territorialität

Begriffserklärungen

Fitness: Fähigkeit eines Lebewesens, reproduktionfähigen Nachwuchs zu erzeugen (MANRUBIA 2023).

Life history: Untersucht die Strategien von Arten, ihr eigenes Überleben und die Reproduktion auszubalancieren (STEARNS 1992, S. 1-5) und dadurch ihre Fitness zu maximieren.

Konkurrenz: “Konkurrenz existiert dann, wenn die Menge einer ökologischen Ressource für die Anzahl Individuen, die sie ausbeuten, weniger als optimal ist” [*Übers. d. Verf.*](BROWN 1964).

Interspezifisch, Intraspezifisch: Interspezifische Konflikte sind Konflikte zwischen verschiedenen Arten, intraspezifische solche innerhalb einer Art.

2.3.1 Weshalb Territorien

Ein Territorium ist ein von einem oder mehreren Organismen verteidigtes Gebiet, das dem Tier (meist Wirbeltiere, auch einige Wirbellose) je nach Art des Territoriums Ressourcen wie Futter, Nistplätze oder Ruheplätze sichert, die zu seiner Fitness beitragen (THE EDITORS OF ENCYCLOPAEDIA BRITANNICA 2025).

Die Fitness eines Lebewesens hängt von der Fähigkeit ab, reproduktionfähigen Nachwuchs zu erzeugen (MANRUBIA, 2023) - dazu muss es sowohl Energie in sein eigenes Überleben als auch in seine Reproduktion investieren. Reproduktion benötigt allerdings Energie (Eiproduktion, Brüten und Versorgung der Jungtiere [und damit weniger Zeit zur Nahrungsaufnahme]) (MARTIN 1987), die vom Überleben des Individuums abgezogen wird. Um seine Fitness zu maximieren, muss jede Tierart eine möglichst gute Balance zwischen Reproduktion und dem eigenen Überleben finden.

Wenn ein Tier sein Territorium verteidigt, sollte das also zu seinem eigenen Überleben oder zu seinem Fortpflanzungserfolg beitragen (BROWN 1964).

Besonders bei Tierarten wie dem Blässhuhn mit “grossen” Territorien (für Futter, Paarung und Jungenaufzucht) ist der Besitz eines Territoriums oft Voraussetzung zur Paarung und zum Nisten (BROWN 1964). GULLION (1954; *F. americana*) schreibt, dass ein Territorium bei Blässhühnern eine Störung der Paarbildung und Paarung durch Artgenossen verhindert; ausserdem bietet es einen Nistplatz sowie gesicherte Nahrung für Eltern- und Jungtiere (MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD 1988).

Eine weitere Funktion von Territorien ist die Regulation der Populationsdichte: bei dichter Besiedlung eines Gebiets bildet sich eine Population von nicht-brütenden Individuen (*Floaters*). Diese hat - abhängig von der Dichte (*Density dependence*) - einen Einfluss auf die Populationsgrösse (HUNT 1998), da

*Floater*s u.a. durch direkte Störung einen negativen Effekt auf den Bruterfolg der brütenden Tiere haben können (LÓPEZ-SEPULCRE UND KOKKO 2005). Dies verhindert weiteres Populationswachstum. Gleichzeitig sorgt die Population an *Floater*n, die in leerwerdende Territorien nachrücken, für Stabilität (HUNT 1998).

2.3.2 Voraussetzungen für die Entstehung von Territorien

***Economic defendability*: Ein Modell zum Verteidigungspotenzial von Ressourcen.** Das Modell der *Economic defendability* (“ökonomisches Verteidigungspotenzial”) stammt von Jerram L. Brown, der sich in seinem Artikel “The evolution of diversity in avian territorial systems” mit der Frage beschäftigte, unter welchen Bedingungen Territorien bei Vögeln entstehen. Die Informationen im folgenden Absatz stammen aus dieser Publikation (BROWN 1964).

Die Verteidigung eines Territoriums durch aggressives Verhalten bringt Kosten in Form von Verletzungsrisiken, weniger Wachsamkeit gegen Fressfeinde, verlorene Gelegenheiten zum Fressen oder zur Paarung sowie Energiekosten mit sich (TUMULTY 2022). All diese Kosten können die Fitness eines Lebewesens verringern. Gleichzeitig sichert das Territorium Ressourcen, die für das eigene Überleben und die Reproduktion erforderlich sind.

Die Grundvoraussetzung für die Entstehung von Territorialität ist also eine Balance zwischen den Kosten und Nutzen (siehe Abschnitt 2.3.1) der Verteidigung eines Gebiets.

Territorien entstehen ausserdem nur dann, wenn erstens Konkurrenz um eine Ressource (z.B. Nistplätze, Nahrung) besteht und diese zweitens verteidigt werden kann.

Dass eine Ressource verteidigt werden kann, heisst, dass sie weder sehr selten (dann würden sich die Kosten der Verteidigung nicht auszahlen) noch sehr reichlich vorhanden ist (dann gäbe es keine Konkurrenz) und dass sie ausserdem nicht regelmässig über ein Gebiet verteilt ist (HOWARD 2024). Zudem soll das Gebiet von der verfügbaren Zeit und der Energie her verteidigt werden können. Die Intensität der Konkurrenz ist sowohl von der Populationsdichte als auch von der Verfügbarkeit der Ressource abhängig; bei höherer Populationsdichte und gleichbleibender Verfügbarkeit wird die Konkurrenz steigen. Aggressivität gegenüber Artgenossen ist also eine Reaktion auf Konkurrenz.

2.3.3 Verteidigung von Territorien

Territorien können auf verschiedene Arten verteidigt werden; durch Geruchs- oder Lautmarkierungen, visuelle Signale oder physische Kämpfe (HOWARD 2024). Die Reihenfolge, in der territoriale Verhaltensweisen genutzt werden, ist oft vorhersagbar. Energetisch günstige und risikoarme Verhaltensweisen sollten am häufigsten benutzt werden. Wenn diese einen Eindringling nicht abhalten, werden energetisch immer aufwendigere und risikoreichere Verhaltensweisen gezeigt, bis hin zu physischen Kämpfen (HOWARD 2024).

2.4 Territorialverhalten bei Blässhühnern

2.4.1 Territoriale Displays bei Blässhühnern

Die Inhalte des folgenden Abschnittes stammen, falls nicht anders angegeben, von GULLION (1952; *F. americana*). Er beobachtete 14 verschiedene Displays (Verhaltensweisen), davon sieben zur Territoriumsverteidigung, die auch für das eurasische Blässhuhn zutreffend sind. Fünf davon sind intraspezifisch, zwei interspezifisch. In den Klammern stehen jeweils die später gebrauchten Abkürzungen. Die intraspezifischen Verhaltensweisen lassen sich nach ihrer Intensität ordnen: *Patrolling* hat die geringste Intensität, danach kommt *Charging*, *Splattering*, und zuletzt *Fighting*. Paired Display ist zwar ausschliesslich intraspezifisch, gehört aber nicht in diese Eskalationsfolge, da es weniger der Vertreibung von Eindringlingen als der Bekräftigung der Reviergrenzen dient. Er hat somit eine eher deeskalierende Funktion.

Patrolling (Patrouillieren, P) Dieses Verhalten wird gezeigt, wenn sich ein anderes Blässhuhn der Reviergrenze nähert, aber noch nicht eingedrungen ist. Der Kopf wird dafür leicht nach vorne gestreckt, die Nackenfedern aufgestellt.

Oft reicht diese Drohhaltung, andere Reviere intraspezifisch zu verteidigen, andere Arten zeigen jedoch keine Reaktion darauf (eine Ausnahme ist die Schwarzkopfruderente (*Oxyura jamaicensis*)). RYDER (1959; *F. americana*) schreibt, dass auch die meisten (anderen) Entenarten darauf reagieren. Abbildung 3 zeigt oben die Zeichnung von GULLION (1952) und unten die für diesen Display typischen aufgestellten Nackenfedern.



Abbildung 3: Patrolling.
Oben: nach GULLION (1952). Foto unten: ©Marco Sulzer (2025, pers. comm.)

Charging (Verfolgen, C) Ist ein Eindringling schon im Revier gelandet, bevor der Revierbesitzer die Gelegenheit zu einem *Patrolling*-Display hatte, wird dieses Verhalten gezeigt. Der Hals ist weit nach vorne gestreckt, die Nackenfedern aufgestellt und die Blesse gut sichtbar. In dieser Position schwimmt der Revierinhaber schnell auf den Eindringling zu und geht, wenn das Display keine Wirkung zeigt, in *Splattering* über (meist auf den letzten 10 m (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973)). Andere Blässhühner reagieren auf diesen Display oft bereits aus 30 m Entfernung. Auf diese Haltung reagieren auch verschiedene Entenarten und das Teichhuhn (*Gallinula chloropus*).



Abbildung 4: Charging. Meist sind die Bugwellen weniger hoch als auf diesem Bild.
©Marco Sulzer (2025, pers. comm.)

Splattering (Fluglauf, S) Eine schnellere Verfolgung ist *Splattering*, in dem das Blässhuhn flügel Schlagend über das Wasser rennt.

Splattering ist auch bei der Flucht (vor einem angreifenden Blässhuhn oder einer anderen Gefahr) oder beim Anlauf zum Fliegen zu beobachten. Als Unterscheidungsmerkmal gilt die Kopfhaltung: Nur beim territorialen Fluglauf ist der Kopf horizontal ausgestreckt; bei der Flucht wird der Hals nach oben gehalten. Dieses Display wird sowohl in intra- als auch in interspezifischen Konflikten benutzt.



Abbildung 5: Splattering.
©Marco Sulzer (2025, pers. comm.)

Fighting (Kämpfen, F) Wenn keiner der zuvor vorgestellten Displays zur Verteidigung ausreicht, kommt es zu Kämpfen. Diese folgen nicht immer auf andere Displays; zwischen Nachbarn sind sie jedoch oft durch *Paired Displays* unterbrochen.

Laut GULLION (1952) können in einem einzigen Kampf bis zu vier Individuen involviert sein, meistens sind es jedoch nur zwei. Die Blässhühner sitzen auf den Schwanzfedern, die Flügel sind nach hinten abgepreizt, auf dem Wasser und versuchen einander mit jeweils einem Fuss zu packen und mit dem anderen zu schlagen. Auch das Picken mit dem Schnabel kommt vor,



Abbildung 6: Fighting.
©Marco Sulzer (2025, pers. comm.)

um den Gegner aus dem Gleichgewicht zu bringen, was jedoch selten funktioniert. Das Ziel ist es jeweils, den Gegner auf den Rücken zu bringen. Wenn möglich werden dem Verlierer danach die Federn ausgerupft, während er unter Wasser gedrückt wird. Die Flucht geschieht in diesem Fall oft tauchend.

Auch dieses Verhalten ist ausschliesslich intraspezifisch. GULLION (1952) berichtet von nur viertägigen Blässhühnern in der Kampfposition.

Paired Display, PD *Paired Display* bildet normalerweise den Abschluss aggressiven Verhaltens und findet meist an einer Reviergrenze statt. Der Kopf wird tief gehalten, die Flügel hoch über den Rücken gewölbt, die Schwanzfedern senkrecht aufgestellt. “Die Gegner [...] geraten dabei an der Reviergrenze oft bis fast zur Berührung aneinander und schwimmen sich hin und her drehend an der Grenze entlang (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973)”. Im *Paired Display* sind jeweils zwei oder mehrere Tiere involviert, oft sind beide Teile eines



Abbildung 7: Paired Display.
©Marco Sulzer (2025, pers. comm.)

Brutpaars dabei. Es kommt vor, dass nur ein Tier diese Haltung zeigt, zum Beispiel ein Revierbesitzer gegen einen Nichtbrüter. Solche Situationen dauern jedoch nie länger an und werden von GULLION (1952) nicht als *Paired Display* gewertet.

Paired Displays werden manchmal von Kämpfen unterbrochen; und oft picken oder tauchen die Blässhühner nach diesem Display nach Futter, das sie jedoch selten fressen.

Diese Verhaltensweise ist ausschliesslich intraspezifisch.

Swanning, SW Dieses Verhalten wird ausschliesslich interspezifisch und zur Verteidigung von Nest und Jungtieren verwendet. “Eindringlinge” können sowohl Tiere als auch Objekte sein. *Swanning* sieht ähnlich aus wie *Paired Displays*, jedoch sind die Flügel dabei auch zur Seite gestreckt, sodass das Blässhuhn mindestens doppelt so gross wirkt. Diese Beschreibung gilt für das amerikanische Blässhuhn. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973) beschreiben kein derartiges Verhalten, es ist also nicht sicher, ob das auch für das eurasische Blässhuhn gilt.



Abbildung 8: Swanning.
Nach GULLION (1952).

Churning (Wassertreten), CH Dieses Verhalten tritt auf, wenn *Swanning* nicht geholfen hat, die Brut zu verteidigen. Zudem kann es nach einem Territorialkonflikt auftreten, um “Dampf abzulassen”. RYDER (1959; *F. americana*) schreibt, dass dieses Display oft gegen grosse Arten wie Reiher verwendet wird, da diese auf *Swanning* nicht reagieren. Abbildung 9 zeigt das einzige mir verfügbare Bild zu dieser Verhaltensweise, auf dem das Display einigermaßen erkennbar ist. Es stammt aus der Videoaufnahme am 30.3.2025 am Wändhülsenweiher (W1).



Abbildung 9: Churning.
Eigene Abbildung.

2.4.2 Vokales Territorialverhalten

Singvögel machen oft durch Gesang auf verteidigte Gebiete und die Präsenz eines Brutpaares aufmerksam (NOTTEBOHM ET AL. 1975). Blässhühner gehören nicht zu den Singvögeln und haben anatomisch bedingt weniger komplexe Lautäusserungen (FU ET AL. 2021). Solche Rufe sind kürzer und weniger komplex als Gesänge und werden oft in verschiedenen Situationen genutzt, wobei die Deutung vom Kontext, dem rufenden Individuum wie auch von der Reaktion anderer Tiere abhängt (NOTTEBOHM ET AL. 1975).

GULLION (1952) beschreibt beim amerikanischen Blässhuhn verschiedene mit

dem Territorialverhalten zusammenhängende Rufe; darunter “*intimidation notes*” (Einschüchterungsrufe), die am Rand eines Territoriums geäußert werden und auf die oft Kämpfe folgen, “*perturbation notes*” (Störungsrufe), die in Zeiten mit hoher territorialer Aktivität zwischen Angriffen vorkommen, sowie ein “Knurren” gegen Eindringlinge, das oft von Swanning oder Churning begleitet wird.

FU ET AL. (2021) unterscheiden vier verschiedene Vokalisierungsarten, wobei ein Ruf bei verschiedenen Verhaltensweisen vorkommen kann. Territoriale Rufe kommen darin als Variation einer in sehr vielen Kontexten verwendeten Rufart vor und werden als “gehetzt und laut” [Übers. d. Verf.] beschrieben. Sie werden während Charging und Fighting benutzt (FU ET AL. 2021).

Zusätzlich zu diesen Vokalisierungen rufen Blässhühner vom Spätwinter bis in den frühen Sommer bei nächtlichen Flügen (NOCMIG 2026, XENO-CANTO 2026). Aufgrund des Zeitpunktes (während der Brutsaison) und ihrer repetitiven Struktur werden diese Rufe mit territorialen Flügen in Verbindung gebracht (NOCMIG 2026).

2.5 Territorien in der Brutzeit

2.5.1 Theorien und Modelle

Es gibt verschiedene Theorien und Modelle, die vorherzusagen versuchen, unter welchen Bedingungen Tiere ihr Territorium wie stark verteidigen sollten. Dazu gehören spieltheoretische Modelle, die die Eskalation von Konflikten auf Basis individueller Entscheidungen und evolutionärer Stabilität (ESS; *Evolutionary stable strategy*) vorhersagen. Solche Modelle basieren darauf, wie viel ein Tier durch eine Eskalation zu gewinnen oder verlieren hat, sowie auf der Einschätzung seines Kontrahenten (Bsp. BRIFFA UND HARDY 2013). Unten werden Konzepte vorgestellt, die das Verhalten der Brutpaare aufgrund des Wertes ihrer Ressourcen und der Effektivität von Verteidigung in verschiedenen Brutstadien behandeln (*Reproductive Value*, Potential zu weiterer Brut, *Dear Enemy*-Effekt). Sie funktionieren nicht wie in der Spieltheorie als generelle Entscheidungsmodelle, sondern als Erklärungsansätze, die für die Vorhersage der Verteidigungsvariation in der Brutzeit wie in dieser Arbeit besser geeignet sind.

Vorhersage anhand des *reproductive value* der Jungtiere Je höher der Wert einer Brut ist, desto mehr sollte in sie investiert werden, denn eine solche Brut erhöht die Fitness der Elterntiere. Der Wert einer Brut wird durch ihren *reproductive value* (RV) bestimmt. Der RV sagt aus, wie stark Individuen aus verschiedenen Altersklassen zum Wachstum der Population beitragen (STEARNS 1992). MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988) haben ein damit zusammenhängendes Modell zur Vorhersage der Verteidigung des Nests gegen Raubtiere erstellt (dies betrifft also v.a. interspezifische Konflikte). Nestverteidigung definieren sie als “Verhalten, das die Wahrscheinlichkeit einer Schädigung des Nestinhalts (Eier/Jungtiere) verringert und gleichzeitig das Verletzungs- oder Todesrisiko des Elterntiers erhöht” [Übers. d. Verf.]. Diese Definition hängt

zusammen mit dem *Trade-off* zwischen Überleben der Eltern (und damit ihrer zukünftigen Fortpflanzung) und Überleben der Brut (MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD 1988). Trade-off heisst, dass ein Tier zwischen zwei oder mehr Dingen entscheiden oder sie ausbalancieren muss - "will" es mehr Energie in die momentane Brut investieren und dafür früh sterben (und sich künftig nicht mehr fortpflanzen können) oder mehr Energie für sein eigenes Überleben aufwenden und dafür wenig in die momentane Brut investieren?

Solche Trade-offs gibt es viele im Leben eines Organismus, die Wissenschaft der *Life Histories* befasst sich mit den Strategien, wie verschiedene Lebewesen solche Trade-offs ausbalancieren (STEARNS 1992, S.5). Das Trade-off zwischen Überleben der Eltern und Überleben der Brut kann auch auf die Verteidigung der Brut ausserhalb des Nests bezogen werden. Der folgende Abschnitt dazu stammt, wenn nicht anders angegeben, aus MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988). Der RV einer Brut steigt mit deren steigendem Alter (solange, bis sie das Alter mit der höchsten Reproduktionsrate erreicht hat (STEARNS 1992).

Bis die Jungtiere das Nest verlassen können, sollte die Verteidigung also proportional zu ihrem Wert steigen. Während sie selbständiger werden, steigt ihr RV zwar weiterhin, doch sie können immer besser selbst für ihr Überleben sorgen. Der Wert der Verteidigung durch die Eltern sinkt dabei, denn gleichbleibend intensive Verteidigung wäre bei selbständigen Jungtieren Energieverschwendung. Abbildung 10 (aus MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD [1992]) zeigt diesen Verlauf der Verteidigungsintensität. Bei Nestflüchtern sollte die höchste Intensität während des Schlüpfens erreicht werden, denn ab diesem Zeitpunkt können sie schon selbst für sich sorgen. Nesthocker hingegen verlassen ihr Nest erst später, bis dahin sollte die Verteidigungsintensität bei ihnen weiter steigen.

Die Verteidigungsintensität hängt aber nicht nur vom RV der Jungtiere ab, ein anderer Faktor ist auch deren Anzahl (TRIVERS 1972).

Vorhersage anhand des Potenzials zu einer weiteren Brut Das RV-Modell betrachtet erst den Wert einer - der gegenwärtigen - Brut. Ein zusätzlicher Faktor, der die Verteidigungsintensität während der Brutzeit beeinflussen könnte, ist das Potential der Eltern, eine weitere Brut aufzuziehen. Während der Brutzeit sinkt die Wahrscheinlichkeit, noch eine Brut aufziehen zu können (wenig Zeit und Energiereserven übrig). Je kleiner die Möglichkeit, nochmals zu brüten,

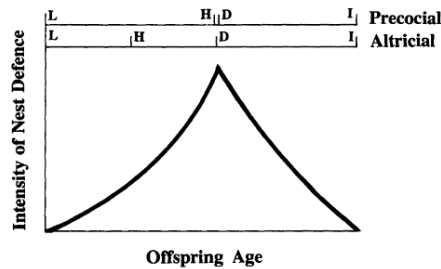


Abbildung 10:
Nestverteidigungsintensität nach Alter der Jungtiere. L = Legen der Eier (*laying*), H = Schlüpfen (*hatching*), D = Verlassen des Nests (*departure*), I = Unabhängigkeit (*independence*). Precocial = Nestflüchter, Altricial = Nesthocker.
Nach MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988).

desto stärker sollte also die Verteidigung der aktuellen Brut sein. Wenn die Eltern gegen Ende der Saison keine Möglichkeit zu einer nächsten Brut haben und die aktuelle Brut stirbt, dann haben sie ihre Fitness nicht maximiert. Dasselbe passiert, wenn sie Anfang der Saison (wenn es noch Möglichkeit zu einer zweiten Brut gibt) alle Energie in die Verteidigung einer Brut investieren und dafür später nicht mehr brüten können. Der optimale Weg wäre es also, Jungtiere am Anfang der Saison weniger und dann immer mehr zu verteidigen. Dasselbe gilt auch für das Alter der Eltern; wenn sie schon alt sind, sollten sie stärker verteidigen, weil sie in ihrem Leben nur wenige weitere Brutmöglichkeiten haben werden. MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1992) schreiben allerdings auch, dass frühere Studien (WEATHERHEAD 1979A; WEATHERHEAD, nicht publiziert in MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD 1988) einen viel grösseren Einfluss des Alters der Jungtiere nahelegen.

Der *Dear Enemy*-Effekt Wenn Territoriumsgrenzen zwischen Nachbarn einmal etabliert sind, zeigen die Territoriumsbesitzer weniger Aggression gegenüber den Nachbarn als gegenüber fremden Artgenossen. Dieser Effekt wird *Dear Enemy*-Effekt genannt (TUMULTY 2022) und bezieht sich hauptsächlich auf intraspezifische Konflikte. Er kommt bei vielen Tierarten vor, die als Einzeltiere oder Paare ein Territorium verteidigen (gehört ein Territorium einer ganzen Gruppe, gibt es oft einen gegenteiligen Effekt, den *Nasty Neighbor*-Effekt [CHRISTENSEN UND RADFORD 2018]).

Da territoriale Nachbarn selbst ein Territorium haben, sind sie eine kleine Bedrohung, denn sie wollen nur ihr eigenes Gebiet verteidigen (TUMULTY 2022). Fremde Tiere allerdings sind oft Nichtbrüter (*floaters*), die noch ein Territorium zu etablieren versuchen und somit eine grössere Bedrohung sind (TUMULTY 2022).

Weniger Aggression gegenüber Nachbarn minimiert die Verteidigungskosten für den Revierbesitzer, und die hohe Aggression gegenüber Fremden schützt vor dem Verlust des Territoriums. Dies ist eine Begründung, warum der *Dear Enemy*-Effekt adaptiv sein kann (die Fitness erhöht), die andere ist die Familiarität zwischen den Nachbarn (TUMULTY 2022). Wenn die Territorien etabliert sind, sind auch die *RHPs* durch wiederholte Konflikte bekannt. *RHP*, steht für *Resource Holding Potential*, also “die Fähigkeit eines Tieres, während eines Kampfes eine Ressource zu erhalten oder zu behalten” [Übers. d. Verf.] (BRIFFA UND HARDY 2013, S.2). Bei einem fremden Tier trifft das nicht zu, und das *RHP* des Gegners muss durch eine Eskalation des Konflikts herausgefunden werden (TUMULTY 2022).

2.5.2 Frühere Studien zum Territorialverhalten von Blässhühnern während der Brutzeit

In einer früheren Studie (MA ET AL. 2011) wurde beobachtet, dass wenig intensive Displays (“warning”) von der Nist- bis zur Brutphase am häufigsten sind (für nachfolgende Brutstadien gibt es keine Daten). In dieser Studie wurde zwischen drei territorialen Verhaltensweisen (“warning”, “expelling” und “fighting”)

unterschieden. "Warning" beschreibt dabei wahrscheinlich dasselbe Display wie Patrolling.

Auch wurde beobachtet, dass Blässhühner beim Brüten manchmal die Nähe zu anderen Wasservögeln suchen. Dies vor allem bei Schwarzhalstauchern (*Podiceps nigricollis*) und Lachmöven (*Larus ridibundus*).

Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*), Haubentaucher (*Podiceps cristatus*) und Stelzenläufer (*Hipantopus hipantopus*) wurden ihrerseits in der Nähe von Blässhühnern toleriert.

(MA ET AL. 2011). Nachfolgend wird die vorhandene Literatur zum Territorialverhalten von Blässhühnern in verschiedenen Brutstadien diskutiert.

Nistphase Vor Beginn der Nistphase besitzen die meisten Blässhühner schon den Kern ihres Brutterritoriums; auch nichtresidente Blässhühner haben zu dieser Zeit meist schon ein Territorium etabliert (GULLION 1953). Amerikanische Blässhühner verteidigen dabei im Winter kleinere Territorien als in der Brutsaison, was bei euasischen Blässhühnern umgekehrt ist (GULLION 1953 und GADSBY 1978). Während der Nistphase beobachtete GULLION (1953) einen Anstieg der territorialen Aktivität. Territorien wurden erweitert, und aggressive Displays wurden sowohl häufiger als auch intensiver. MA ET AL. (2011) beobachteten ebenfalls zusätzlich zur allgemein höheren Aggressivitätsrate die meisten Kämpfe, also intensivere Verhaltensweisen, in diesem Brutstadium. Auch BOY UND SALATHÉ (1987), RYAN UND DINSMORE (1980; *F. americana*) und RYDER (1959; *F. americana*) berichten in der Nistphase von der höchsten intraspezifischen Aggressivität. Letzterer argumentiert allerdings auch, dass später in der Saison in der höheren Vegetation Konflikte auch unbemerkt bleiben können. BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten (interspezifisch) regelmässig Aggressionen gegen Teichhühner (*Gallinula chloropus*), verschiedene Entenarten, Reiher und auch gegen Nutrias (*Myocastor coypus*; also nicht nur gegen Vögel). Zudem wird berichtet, dass die Blässhühner oft herumschwammen, um ihr Territorium zu sichern. Das Herumschwimmen wurde in der Studie als Lokomotion (Fortbewegung) gezählt, möglicherweise ist damit auch Patrolling gemeint (die Kategorie "intraspecific aggression" wird nicht weiter spezifiziert). Während der Nistphase werden die Territorien etabliert, sodass in späteren Brutstadien mehr Zeit für die Betreuung der Jungtiere (brüten, füttern) bleibt (BOY UND SALATHÉ 1987). Dass die Blässhühner in dieser Phase relativ zu den anderen viel Zeit zum Fressen aufwendeten (♂55 %, ♀74 % der Gesamtzeit), reflektiert den Energieaufwand für die folgenden Brutphase (BOY UND SALATHÉ 1987).

Brutphase BOY UND SALATHÉ (1987) sowie GULLION (1953; *F. americana*) beobachteten in der Lege- und Brutphase eine starke Abnahme territorialen Verhaltens (sowohl inter- als auch intraspezifisch). Ausserdem schreiben BOY UND SALATHÉ (1987), dass die Lokomotion (Fortbewegung; auch zur Reviersicherung beobachtet) um mehr als die Hälfte reduziert wurde. Allerdings bezieht sich diese Angabe offenbar nicht auf die Zeit, in der territoriales Verhalten möglich ist (also die Zeit ausserhalb des Nests), sondern auf die Gesamtzeit, die das

Brüten mit einschliesst. MA ET AL. (2011) fanden eine lineare Abnahme des Prozentanteils territorialen Verhaltens (an der Gesamtzeit) von der Nist- über die Lege- bis zur Brutphase ($R^2 = 0.648$, $p = 0.009$), wobei die interspezifische Aggression auf gleichem Niveau blieb. GULLION (1953; *F. americana*) beobachtete ebenfalls eine Abnahme territorialer Aktivität. Als Begründung führt er an, dass das Nest und die Eier durch den brütenden Vogel immer geschützt sind und somit nicht direkt verteidigt werden müssen. Aber weder MA ET AL. (2011) noch GULLION (1953) spezifizieren, auf welche Gesamtzeit sich die Angabe bezieht. RYAN UND DINSMORE (1980; *F. americana*) berechneten ihre Angaben als Prozent der Zeit, die die Blässhühner nicht brütend verbrachten. Sie fanden eine deutliche Abnahme (fast Halbierung) in der intraspezifischen Aggression gegenüber der Nistphase. Die interspezifische Aggression hingegen nahm insgesamt zu; variierte jedoch stark zwischen ♂/♀ und den Altersklassen.

Schlüpfen der Jungtiere Während des Schlüpfens der Jungtiere berichtet GULLION 1953 (*F. americana*) von sehr viel Aggression, besonders interspezifisch und auch gegen Arten, die keine Fressfeinde sind. Zuvor (Nist- und Brutphase) beobachtete er nur sehr wenige interspezifische Konflikte. Ein möglicher Grund für den starken Anstieg könnte sein, dass die Blässhühner ihre Hudernester gegen alle möglichen Kompetitoren verteidigen (GULLION 1953). Auch RYDER (1959; *F. americana*) schreibt von der höchsten interspezifischen Aggressivitätsrate kurz nach dem Schlüpfen. Allerdings waren später in der Brutsaison auch mehr andere Vögel auf dem Beobachtungsgebiet, was mit der erhöhten Aggression in Zusammenhang stehen könnte (RYDER 1959). MA ET AL. (2011) schreiben von einer starken Abnahme der intraspezifischen Territorialverteidigung während des Schlüpfens, und teils guten “Nachbarschaftsverhältnissen” ohne Konflikte. In der interspezifischen Aggressivität beobachteten sie zwischen der Nistphase und dem Schlüpfen der Jungtiere keine Veränderung.

Jungenaufzucht In dieser Periode werden keine Territorien mehr aufgebaut oder erweitert. Die Blässhühner sind mit den Jungtieren und der Instandhaltung ihrer Territorien beschäftigt (GULLION 1953; *F. americana*). GULLION (1953) schreibt auch, dass die interspezifische Aggression sinkt, wenn die Jungtiere unabhängig werden. BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten während der Jungenaufzucht am wenigsten Aggression, sowohl inter- als auch intraspezifisch. Auch bei RYAN UND DINSMORE (1980; *F. americana*) nahmen die intraspezifischen Konflikte hier am wenigsten Zeit ein (verglichen mit Nist- und Brutphase), die interspezifische Aggression war noch höher als in der Brutphase. Beide Studien definierten die Jungenaufzuchtphase als “ab dem Schlüpfen bis die Jungtiere nicht mehr erkennbar sind”; möglicherweise resultiert dieser Anstieg aus der hohen interspezifischen Aggression während des Schlüpfens.

Zusammenfassung Alle gesichteten Studien sind sich über die starke intraspezifische Aggression in der Nistphase einig. In der Brutphase schreiben ebenfalls alle über eine Abnahme des intraspezifischen Territorialverhaltens, wobei

bei vielen nicht klar ist, ob die Angabe auf die gesamte Zeit oder auf die Zeit ausserhalb des Nests bezieht. In RYAN UND DINSMORE (1980; *F. americana*) ist überdies ein Anstieg der interspezifischen Territorialität erkennbar. Während des Schlüpfens steigt die interspezifische Aggression, MA ET AL. (2011) berichten von einer Abnahme intraspezifischer Aggressivität. Während der Jungenaufzucht gibt es immer noch wenig interspezifische Konflikte (bzw. noch weniger als beim Schlüpfen), und die meisten Studien berichten von abnehmender interspezifischer Aggression. RYAN UND DINSMORE (1980) hingegen beobachteten hier einen Aufstieg, der jedoch möglicherweise mit dem Höhepunkt beim Schlüpfen erklärt werden könnte, da das Schlüpfen hier zur Kategorie Jungenaufzucht gehörte.

Die einzigen Studien, die das Thema quantitativ untersucht haben, sind MA ET AL. (2011), RYAN UND DINSMORE (1980) und BOY UND SALATHÉ (1987). BOY UND SALATHÉ (1987) beziehen sich in der Brutphase auf die gesamte verfügbare Zeit (inklusive brüten), in MA ET AL. (2011) wird nicht klar, auf welche Gesamtzeit sie sich beziehen. Zum Verlauf der territorialen Aktivität in der Jungenaufzuchtphase gibt es nur qualitative Beobachtungen oder Zeitbudgets für die gesamte Phase.

Die grössten Uneinigkeiten zwischen den Studien betreffen den Verlauf interspezifischer Konflikte. In der Brutphase beobachteten GULLION (1953) und BOY UND SALATHÉ (1987) keine Veränderung zu der Nistphase, MA ET AL. (2011) schreiben von einer Abnahme und RYAN UND DINSMORE (1980) von einer Zunahme. Auch beim Schlüpfen der Jungtiere beobachteten MA ET AL. (2011) keine Veränderung bei interspezifischen Konflikten, GULLION (1953) und RYDER (1959) hingegen schreiben von einer starken Zunahme.

2.6 Hypothesen

2.6.1 Definition der Hypothesen

1. **Verändern sich die drei gewählten Faktoren** Häufigkeit und Dauer der Territorialkonflikte und Intensität der Verhaltensweisen zwischen den verschiedenen Brutstadien signifikant?

- **H₀ (Nullhypothese):** In keinem der Faktoren der Verteidigungsintensität (Häufigkeit und Dauer der Territorialkonflikte und Intensität der Verhaltensweisen) gibt es eine signifikante Veränderung zwischen den Brutstadien.
- **H₁ (Alternativhypothese):** Es gibt eine signifikante Veränderung mindestens eines der Faktoren der Verteidigungsintensität (Häufigkeit und Dauer der Territorialkonflikte und Intensität der Verhaltensweisen) zwischen den Brutstadien.

2. **Falls H₁ angenommen wird:** Welche Faktoren verändern sich, und wie verändern sie sich?

Abbildung 11 zeigt die anhand der Konzepte in diesem Kapitel qualitativ vorhergesagten Intensitätsverläufe für inter- und intraspezifische Konflikte.

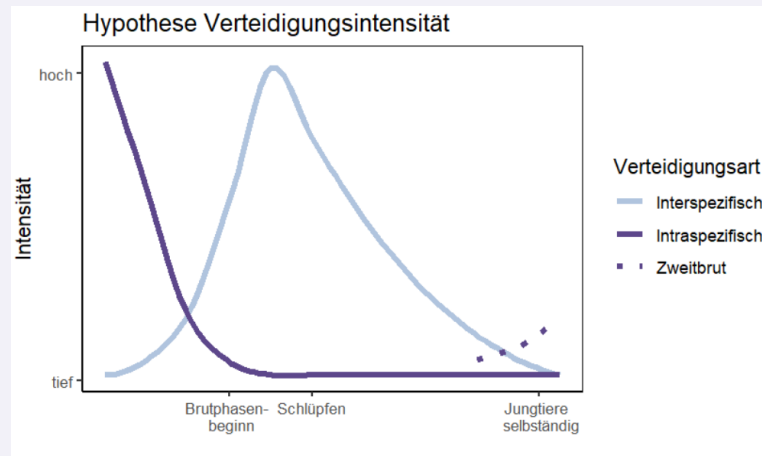


Abbildung 11: Hypothese zum Verlauf der Verteidigungsintensität während der Brutzeit; Erklärung unten.

2.6.2 Intensität intraspezifischer Konflikte

Wegen des *Dear Enemy*-Effekts sollte die intraspezifische Aggression in der Nistphase, also bei der Etablierung der Territorien, am höchsten sein. Wenn die Nachbarn sich bekannt sind, sollte sie sinken. Während der Jungenaufzucht sollte sie wegen des *Dear Enemy*-Effekts und der Beschäftigung mit dem Nachwuchs (brüten, danach füttern, hudern etc.) tief bleiben. Diese Annahmen stimmen mit den früheren Studien zu diesem Thema überein (siehe 2.5.2). Brütet ein Paar ein zweites Mal, könnte gegen Ende der ersten Brut (also vor dem Brüten für die zweite Brut) die intraspezifische Aggressivität nochmals ansteigen, um die Reviergrenzen erneut zu festigen. Auf mindestens einem der untersuchten Weiher (Rittwegweiher) leben residente Blässhühner, die auch im Winter ihre Territorien verteidigen. In der Nistphase sollte die Territorialität trotzdem erhöht sein, weil die Grenzen gefestigt und gegen *Floater*s, die ebenfalls brüten wollen, verteidigt werden müssen.

Überlegungen zu den einzelnen Faktoren: In intraspezifischen Konflikten sollten sich alle drei Faktoren verändern. Anfangs sind mehr, längere und intensivere (Eskalation) Konflikte notwendig, um das *RHP* (*Resource Holding Potential*) des Nachbarn einzuschätzen. *Floater*s werden zu Beginn der Saison (wenn noch Chancen auf eine Brutmöglichkeit bestehen) öfters in Reviere eindringen und Konflikte provozieren. Solche Konflikte sollten ebenfalls anfangs

länger dauern und eskaliert werden, da es hier noch mehr zu gewinnen gibt. Später in der Saison wird die Chance auf einen geeigneten Brutplatz kleiner, und *Floater*s sollten die Grenzen eher respektieren und schneller auf Warnsignale reagieren.

2.6.3 Intensität interspezifischer Konflikte

Wegen des mit dem Alter der Jungtiere immer grösser werdenden *RV* (*reproductive value*) der Jungtiere sollte die interspezifische Aggression ab dem Legen der Eier steigen. Da Blässhühner Halbnestflüchter sind und sich kurz nach dem Schlüpfen schon selbst in Sicherheit bringen können, sollte danach die Verteidigung trotz des weiterhin steigenden *RV* wieder sinken (weil sie unnötig wird). Falls Paare nochmals brüten, sollte die gesamte Verteidigungsintensität erhöht werden, da die Chance, ein weiteres Mal zu brüten, sinkt. Alle Studien berichten über die höchste Verteidigungsintensität während des Schlüpfens (bzw. während der Jungenaufzucht, wenn dies eine Kategorie war). Auch ein Anstieg während der Brutphase sowie ein Absinken im Verlauf der Jungenaufzucht wurde dokumentiert.

Überlegungen zu den einzelnen Faktoren: Bei interspezifischen Konflikten sollte sich die Intensität der Verteidigung verändern, da sie den Wert der verteidigten Ressource widerspiegelt. Die Intensität sollte überdies während der ganzen Zeit grösser sein als in intraspezifischen Konflikten, da nicht alle anderen Arten auf wenig intensive Displays wie *Patrolling* reagieren. Die Häufigkeit ist, neben der "Empfindlichkeit" der Blässhühner auch abhängig vom Druck von aussen, also zum Beispiel wie viele und wie absichtlich andere Wasservögel eindringen. Laut früheren Studien (2.5.2) sind Blässhühner besonders rund ums Schlüpfen sehr empfindlich, möglicherweise, weil sie Hudernester verteidigen müssen. Die Häufigkeit sollte sich also verändern. Die Dauer sollte wenig variieren, da Konflikte langer Dauer häufig zur Einschätzung des *RHP* des Nachbarn dienen, was bei anderen Arten (die nicht um dieselben Ressourcen konkurrieren) wenig relevant ist.

3 Material und Methoden

3.1 Datenaufnahme und Kategorisierung

3.1.1 Im Feld

Daten wurden von Mitte März bis Ende Juni an zwei verschiedenen Standorten mithilfe von Videos aufgenommen. Wenn möglich wurden wöchentlich Daten zu beiden Weihern aufgenommen. Jeweils 2.5 Stunden \pm 20 Minuten vor Dämmerungsbeginn (LÄNDERDATEN 2025) wurden halbstündige Videoaufnahmen gestartet, die jeweils die Territorien aller Brutpaare abdeckten. Während der Aufnahmen wurden Anhaltspunkte für die spätere Auswertung notiert; zum

Beispiel, wenn sich ein Tier auf dem Nest befand, sodass territoriale Interaktionen ausgeschlossen waren.

Zusätzlich wurden bei allen Besuchen die Beginnzeit, Temperatur, Bedeckung der Sonne in 3 Stärken (1 = nicht, 2 = teilweise, 3 = vollständig oder fast vollständig bedeckt), Anzahl Brutpaare, Anzahl Nichtbrüter, Art und Anzahl anderer anwesender Wasservögel sowie weitere Bemerkungen notiert. Für jedes Blässhuhnbrutpaar wurden das Brutstadium (in Tabelle 1), falls vorhanden die Anzahl Jungtiere und weitere Beobachtungen festgehalten.

Die Videoaufnahme als Methode wurde gewählt, da so alle Brutpaare in demselben Zeitraum beobachtet werden konnten und damit für alle dieselben Bedingungen herrschten. Ausserdem konnten so im Feld mehr Daten gesammelt werden, als wenn für jedes Brutpaar eine halbe Stunde hätte aufgewendet werden müssen.

Die Brutstadien und Alterskategorien (Tabelle 1) basieren auf den wichtigsten Anhaltspunkten in der Entwicklung der jungen Blässhühner aus Kap. 2.2 (Brutzeit bei Blässhühnern) und 2.2.2 (Jungtiere). Das Alter wurde jeweils am ältesten Jungtier mithilfe der Alterstafel (Abbildung 12) sowie des ungefähren Schlüpfdatums geschätzt. Das jeweils älteste Jungtier wurde gewählt, weil für dieses das Schlüpfdatum am einfachsten abzuschätzen war (wenn anfangs noch ein Teil der Eier bebrütet wird, ist erst der älteste Teil des Nachwuchses sichtbar). In zwei Fällen (d.h. an zwei Beobachtungstagen bei jeweils einem Brutpaar) gehört - nach meiner Schätzung der Schlüpfdaten - der grössere Teil der Jungtiere eines Brutpaars einer anderen Alterskategorie an als das Erstgeschlüpfte. Ansonsten sollte das Alter des Erstgeschlüpfte für die ganze Brut repräsentativ sein. Die Alterstafel verwendet andere zeitliche Anhaltspunkte als die aus GULLION (1954; *F. americana*) abgeleiteten. Die Kategorien wurden deshalb den Zeiten dieser Tafel angepasst. Tabelle 1 zeigt die gewählten Zeitintervalle und die Verbindung zu 2.2.2 (Jungtiere).

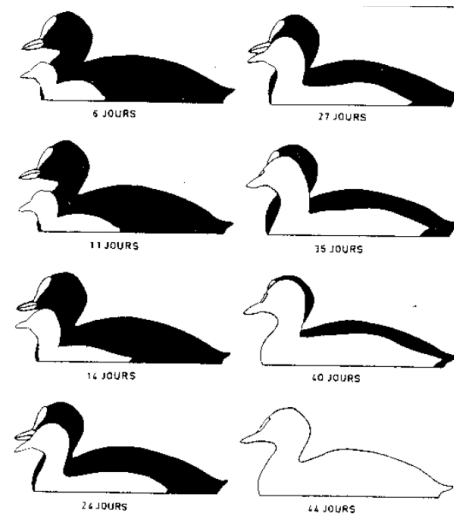


Abbildung 12: Tafel zur Schätzung des Alters von Jungtieren.

Nach FAUNE AQUITAINE (2009).

Tabelle 1: Bezeichnungen für die Brutstadien

Abkürzung	Bedeutung	Verbindung zu 2.2.2
N	Nistphase	
B	Brutphase	
<6	Jungtiere bis 6 Tage	Nach 5 bis 6 Tagen Fähigkeit zum Tauchen, Nachahmung der Kampfposition, nach spätestens 6 Tagen Verlust der bunten Kopffedern.
<14	Jungtiere zwischen 7 und 14 Tagen	Nach 15 Tagen die Fähigkeit zum selbständigen Nahrungserwerb und zur von den Eltern unabhängigen Fortbewegung, Veränderung des Gefieders und schnelles Wachstum.
<34	Jungtiere zwischen 15 und 34 Tagen	Immer selbständiger, nur noch selten von Eltern gefüttert, Gefieder wird dunkler.
>34	Jungtiere über 34 Tagen	Unabhängig von den Eltern, Flugfähigkeit mit ca. 55 Tagen, Verlassen des elterlichen Territoriums mit ca. 80 Tagen.

Der Dämmerungsbeginn als Anhaltspunkt sollte Kovariationen mit dem Sonnenstand verhindern. Rallen zeigen laut TAYLOR UND VAN PERLO (1998; S. 44) am frühen Morgen sowie am späten Nachmittag bis frühem Abend die höchste Aktivität; deshalb wurden die Aufnahmen auf den frühen Abend gesetzt (2.5 Stunden vor Dämmerungsbeginn).

Für die Videoaufnahmen wurden zwei Smartphonekameras (Galaxy A12, iPhone 11) auf einem Stativ (SilverCrest Bluetooth® Selfie Stick) verwendet, die je eine Hälfte des Weihers abdeckten. Das iPhone sowie das Stativ durfte ich von Kitty und Marco Sulzer ausleihen. Die Feldnotizen wurden auf Papier gemacht. Ausserdem wurde ein Feldstecher (Nikon 8×25 Sportstar EX) genutzt, um Informationen festzuhalten, die auf den Videoaufnahmen schlecht sichtbar waren (z.B. wenn Tiere auf Nestern im Schilf waren).

3.1.2 Auswertung der Videos

Die Videoaufnahmen wurden anschliessend für jedes Brutpaar einzeln ausgewertet.

Für jeden Territorialkonflikt wurde die Zeit (zur allfälligen späteren Kontrolle), die Dauer, alle beobachteten Displays (in Tabelle 7) und deren Dauer, Revierein-

dringling (in Tabelle 3) sowie, falls vorhanden, die Dauer abschliessender Paired Displays notiert.

Tabelle 2: Bezeichnungen der territorialen Verhaltensweisen. Genauere Erklärungen in 2.4.1 Territoriale Displays von Blässhühnern.

Abkürzung	Erklärung
P	Patrolling (Patrouillieren)
C	Charging (Verfolgen)
S	Splattering (Wasserlauf)
F	Fighting (Kämpfen)
CH	Churning (Wassertreten)
PD	Paired Display

Tabelle 3: Bezeichnungen für Reviereindringlinge.

Kategorie	Erklärung
J	Fremdes Jungtier, Blässhuhn
JE	Eigenes Jungtier
UB	Unbekannt; Eindringling nicht identifizierbar
K	Konflikt; Display gegenüber Tieren in einem anderen Konflikt
AA	Andere Art (interspezifischer Konflikt)
NB	Nichtbrüter, Blässhuhn

Wenn Paired Displays nicht als Abschluss eines Territorialkonflikts auftraten, wurden sie als Verhaltensweise gezählt und nicht in die PD-Spalte eingetragen. Das war der Fall, wenn PD die einzige Verhaltensweise in einem Territorialkonflikt war oder zwischen anderen Verhaltensweisen in einem Konflikt verwendet wurde. Dies, weil mit der PD-Spalte Paired Displays als Abschluss von Territorialkonflikten untersucht werden sollten.

Allgemein wurden Unterbrüche eines Displays von weniger als zwei Sekunden ignoriert.

Nicht sichtbare Tiere Wegen der Schilfbedeckung und den nicht einsehbaren Weiherabschnitten waren nicht immer alle Blässhühner sichtbar. Um die Daten zur Anzahl der Konflikte nicht zu verzerren, wurde deshalb in Sekunden gezählt, wie lange jedes Brutpaar während der halben Stunde der Videoaufnahme nicht sichtbar war (die Zeiten der Individuen wurden dafür zusammengezählt). Nicht sichtbar bedeutet, dass territoriale Interaktionen in dem Zeitraum nicht ausgeschlossen werden können. Wenn in den Feldnotizen notiert wurde, dass das entsprechende Tier im Feld beobachtet wurde und keine territoriale Interaktionen stattfanden, wurde dies nicht als “nicht sichtbare” Zeit gezählt.

Daraus wurde dann der Anteil der Zeit errechnet, in der ein Brutpaar sichtbar war (1 = immer sichtbar, 0 = nie sichtbar):

$$\text{Anteil} = 1 - \frac{\text{nicht sichtbare Zeit}}{\text{Gesamtzeit}}$$

Die Gesamtzeit ist die Zeit, in der Territorialkonflikte möglich sind, also während der Brutphase 1800 s und in den restlichen Brutstadien 3600 s.

Da es teilweise schwierig war zu entscheiden, was unter “sichtbar” und was unter “nicht sichtbar” gezählt werden sollte, wurden die Anteile gerundet auf 0.05 in der Brutphase und 0.1 in allen anderen Brutstadien; das entspricht jeweils 180 Sekunden pro Individuum. In der Datenanalyse wurde dann mit der relativen Anzahl an Konflikten ($\text{Anteil} \cdot \text{absolute Anzahl}$) gerechnet.

3.2 Standorte und Aufnahmedaten

3.2.1 Standorte

Als Beobachtungsstandorte wurden zwei ehemalige Fabrikweiher im Zürcher Oberland gewählt. Beide haben einen Gürtel aus Schilf und Büschen sowie einige Uferstellen, die nur mit Gras bewachsen sind. Beide Weiher sind ähnlich gross und haben dieselbe Dichte an Brutpaaren (89 pro 10 ha). Die Brutpaare werden jeweils mit dem Kürzel des Weihers und ihrer Nummer benannt (z.B. R1 oder W3).

Alle topografischen Daten stammen aus den GIS-ZH-Landkarten vom BUNDESAMT FÜR LANDESTOPOGRAFIE SWISSTOPO (2025).

Rittwegweiher (R) Der Rittwegweiher (Koordinaten: 2707547.17 / 1248599.85, 618 m.ü.M.) liegt bei Dillhus in der Gemeinde Bauma. Die nachfolgende Tabelle zeigt für diese Arbeit relevante Daten:

Tabelle 4: Wichtige Daten Rittwegweiher

Fläche	0.5644 ha
Anzahl Brutpaare	5, davon 4 beobachtet
Anzahl Nichtbrüter	2, am 22.3.2025 5 Durchzügler
Brutpaare/10 ha	89

Die Blässhühner an diesem Weiher verbrachten den Winter hier und verteidigten ihre Territorien ganzjährig.

Zusätzlich zu den Blässhühnern wurden hier Teichhühner (*Gallinula chloropus*; vier Adulttiere und ab Juni ca. sechs Jungtiere während des gesamten Zeitraums), Graureiher (*Ardea cinerea*; meist ein Individuum), Stockenten (*Anas platyrhynchos*; meist zwei oder drei Individuen), Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*; ein Individuum bis April) und einmal ein Sumpf- oder Strandläufer (*calidris* oder *limicola*) beobachtet.

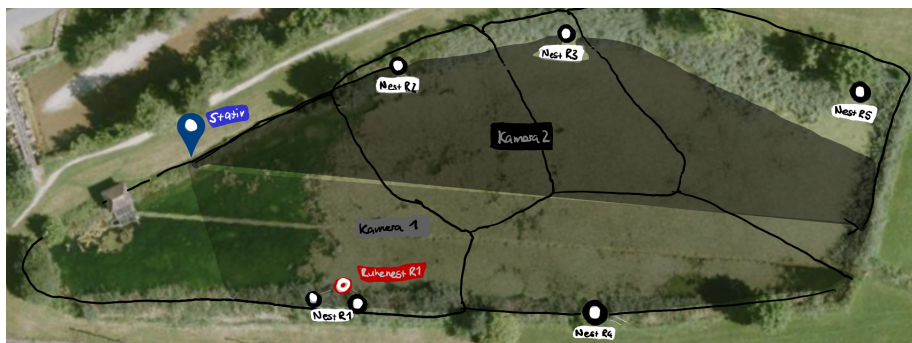


Abbildung 13: Abdeckung durch Kameras, geschätzte Territoriegrenzen, beobachtete Nester (Brutnester weiss, Ruhenester rot) und Beobachtungsstandort (blau) mit Stativ am Rittwegweiher.

Bundesamt für Landestopografie swisstopo: GIS-ZH - Landeskarten, Übersichtsplan. <https://maps.zh.ch/> (abgerufen 15.7.2025), bearbeitet.

Durch die Kameras nicht einsehbare Bereiche sind der westliche Teil des Territoriums von R1 und der lange nördliche Schilfgürtel. Das Brutpaar R5 wurde nicht beobachtet, da ein zu grosser Teil des Territoriums nicht einsehbar oder auf den Videos zu schlecht sichtbar ist.

Wändhüslenweiher (W) Dieser Weiher liegt auf 522 m.ü.M bei Wändhüslen in der Gemeinde Bubikon (Koordinaten: 2704173.62 / 1237648.93). Da kein offizieller Name existiert, wird er hier einfach Wändhüslenweiher genannt.

In der Tabelle sind wieder die relevanten Daten zum Wändhüslenweiher dargestellt:

Tabelle 5: Wichtige Daten Wändhüslenweiher

Fläche	0.4471 ha
Anzahl Brutpaare	4, davon 4 beobachtet
Anzahl Nichtbrüter	Bis Mitte Mai 2, danach 1
Brutpaare/10 ha	89

Mitte Februar bei der ersten Beobachtung an diesem Weiher war die Population schon dieselbe wie später in der Brutsaison, und Territorien wurden schon verteidigt. Ich kann jedoch nicht sicher sagen, ob diese Blässhühner ebenfalls Standvögel sind und ob sie ihre Reviere auch ganzjährig verteidigen.

Zusätzlich zu den Blässhühnern wurden auch hier Teichhühner (*Gallinula chloropus*; drei Adulttiere während des gesamten Zeitraums), Graureiher (*Ardea cinerea*; unregelmässig ein oder zwei Individuen), Stockenten (*Anas platyrhynchos*; meist zwei bis vier Individuen), Löffelenten (*Anas clypeata*; meist zwei Individuen), Kormorane (*Phalacrocorax carbo*; unregelmässig ein bis drei Individuen) und am 30.3.2025 eine nicht bestimmte Entenart beobachtet.

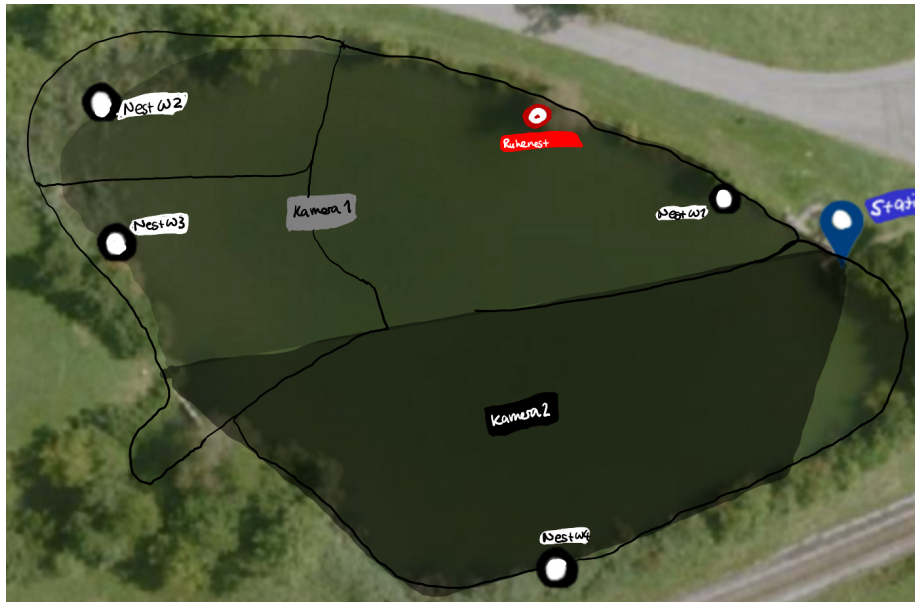


Abbildung 14: Abdeckung durch Kameras, geschätzte Territoriegrenzen, beobachtete Nester (Brutnester weiss, Ruhennester rot) und Beobachtungsstandort (blau) mit Stativ am Wändhüslenweiher.

Bundesamt für Landestopografie swisstopo: GIS-ZH - Landeskarten, Übersichtsplan. <https://maps.zh.ch/> (abgerufen 15.7.2025), bearbeitet.

3.2.2 Aufnahmedaten

Die folgende Tabelle zeigen die exakten Aufnahmedaten und Startzeiten der Videos. Am Wändhüslenweiher wurde eine Aufnahme weniger gemacht.

Tabelle 6: Datenaufnahmetage und Startzeiten an beiden Weihern

Nummer	Rittwegweiher	Startzeit	Wändhüslenweiher	Startzeit
1	22.03.2025	16:14	21.03.2025	16:06
2	27.03.2025	16:20	30.03.2025	17:23
3	05.04.2025	17:43	07.04.2025	17:45
4	11.04.2025	17:46	12.04.2025	17:52
5	18.04.2025	18:15	-	-
6	08.05.2025	18:26	09.05.2025	18:30
7	15.05.2025	18:47	16.05.2025	18:57
8	23.05.2025	19:06	24.05.2025	19:02
9	31.05.2025	19:14	01.06.2025	19:14
10	06.06.2025	19:07	08.06.2025	19:14
11	22.06.2025	19:00	23.06.2025	18:59
12	28.06.2025	19:14	29.06.2025	19:17

3.3 Statistische Auswertung

Die Daten wurden in Microsoft Excel (MICROSOFT CORPORATION 2018) erfasst und in R Studio (R CORE TEAM 2025, POSIT TEAM 2025) ausgewertet. Für Vergleiche in den Rohdaten wurden paarweise Wilcoxon signed-rank-Tests durchgeführt; ausserdem wurden zur weiterführenden Auswertung Modelle erstellt.

3.3.1 Modellerstellung

Generalized Linear Mixed Models: Wo möglich wurden zur Datenauswertung GLMM (*Generalized Linear Mixed Models*, R-Packages lme4 [BATES ET AL. 2015] und glmmTMB [BROOKS ET AL. 2017, MCGILLYCUDDY ET AL. 2025]) verwendet. GLMM sind Regressionsmodelle, die auch nichtlineare Zusammenhänge erfassen und mit nicht normalverteilten Daten (Verteilungsfamilie kann spezifiziert werden) sowie Messwiederholungen und zufälligen Effekten umgehen können (BOLKER ET AL. 2009). Im Fall dieser Arbeit besteht zwischen der Prädiktor- und der Antwortvariablen kein linearer Zusammenhang, und es wurden in allen Brutstadien die gleichen Brutpaare beobachtet (Messwiederholung; die Daten sind nicht unabhängig). Diese Messwiederholungen an den einzelnen Brutpaaren fliessen als zufällige Effekte (*random effects*) in das Modell ein (der Effekt, der betrachtet werden soll - in diesem Fall das Brutstadium - wird als *fixed effect* bezeichnet). Zudem sind die Daten nicht normalverteilt (Zählraten).

Mit GLMM können also - im Gegensatz zu Vergleichstests wie t- oder Wilcoxon-Tests - alle Daten auf einmal und unter Berücksichtigung der verschiedenen Brutpaare als zufällige Effekte ausgewertet werden. Ausserdem können *offsets* eingefügt werden, um die Antwortvariable anzupassen. Zum Beispiel kann durch die Sichtbarkeit als *offset* die absolute Anzahl Konflikte vom Modell an die Sichtbarkeit angepasst werden.

Das TMB in glmmTMB steht für *Template Model Builder*; dieses Paket erlaubt grössere Flexibilität beim Erstellen von Modellen - zum Beispiel das Einfügen einer Dispersionsformel (KRISTENSEN 2025).

Anpassung und Auswahl der Modelle: Alle Modelle wurden mithilfe der Diagnoseanwendungen aus dem DHARMA-Paket (HARTIG 2024) überprüft und verglichen, sodass jeweils das am besten passende Modell ausgewählt werden konnte. DHARMA simuliert die Residuen (Differenz des beobachteten und des vorhergesagten Wertes; BOBBIT 2020) durch das Modell und normiert sie, sodass alle Werte zwischen 0 und 1 liegen (HARTIG 2024).

Durch DHARMA wurde getestet, ob **(1)** die Residuen gleichförmig verteilt sind (Kolmogorov-Smirnov-Test; R CORE TEAM 2025), **(2)** ob das Modell die Dispersion (Streuung) korrekt abbildet (`testDispersion()`), und **(3)** ob die Anzahl der Outlier (`testOutliers()`) und gegebenenfalls der Nullwerte (Zeroinflation; `testZeroInflation()`) vom Modell richtig geschätzt wird (R CORE TEAM 2025).

Um verschiedene, gemäss DHARMA-Diagnose passende Modelle zu vergleichen, wurde dann das AIC (Akaike Information Criterion) verwendet, das bei den am besten passenden Modellen am kleinsten ist (R CORE TEAM 2025).

3.3.2 Modellauswertung

Einfluss des Brutstadiums: Um zu testen, ob das Brutstadium überhaupt einen Einfluss auf das Territorialverhalten hat, wurde jeweils ein Modell mit und eines ohne das Brutstadium als *fixed effect* erstellt. Durch *Likelihood-Ratio-Tests* (LR-Tests) wurde dann getestet, ob das komplexere Modell im Vergleich zum Nullmodell (ohne Brutstadium) die Daten signifikant besser abbilden kann. Ist das der Fall, kann das Brutstadium als wichtige Einflussvariable auf den jeweiligen Aspekt des Territorialverhaltens angenommen werden.

Regressionsberechnung: Um herauszufinden, welcher Anteil der Gesamtvarianz durch die *fixed* bzw. die *random effects* verursacht wird, wurden Bestimmtheitsmasse (R^2) verwendet, die durch `r2_nakagawa()` aus dem `performance`-Paket (LÜDECKE ET AL. 2021) berechnet wurden. `R2_nakagawa` verwendet die Methode von NAKAGAWA UND SCHIELZETH (2017) und kann den R^2 -Wert für bestimmte Familien von gemischten Modellen berechnen. Die Formel nach NAKAGAWA UND SCHIELZETH (2017) lautet:

- $R^2_{\text{GLMM}(m)} = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_\alpha^2 + \sigma_\epsilon^2}$ für das marginale R^2 (nur die *fixed effects*), und
- $R^2_{\text{GLMM}(c)} = \frac{\sigma_f^2 + \sigma_\alpha^2}{\sigma_f^2 + \sigma_\alpha^2 + \sigma_\epsilon^2}$ für das konditionale R^2 (*fixed* und *random effects*).

σ_f^2 ist dabei die quadrierte Varianz der *fixed effects*, σ_α^2 die der *random effects* und σ_ϵ^2 die Residualvarianz. Diese ist die Restvarianz, die weder durch *fixed* noch *random effects* erklärt ist, und wird je nach Verteilungsfamilie unterschiedlich berechnet (NAKAGAWA UND SCHIELZETH 2013, JOHNSON ET AL. 2017). Es resultieren zwei verschiedene R^2 -Werte: der marginale (durch *fixed effects* erklärte Varianz) und der konditionale (durch das Gesamtmodell erklärte Varianz).

Post-hoc-Tests: Die Modellauswertung wurde durch `emmeans()` (LENTH UND PIASKOWSKI 2026) berechnet, das EMM (Estimated Marginal Means, also die vom Modell geschätzten Mittelwerte [MANGIAFICO 2016]) berechnet und bei entsprechendem Aufruf paarweise vergleicht. Für die Vergleichstests verwendete `emmeans()` z-Tests (je nach Datentyp werden auch t-Tests verwendet). Diese vergleichen jeweils zwei Mittelwerte (BOBBIT 2022). Die z-Tests werden auf der logarithmischen Skala des Modells berechnet (R CORE TEAM 2025), die ausgegebenen Werte ebenfalls von `emmeans()` mit der Tukey-Methode angepasst (Tukey passt Fehlerintervalle an, um falsch signifikante Ausgaben zu vermeiden [R CORE TEAM 2025]).

3.3.3 Bezeichnungen

Tabelle 7: Im Folgenden verwendete Bezeichnungen für statistische Kennzahlen.

Abkürzung	Erklärung
n	Anzahl Datenpunkte (bei der Anzahl Konflikte: n = Anzahl Beobachtungstage, an denen die Anzahl von Konflikten erhoben wurde/Dauer von Konflikten: n = Gesamtanzahl beobachteter Konflikte).
\bar{x}	Arithmetisches Mittel
Q1	1. Quartil: $\frac{1}{4}$ der Daten liegt darunter.
\tilde{x}	Median oder 2. Quartil
Q3	3. Quartil: $\frac{3}{4}$ der Daten liegt darüber.
IQA	Interquartilsabstand: ein Streuungsmaß - der Abstand zwischen Q1 und Q3, dazwischen liegt $\frac{1}{2}$ der Daten).
sd	Standardabweichung: <i>Standard deviation</i> , Wurzel der Varianz.
Std.Err	Standardfehler: <i>Standard error</i> , gibt an, wie weit der Stichprobenmittelwert (\bar{x}) vom Populationsmittelwert entfernt ist (THOMAS 2023). $Std.Err = \frac{sd}{\sqrt{n}}$. Je grösser n, desto kleiner der Std.Err und desto genauer die Schätzung des Populationsmittelwerts aus dem Stichprobenmittelwert (THOMAS 2023).
CI	Konfidenzintervall: Wenn ein Konfidenzintervall immer wieder neu berechnet würde, wäre der wahre Wert in 95 % dieser Intervalle zu finden (HAZRA 2017).
uKL	Unteres Konfidenzintervalllimit: $uKL = \bar{x} - Std.Err \cdot 1.96$ für ein Konfidenzintervall von 95 % (THOMAS 2023).
oKL	Oberes Konfidenzintervalllimit: $oKL = \bar{x} + Std.Err \cdot 1.96$ für ein Konfidenzintervall von 95 % (THOMAS 2023).

4 Resultate

4.1 Datengrundlage

Tabelle 8 zeigt die Anzahl der ausgewerteten Videoaufnahmen pro Brutpaar und -stadium. Für Brutpaar R1 gibt es keine Daten zur Kategorie >34, für W2 und W4 keine für die Kategorien N und <14. Besonders für die Kategorien <14, <6 und <34 gibt es nur wenige Aufnahmedaten.

Tabelle 8: Anzahl ausgewerteter Videoaufnahmen pro Brutpaar und -stadium

Brutst.	Total	R1	R2	R3	R4	W1	W2	W3	W4
N	23	2	5	5	5	3	0	3	0
B	23	5	3	3	2	1	3	1	5
<6	10	2	1	1	1	1	1	1	2
<14	7	1	1	1	1	2	0	1	0
<34	11	2	1	1	1	1	2	2	1
>34	18	0	1	1	2	3	5	3	3

4.2 Häufigkeit

Insgesamt wurden 675 Territorialkonflikte beobachtet, davon 90 interspezifisch und 553 intraspezifisch, bei 32 Konflikten war es unsicher. Am Wändhülsenweiher gab es durchschnittlich mehr Konflikte (32.6 pro Beobachtungstag bei allen Brutpaaren zusammen, am Rittwegweiher 26.3).

Abbildung 15 zeigt die Anzahl Territorialkonflikte (inter- und intraspezifisch, nicht nach Brutpaar gruppiert), wobei jeder Punkt für einen Beobachtungstag steht.

Die Werte wurden an den Anteil sichtbarer Zeit angepasst und pro 10 Minuten berechnet (der kleinste Sichtbarkeitsanteil war 0.35, Tabelle 14, also ca. $\frac{1}{3}$ der Zeit).

Es ist ein allgemeiner Zusammenhang zwischen Brutstadium und Anzahl Territorialkonflikte sichtbar, wobei in der Nistphase am meisten und während der Jungenaufzucht bis 34 Tage weniger Konflikte beobachtet wurden. Bei Jungtieren älter als 34 Tage gab es wieder einen Anstieg. Der Outlier in der Nistphase bei 14.1 Konflikten/10 min war bei Brutpaar R3 an einem Beobachtungstag

Tabelle 9: Anzahl von Territorialkonflikten pro Brutstadium

Brutstadium	Total	Rittweg	Wändhülsen
N	237	190	47
B	169	53	116
<6	58	13	45
<14	38	20	18
<34	54	20	34
>34	119	20	99
Total	675	316	359

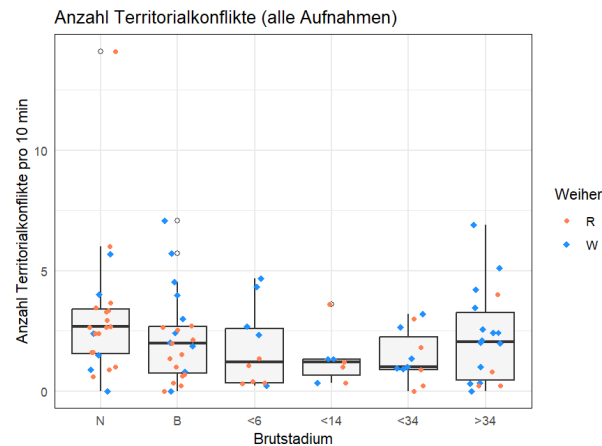


Abbildung 15: Anzahl Territorialkonflikte pro Brutstadium

(22.3.2025), als zusätzlich fünf nichtresidente Blässhühner auf dem Weiher waren.

4.2.1 Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte

Die minimale Anzahl intraspezifischer Konflikte pro Beobachtungstag und Brutpaar war 0, die maximale Anzahl 41 (umgerechnet mit Sichtbarkeit 45.6 in 30 min). Der gesamthafte Mittelwert der Anzahl intraspezifischer Konflikte (pro 10 min, an Sichtbarkeit angepasst) ist $\bar{x} = 2.31$, der Median $\tilde{x} = 1.85$, Std.Err = 0.24.

Die Veränderung der Anzahl intraspezifischer Konflikte ist ähnlich derjenigen mit allen Territorialkonflikten (Abbildung 15).

In Abbildung 16 ist sichtbar, dass der Median der Anzahl intraspezifischer Konflikte von der Nistphase bis zu <14 immer kleiner wird, bei <34 gleich bleibt und danach wieder wächst.

In der Nistphase war der Median der Anzahl Konflikte am grössten. Die Streuung der Daten ist in Kategorie >34 am höchsten, und in <14 und <34 am niedrigsten. Für N und B gibt es am meisten Daten, wenige gibt es für <14 sowie <6 und <34.

Das Modell für die Anzahl intraspezifischer Konflikte (Abbildung 17) verwendet die negativ-binomiale Verteilungsfamilie; eine Alternative zur Poisson-Verteilung, wenn die Daten zu stark gestreut sind (BOBBIT 2021). Aufgrund der Log-Linkfunktion negativ-binomialer Modelle wird die Sichtbarkeit im *offset* logarithmisch transformiert.

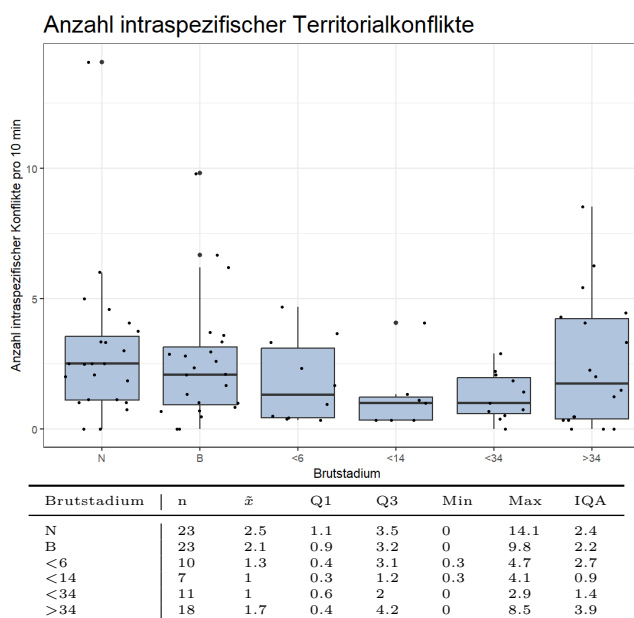


Abbildung 16: Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte pro Brutstadium (alle Aufnahmen).

```

Anzahl intraspezifisch

glmer.nb(Anzahl ~ Brutstadium + (1|Brutpaar)
         offset(log_Sichtbarkeit))

```

Abbildung 17: R-Code für das Modell zur Anzahl intraspezifischer Konflikte.

Wie an den Boxplots abzulesen ist, liegt in den tatsächlichen Daten in allen Brutstadien eine viel stärkere Streuung vor als vom Modell erwartet. Das Muster (in den Boxplots wie in den Mittelwerten (\bar{x}) und den Konfidenzintervallen) stimmt jedoch mit dem tatsächlichen Muster überein.

Die Werte für uKL und das oKL wurden auf der Log-Skala des GLMM berechnet. Deshalb stimmen sie nach der Rücktransformation auf die lineare Skala nicht mehr mit den in 3.3.3 vorgestellten Berechnungen überein.

Das Modell ergibt einen R^2 -Wert von 0.122, das

heisst, das Brutstadium erklärt 12.2 % der gesamten Varianz im Datensatz. Für den Effekt der verschiedenen Brutpaare ist der R^2 -Wert 0.227, die verschiedenen Brutpaare erklären also 22.7 % der gesamten Varianz. Insgesamt erklärt das Modell also 34.9 % der Gesamtvarianz, und 65.1 % werden durch unbekannte Faktoren verursacht.

Der Wert des AIC ist für dieses Modell ein wenig kleiner (524.9) als für das Nullmodell (ohne Brutstadium; 255.2). Der Vergleich der Modelle ergibt, dass das kompliziertere Modell durch den Miteinbezug des Brutstadiums die Daten knapp nicht signifikant besser abbilden als das Nullmodell ($\chi^2 = 9.651$, $df = 5$, $p = 0.058$).

Das Modell konnte in keiner Kombination von Brutstadien einen statistisch signifikanten Unterschied (hier $p < 0.05$) zwischen den EMM feststellen.

Die grössten Unterschiede bestehen zwischen der Nistphase und <14 ($z = 2.835$, $p = 0.053$) sowie zwischen der Nistphase und <34 ($z = 2.597$, $p = 0.098$). Alle restlichen Effekte sind $p > 0.40$.

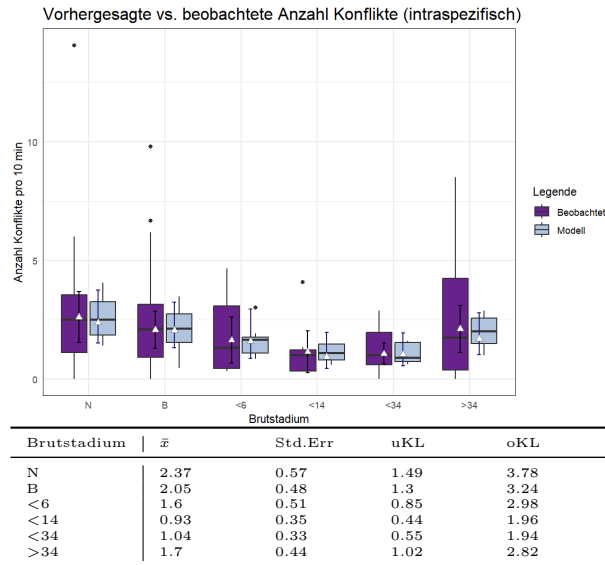


Abbildung 18: Modellvorhersagen für die Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte, verglichen mit den beobachteten Daten. Tabelle mit Erwartungswerten des Modells (alle Werte an 10 Minuten Beobachtungszeit angepasst, wie in der Grafik).

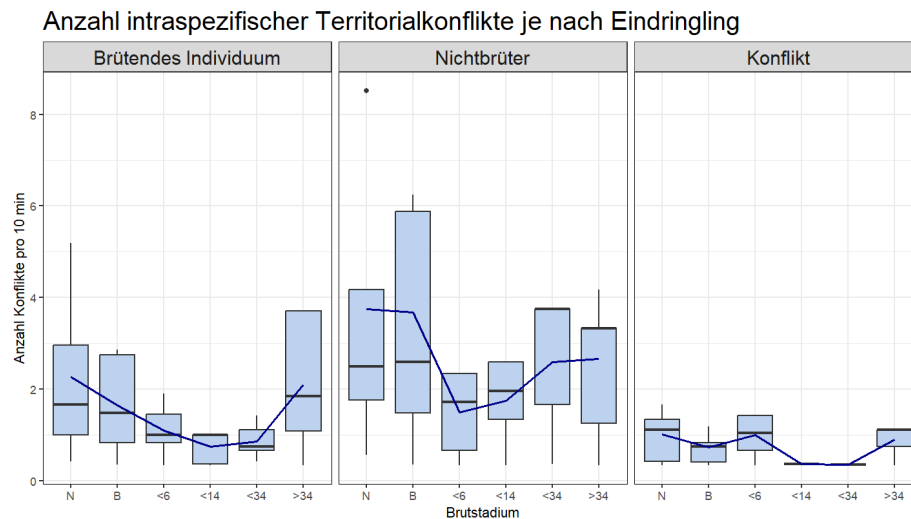


Abbildung 19: Anzahl intraspezifischer Territorialkonflikte je nach Eindringling; alle Daten an Sichtbarkeit angepasst, Linie zeigt Mittelwerte.

In Abbildung 19 ist die Anzahl Konflikte je nach Eindringling dargestellt. Die Kategorie K (Konflikte) ist in den anderen Darstellungen/Tests zu intra- und interspezifischer Anzahl nicht integriert, da nicht klar ist, ob nur Blässhühner involviert waren. Da diese Kategorie jedoch auch die "Empfindlichkeit" der Blässhühner zeigen kann, wird sie hier trotzdem angegeben. Die Daten zu den Jungtieren sind in Abb. 20 zu sehen. In dieser Grafik (19) sind nur Daten von Beobachtungstagen dargestellt, an denen es überhaupt intraspezifische Konflikte gab. Das heisst, die 0-Werte in den Brutstadien N (1 x 0), B (2 x 0), <34 (1 x 0) und >34 (1 x 0) sind hier nicht dargestellt. Ausserdem wurde in der Grafik NB ein Punkt mit 8.3 Konflikten pro 10 Minuten entfernt, da sonst das Muster in den restlichen Kategorien schlecht sichtbar gewesen wäre. In der Linie zu den Mittelwerten ist dieser Wert jedoch miteinberechnet.

Aus den Grafiken zu B (Brütendes Individuum) und NB (Nichtbrütendes Individuum) ist ersichtlich, dass es generell mehr Konflikte mit Nichtbrütern als mit brütenden Individuen gab. Das Muster ist jedoch in beiden Grafiken ähnlich, wobei die durchschnittlich tiefste Anzahl Konflikte mit brütenden Individuen in <14 war, mit Nichtbrütern in <6.

Displays gegen Konflikte zwischen anderen Individuen (dies waren meist nur Patrolling-Displays) gab es in >34 am meisten, in <14 und <34 gab es gar keine.

Die Anzahl Aggressionen gegen Jungtiere (eigene und fremde) ist in Abbildung 20 dargestellt. Sie wurde jeweils an die Anzahl Jungtiere des jeweiligen Brutpaars angepasst (z.B. Anzahl Vertreibungen von Jungtieren von R3 geteilt durch Anzahl Jungtiere von R3).

Die früheste Vertreibung eines fremden Jungtiers wurde beobachtet, als dieses 11 Tage alt war, die früheste Vertreibung eines eigenen, als dieses 52 Tage alt war. Konflikte mit eigenen Jungtieren wurden nur bei den Brutpaaren R1 und B4 beobachtet, also bei denjenigen, die eine Zweitbrut hatten. Diese Konflikte wurden erst dann beobachtet, als die Blässhühner in der Brutphase oder Jungenaufzucht der Zweitbruten waren. Es ist generell ein Anstieg der Anzahl Vertreibungen von Jungtieren zu beobachten, je älter diese werden.

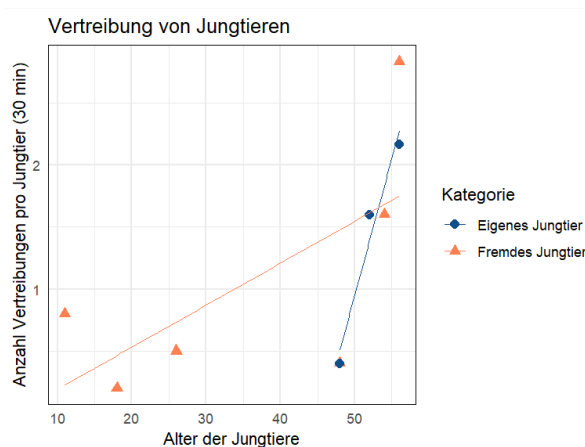


Abbildung 20: Anzahl Vertreibungen von Jungtieren.

Es ist generell ein Anstieg der Anzahl Vertreibungen von Jungtieren zu beobachten, je älter diese werden.

4.2.2 Anzahl interspezifischer Aggressionen

Bei den interspezifischen Konflikte war der Mittelwert der Anzahl Konflikte (angepasst an Sichtbarkeit, pro 10 min) $\bar{x} = 0.37$, der Median $\tilde{x} = 0$, $Std.Err = 0.08$.

Das Muster ist mit dem intraspezifischer Konflikte vergleichbar; bei der interspezifischen Aggression ist wie bei den intraspezifischen Territorialkonflikten eine tendenzielle Abnahme von der Nistphase bis zur Phase <14, und wieder eine Zunahme bis <34 ersichtlich. In <34 wurden relativ zu den restlichen Brut-

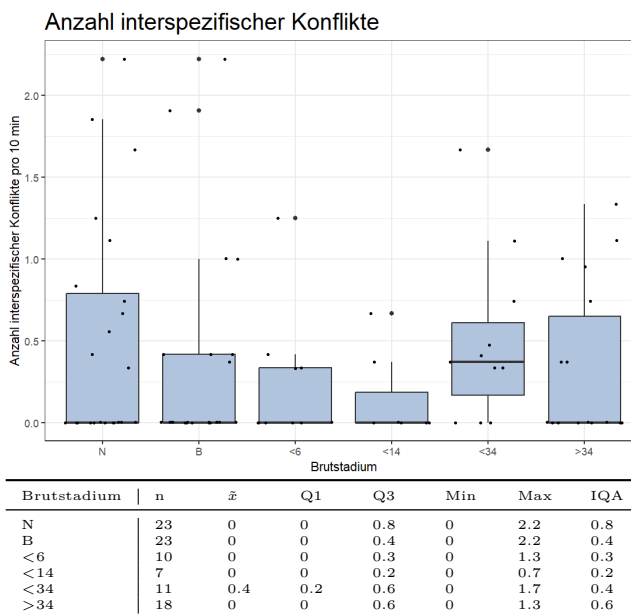


Abbildung 21: Quadratwurzel aus der Anzahl interspezifischer Territorialkonflikte pro Brutstadium für alle Aufnahmen, mit Tabelle (normale Skala).

stadien viele Konflikte beobachtet; hier ist auch der Median über Null. Der minimale Wert ist in allen Kategorien Null. Der maximale Wert war 2.22 Konflikte in der Brutphase bei Brutpaar W4, als fünf Stockenten (*Anas platyrhynchos*) und zwei Teichhühner (*Gallinula chloropus*) auf dem Weiher waren. Die Streuung variiert stark. Sie nimmt, beginnend bei der Nistphase, bis zu <14 kontinuierlich ab und danach wieder zu. Dieser Effekt ist ebenfalls im dritten Quartil zu beobachten, mit der Ausnahme von <34, dessen Q3 schon denselben Wert hat wie in >34. Wie bei den intraspezifischen Konflikten gibt es auch hier in Kategorie <14 am wenigsten Beobachtungstage.

Das Modell für die interspezifischen Konflikte (Abbildung 22) wurde gleich angepasst wie das für die Intraspezifischen. Abbildung 23 zeigt die Modellvorhersagen im Vergleich mit den tatsächlichen Werten. Auch hier sind die Modellvorhersagen viel weniger stark gestreut als die beobachteten Daten.

Dieser Unterschied ist hier noch stärker als bei der Anzahl intraspezifischer Konflikte. Das Muster des Modells entspricht jedoch dem der tatsächlichen Beobachtungen (bzw. deren Q3). Der R²-Wert für das Brutstadium ist 0.107, derjenige für die Brutpaare 0.085. Insgesamt kann das Modell also 0.192 % der Gesamtvariation in der Anzahl interspezifischer Konflikte erklären.

Das AIC für das Modell in Abb. 22 ist etwas höher als das des Nullmodells (260.9/255.2) - auch der Vergleich durch den LR-Test ergibt keinen statistisch signifikanten Effekt ($\chi^2 = 4.290$, $df = 5$, $p = 0.509$).

```
Anzahl interspezifisch
glmer.nb(Anzahl ~ Brutstadium + (1|Brutpaar)
offset(log_Sichtbarkeit))
```

Abbildung 22: R-Code für das Modell zur Anzahl interspezifischer Konflikte.

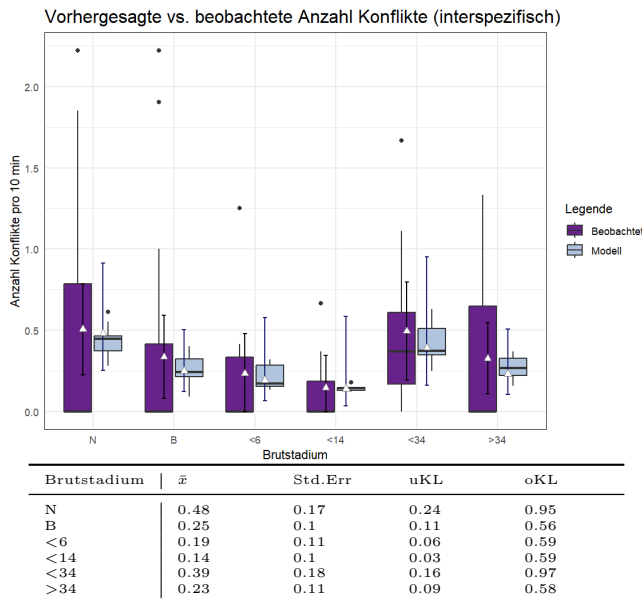


Abbildung 23: Modellvorhersagen für die Anzahl interspezifischer Territorialkonflikte, verglichen mit den beobachteten Daten. Tabelle mit Erwartungswerten des Modells (alle Werte an 10 Minuten Beobachtungszeit angepasst).

Der grösste Unterschied in der Anzahl zwischen zwei der Brutstadien (emmeans()) besteht auch hier zwischen N und <14 ($z = -1.587$, $p = 0.61$), aber doch Wert ist weit von einer Signifikanz ($p < 0.05$) entfernt.

Alle anderen Unterschiede sind $p \geq 0.73$. Auch die zur Kontrolle durchgeführten paired Wilcoxon-Tests ergaben keine signifikanten Unterschiede.

Manchmal gab es Tiere anderer Arten, die nicht über die ganzen 30 min Beobachtungszeit auf dem Weiher waren. Aufgrund dieser Schwierigkeit beim Zählen wurde die Anzahl anderer anwesender Tiere nicht in das Modell miteinbezogen.

Für Abbildung 24 wurde die Anzahl Konflikte durch die Anzahl anderer anwesender Tiere geteilt. Dies, auch wenn ein Tier nicht über den gesamten Beobachtungszeitraum anwesend war.

Im Gegensatz zu den nicht-angepassten Werten in Abb. 21 und 23 gibt es bei <6 einen Anstieg interspezifischer Konflikte. Zur Kontrolle wurden paarweise Wilcoxon-Tests ausgeführt, wobei auch hier zwischen keinen der Brutstadien signifikante Unterschiede festgestellt wurden. Der grösste Unterschied liegt zwischen N und >34 ($V = 15$, $p = 0.058$). Alle anderen Unterschiede sind $p > 0.2$.

Tabelle 10 zeigt die Anzahl interspezifischer Konflikte pro Art. Arten, die auf den Weihern gesichtet und nie attackiert wurden, sind der Kormoran (*Phalacrocorax carbo*, 6 Mal am Wändhüslenweiher), der Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*, 2 Mal am Rittwegweiher) sowie eine nicht genauer identifizierte Limikole (*Charadriiformes*, 1 Mal am Rittwegweiher).

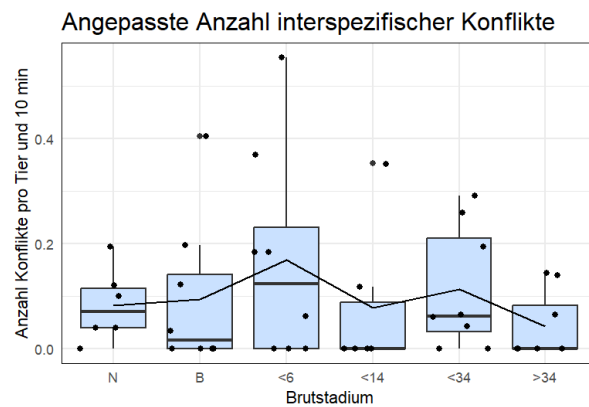


Abbildung 24: An Anzahl anwesender Tiere anderer Art angepasste Anzahl interspezifischer Konflikte. Einzelne Datenpunkte sind Mittelwerte pro Brutpaar, Linie zeigt gesamte Mittelwerte.

Tabelle 10: Anzahl interspezifischer Aggressionen pro Art und Brutstadium

Art	Total	N	B	<6	<14	<34	>34
Teichhuhn (<i>Gallinula chloropus</i>)	51	20	5	5	7	3	11
Stockente (<i>Anas platyrhynchos</i>)	36	5	19	1	1	7	3
Löffelente (<i>Spatula clypeata</i>)	7	5	2	0	0	0	0
Graureiher (<i>Ardea cinerea</i>)	1	0	0	0	0	1	0

Insgesamt wurden über die ganze Zeit hinweg ca. 69 Teichhühner, 42 Stockenten (beide Weiher), 18 Löffelenten (W), 7 Kormorane (W), 2 Zwergtaucher (R), 1 Graureiher (W), 1 Limikole (R) und eine unbestimmte Vogelart (W) auf der Wasseroberfläche oder direkt am Ufer beobachtet (die Zahlen von jedem Beobachtungstag zusammengezählt).

Da jedoch vor allem die Enten und Kormorane manchmal während der Beobachtungszeit am Weiher ankamen oder ihn verließen, sind diese Angaben nur Schätzungen (wenn z.B. eine Stockente für 15 Minuten auf dem Weiher war, wurde dies als eine Stockente gezählt, unabhängig von ihrer Anwesenheitszeit). Gesamthaft wurden am meisten Teichhühner attackiert; in den Stadien N und >34 sind die Zahlen am höchsten, in <34 und B am tiefsten. Relativ zur Gesamtzahl an beobachteten Vertretern einer Art war jedoch aggressives Verhalten gegenüber Stockenten am häufigsten. Diese wurden am meisten in B und <34 attackiert, bei <6 und <14 waren die Zahlen am niedrigsten. Aggression gegenüber Löffelenten gab es nur während der Nist- und während der Brutphase. Die Aggression gegenüber dem Graureiher war am 24.5.2025 bei Brutpaar W3, als ein Graureiher auf dessen Nest stand. Kormorane wurden nie attackiert, auch wenn sie sich klar im Territorium eines Brutpaares befanden.

4.2.3 Varianz zwischen den Brutpaaren

Bei den intraspezifischen Konflikten erklärten die verschiedenen Brutpaare einen grösseren Anteil an der Gesamtvarianz als das Brutstadium (22.7 % Brutpaare, 12.2 % Brutstadium); bei den interspezifischen Konflikten erklärte das Brutstadium nur wenig mehr als die Brutpaare (8.5 % Brutpaare, 10.7 % Brutstadium).

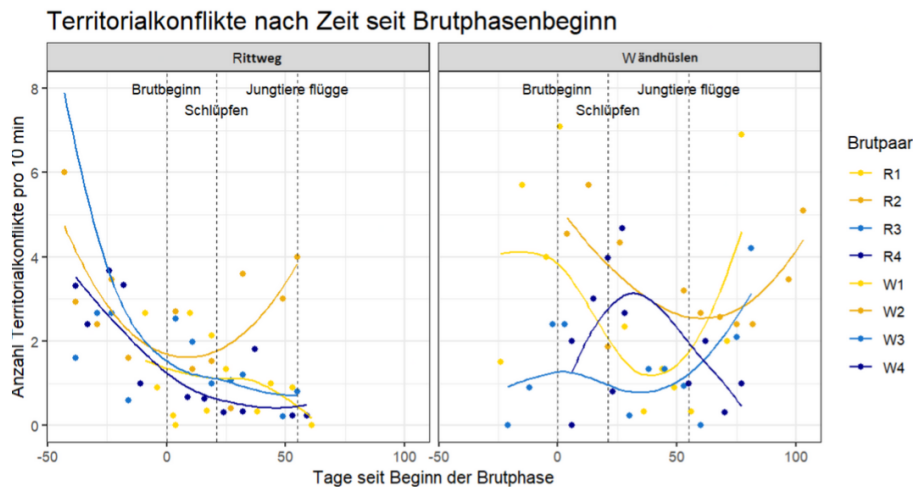


Abbildung 25: Anzahl Territorialkonflikte (pro 10 min) je nach Alter der Jungtiere pro Brutpaar. "Alter 0" ist der Beginn der Brutphase.

Abbildung 25 zeigt die Mittelwerte der Anzahl Konflikte je nach Alter der Jungtiere. Am Rittwegweiher nahm die Anzahl Konflikte bei allen Brutpaaren bis zum Schlüpfen (< 6) ab. Bei Brutpaar R2 stieg die Anzahl Konflikte danach wieder an, bei allen anderen sank sie noch leicht weiter. Nur Brutpaar R1 hatte (zwei) Beobachtungstage ohne Konflikte.

Am Wändhülsenweiher waren sich die Brutpaare weniger ähnlich als am Rittwegweiher. Bei allen Brutpaaren ausser W4 sank die Anzahl Konflikte von Brutbeginn bis zum Schlüpfen mehr oder weniger stark, bei W4 war dieser Trend umgekehrt. Bei allen anderen Brutpaaren stieg nach ca. 30 Tagen die Anzahl Konflikte wieder an (bei W2 erst ab ca. 60 Tagen), bei W4 hingegen war die Anzahl Konflikte bei alten Jungtieren wieder tiefer. Nur bei den Brutpaaren W3 und W4 gab es Tage ohne beobachtete Konflikte (bei W3 zwei, bei W4 einen). Am Rittwegweiher sank die Anzahl Konflikte also bei allen Brutpaaren ausser R2 konstant bis die Jungtiere flügge waren, am Wändhülsenweiher hingegen stieg die Anzahl Konflikte bei allen ausser W4 wieder an. Das Absinken der Anzahl Konflikte bis zum Schlüpfen war bei beiden Weiher zu beobachten, danach sind sich die Resultate der beiden Weiher jedoch weniger ähnlich.

4.3 Dauer

Für fast alle der insgesamt 643 Konflikte, bei denen bestimmt ist, gegen wen sie gerichtet waren, konnte die Dauer ausgewertet werden. Das sind 545 intra- und 90 interspezifische Konflikte. Die minimale Dauer über alle Brutstadien hinweg war 1 s, die maximale Dauer 97 s. Der Durchschnitt war $\bar{x} = 14.4$ s, der Median $\tilde{x} = 11$ s, $Std.Err = 0.46$. Abbildung 26 zeigt den Verlauf

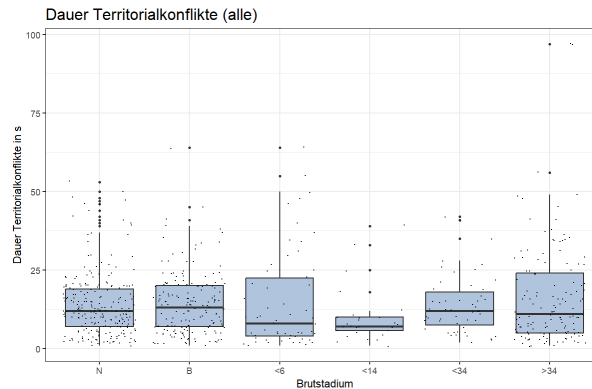


Abbildung 26: Dauer von Territorialkonflikten pro Brutstadium; alle Aufnahmen

der Dauer von Territorialkonflikten über die Brutzeit, wobei hier alle Konflikte (inter- und intraspezifisch) dargestellt sind. Paired Displays, die am Ende eines Konflikts auftraten, sind hier nicht miteinbezogen.

Die Dauer von Konflikten war in <14 am tiefsten und in der Brutphase am höchsten. Sie stieg von der Nist- zur Brutphase leicht an, in <6 sank der Median deutlich (der Mittelwert stieg allerdings auf 14.8 s).

Nach dem Tiefpunkt in <14 stieg der Median der Dauer nach <34 wieder an und veränderte sich in >34 nur noch leicht nach unten. Allerdings wurde in >34 trotzdem der höchste Mittelwert ($\bar{x} = 16.4$) beobachtet. Die Daten sind auch hier in < 14 am engsten gestreut. In jeder Kategorie gab es Outlier; die längste

Dauer (97 s) wurde in >34 am 23.6.2025 bei W1 gegen ein anderes brütendes Tier beobachtet.

4.3.1 Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte

Gesamthaft ist der Mittelwert intraspezifischer Konflikte $\bar{x} = 14.86s$, der Median $\tilde{x} = 12s$, $Std.Err = 0.53$. Das Muster der Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte ist dem aller Konflikte ähnlich; der Median (\tilde{x}) sinkt auch hier bis <14 und steigt danach tendenziell wieder an. Auch hier wurden Paired Displays am Ende eines Konflikts nicht in Grafik und Tabelle einbezogen.

Auch der maximale Wert ist in <14 am kleinsten (39 s). Die längste Dauer (97 s) wurde in >34 beobachtet. Auch bei den ausschliesslich intraspezifischen Konflikten gibt es in jeder Kategorie Outlier.

Das Modell zu diesen Daten verwendet eine Gammaverteilung. Diese modelliert positiv-kontinuierliche Daten (COLLIN ET AL. 2022], die oft rechtsschief sind (FROST 2026). Durch die Dispersionsformel (*dispformula*) wird der Dispersionskoeffizient ϕ für jeden Wert der angegebenen Variable (hier Brutstadium) separat geschätzt; da ϕ die Varianz bestimmt, kann diese dadurch genauer modelliert werden (BROOKS ET AL. 2017).

In Abbildung 29 werden die Vorhersagen dieses Modells mit den tatsächlichen Daten verglichen. Auch dieses Modell unterschätzt die Streuung der Daten; die Mittelwerte stimmen allerdings sehr gut mit den Beobachtungen überein.

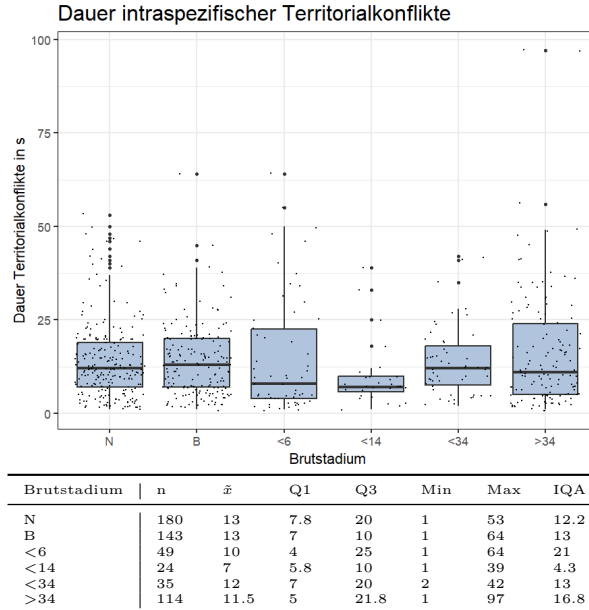


Abbildung 27: Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte pro Brutstadium für alle Aufnahmen, mit Tabelle.

```

Dauer intraspezifisch

glmmTMB(Dauer ~ Brutstadium + (1|Brutpaar),
family = Gamma(link = "log"),
dispformula = ~ Brutstadium)

```

Abbildung 28: R-Code für das Modell zur Dauer intraspezifischer Konflikte.

Aufgrund die Dispersionsformel kann für das Modell keine Residualvarianz berechnet werden, weshalb auch die Schätzung eines R^2 nicht akkurat ist (R CORE TEAM 2025). Das AIC des Modells in Abb. 28 beträgt 3956.6, das des entsprechenden Nullmodells 3955.9. Das kompliziertere Modell kann die Daten auch hier nicht signifikant besser darstellen ($\chi^2 = 9.259$, $df = 5$, $p = 0.099$).

Der Unterschied zwischen den Brutstadien N und <14 wird vom Modell als signifikant eingeschätzt ($z = -3.069$, $p = 0.029$); ebenso der zwischen <14 und >34 ($z = -3.032$, $p = 0.030$). Alle anderen Effekte bewegen sich über $p = 0.127$ (B verglichen mit <14).

In Abbildung 30 sind die Daten nach Eindringling aufgeteilt zu sehen. Bei Konflikten mit brütenden Tieren liegt der Median in <6 am höchsten, was nicht mit dem allgemeinen Muster intraspezifischer Konflikte übereinstimmt. Allerdings ist die Verteilung in <6 auch stark linksschief. Die Dauer in <34 und >34 ist generell niedriger als wenn alle Konflikte betrachtet werden. Das Muster bei den Nichtbrütern reflektiert ungefähr das allgemeine Muster, wobei in <34 längere und in >34 weniger lange Konflikte beobachtet wurden.

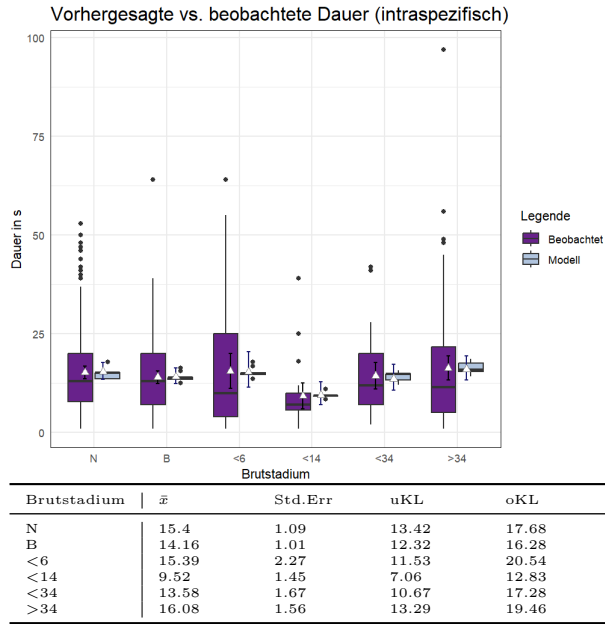


Abbildung 29: Modellvorhersagen vs. beobachtete Daten. Dreiecke zeigen Mittelwerte (\bar{x}), Fehlerbalken für Standardfehler. Tabelle mit Erwartungswerten des Modells.

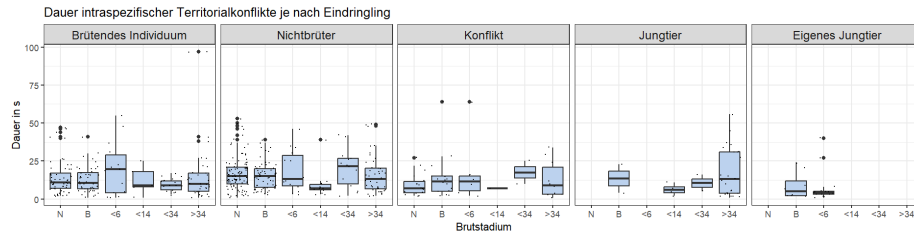


Abbildung 30: Dauer von Territorialkonflikten je nach Eindringling (alle Konflikte).

Die Dauer von Displays gegen andere Konflikte schwankt nicht stark; die hohe Box in <34 basiert auf nur zwei Datenpunkten. Auch zu Konflikten gegen Jungtiere gibt es sehr wenige Daten; es sind aber in >34 einige lange Konflikte zu sehen. Diese kommen von zwei Tagen (22.6.2025, 29.6.2025) am Wändhülsenweiher, als sehr viele Konflikte gegen die Jungtiere von W4 beobachtet wurden, die teilweise auch ineinander übergangen und so relativ lange wurden.

4.3.2 Dauer interspezifischer Aggressionen

In Abbildung 31 ist die Dauer aller interspezifischer Territorialkonflikte dargestellt. Für die Stadien <6 und <14 gibt es nur sehr wenige Datenpunkte (6 bzw. 3). Die meisten Daten gibt es zur Nistphase. Hier sind auch Konflikte dargestellt, von denen die Art des Eindringlings nicht bestimmt werden konnte, die aber sicher interspezifisch waren.

Die Dauer der Aggressionen sinkt leicht von der Nistphase bis < 6 und steigt danach bis < 34 wieder an. In B, <14 und >34 sind die Daten stark rechtsschief verteilt (wobei in <14 nur sehr wenige Datenpunkte vorhanden sind).

Das Modell zu diesen Daten verwendet wie das der Dauer intraspezifischer Konflikte die Gamma-Verteilungsfamilie (Abb. 32). Eine Dispersionsformel war hier nicht nötig.

Die Modellvorhersagen sind zusammen mit den tatsächlichen Werten in Abbildung 33 zu sehen.

Die Mediane werden konstant überschätzt, die Mittelwerte stimmen jedoch relativ gut mit den beobachteten Werten überein. Die Standardfehler (Tabelle;

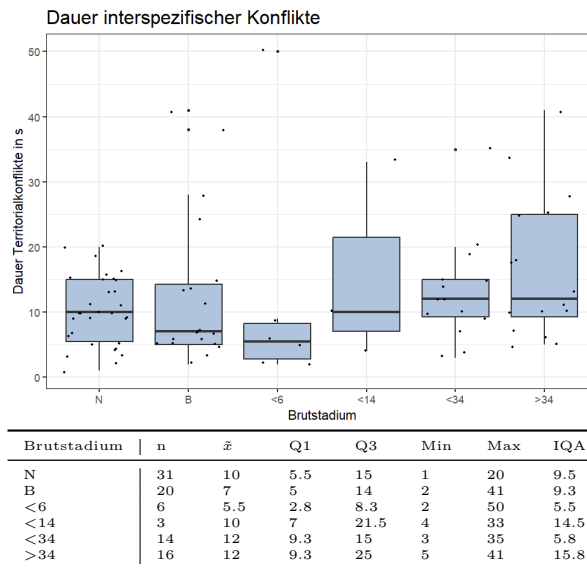


Abbildung 31: Dauer interspezifischer Territorialkonflikte pro Brutstadium für alle Aufnahmen, mit Tabelle (normale Skala).

Dauer interspezifisch

```
glmmTMB(Dauer ~ Brutstadium + (1|Brutpaar),
family = Gamma(link = "log"))
```

Abbildung 32: R-Code für das Modell zur Dauer interspezifischer Konflikte.

geschätzt und beobachtet) in den Brutstadien <6 und <14 sind sehr gross, die kleinste Unsicherheit liegt in der Nistphase.

Der R^2 -Wert konnte hier wieder wie bei der Häufigkeit mit `r2_nakagawa()` geschätzt werden, da in diesem Modell keine Dispersionsformel vorkommt. Der marginale R^2 -Wert (nur *fixed effects*) ist 0.043. Der R^2 -Wert für die Brutpaare ist 0.151, der konditionale R^2 -Wert (*fixed* und *random effects*) ist 0.194. Insgesamt werden also 19.4 % der Gesamtvarianz durch das Modell erklärt.

Das AIC des Modells unter Einbezug des Brutstadiums ist 625.0, das des Nullmodells 620.3; der LR-Test bestätigt, dass das komplexere Modell keinen signifikanten Vorteil bietet ($\chi^2 = 3.279$, $df = 5$, $p = 0.512$).

Es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den geschätzten Mittelwerten des Modells. Der grösste Unterschied liegt zwischen den Brutstadien B und >34 ($z = 1.426$, $p = 0.711$), ist also weit von der Signifikanzschwelle $p > 0.05$ entfernt. Auch gepaarte Wilcoxon-Tests zur Kontrolle ergaben in keiner Kombination signifikante Unterschiede (wobei die p-Werte bei kleinen Stichproben wie hier jedoch überschätzt werden; d.h. signifikante Unterschiede möglicherweise nicht erkannt werden).

4.3.3 Varianz zwischen den Brutpaaren

In Abbildung 34 ist die Dauer von Territorialkonflikten (intra- und interspezifisch) je nach Brutpaar dargestellt. Der R^2 -Wert für die Brutpaare in interspezifischen Konflikten ist 0.151, bei den intraspezifischen Konflikten konnte er nicht berechnet werden. Bei grösserer Stichprobe verringert sich die Varianz stark. Der hohe Wert bei R4 in <6 stammt von nur einer Beobachtung und ist deshalb nicht aussagekräftig. Grosse Abweichungen von Brutpaaren vom generellen Trend sind, mit Ausnahme auf Einzelbeobachtungen gestützter Mittelwerte - nicht zu beobachten.

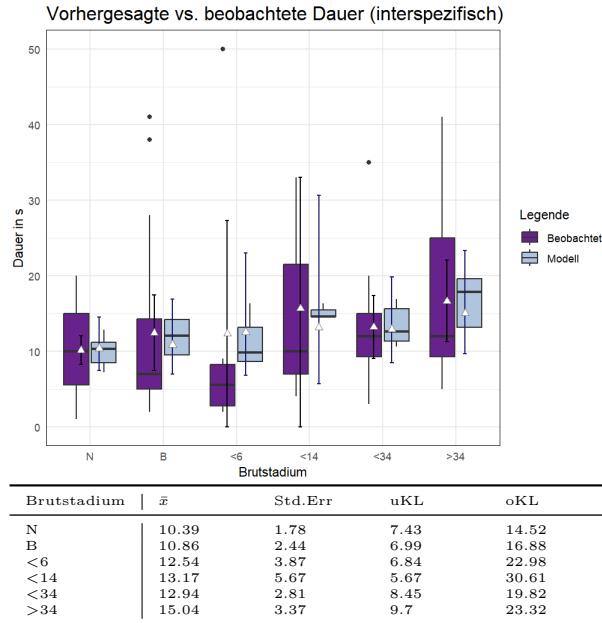


Abbildung 33: Modellvorhersagen Dauer interspezifischer Territorialkonflikte vs. beobachtete Daten, mit Tabelle.

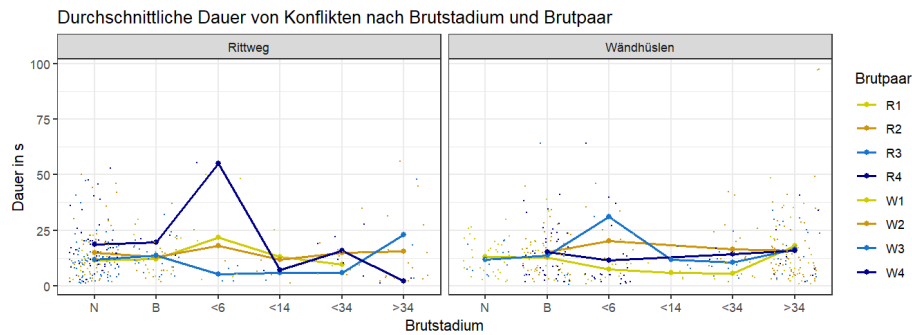


Abbildung 34: Durchschnittliche Dauer von Territorialkonflikten pro Brutstadium und Brutpaar. Die kleinen Punkte sind individuelle Datenpunkte.

4.3.4 Gesamtzeit in territorialen Konflikten

In Abbildung 35 sind die Anteile territorialer Konflikte an der gesamten verfügbaren Zeit dargestellt. Berechnet wurden die Werte aus der Summe der Dauer von Territorialkonflikten, mithilfe der sichtbaren Zeit (1800 Sekunden · Sichtbarkeitsanteil) in Prozentwerte pro Datum und Brutpaar umgewandelt. In der Abbildung links sind auch Konflikte miteinbezogen, bei denen nicht bestimmt ist, ob sie inter- oder intraspezifisch sind.

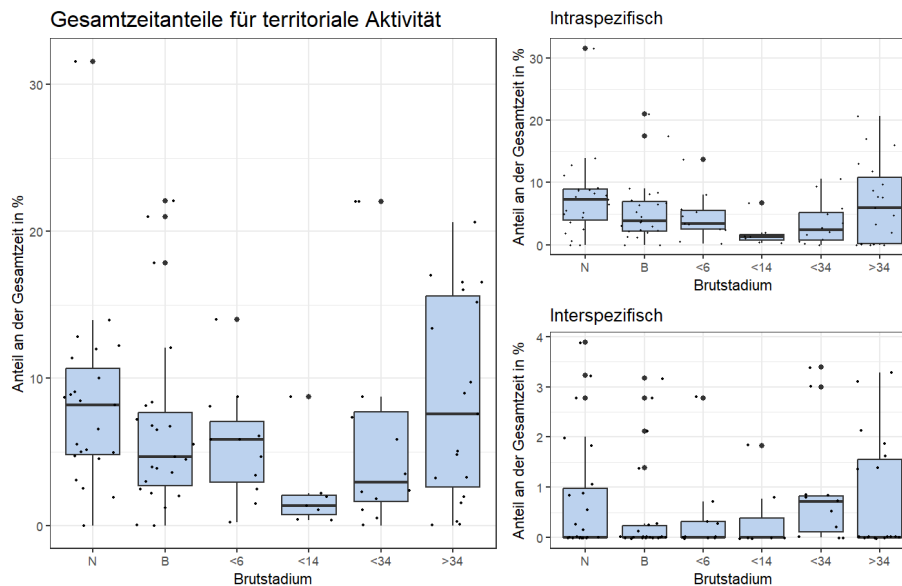


Abbildung 35: Zeitanteile von Territorialkonflikten an der Gesamtzeit in %. Links alle Konflikte, rechts inter- und intraspezifisch; Y-Achsen skalieren unterschiedlich.

Durchschnittlich verbrachten die Blässhühner 5.7 % der Zeit in intraspezifischen Konflikten ($\bar{x} = 4.5$, $Std.Err = 0.006$); 0.8 % in Interspezifischen ($\bar{x} = 0$, $Std.Err = 0.001$).

Intraspezifische Konflikte machten bis zu 31.5 % (Nistphase) an der Gesamtzeit aus. Das Muster ist dasselbe wie bei der Anzahl: von der Nistphase wird bis <14 immer weniger Zeit für Territorialkonflikte aufgewandt; danach steigen die Werte wieder an.

Bei den interspezifischen Konflikten sind verhältnismässig sehr hohe Werte in <34 zu sehen. In der Nistphase wurde ebenfalls relativ viel Zeit für Territorialkonflikte aufgewendet. In B, <6 und <14 sind die Werte ungefähr gleich, und nach dem Anstieg in <34 ist der Median in >34 wieder bei 0, während die Varianz sehr gross wird. Diese Veränderungen geschehen jedoch fast alle in einem Bereich unter 4 % (beachte unterschiedliche Y-Achsenkalen).

Für das Modell wurden nicht die Prozentangaben wie in Abb. 35 verwendet, sondern die absolute Gesamtzeit, die pro Datum und Brutpaar auf Konflikte verwendet wurde. Diese wurde ebenfalls an die sichtbare Zeit angepasst, weshalb hier kein entsprechendes *offset* benötigt wird.

Für die Gesamtzeitmodelle wurde die *tweedie()*-Verteilungsfamilie verwendet (siehe Abbildung 36). Diese

Verteilungsfamilie ist eine Mischung aus der Poisson- und der Gammafamilie und kann mit Daten umgehen, die Nullen beinhalten, gleichzeitig aber positiv kontinuierlich sind (FORD 2026). Da die Gesamtzeitdaten (Summe der Dauern einzelner Konflikte) kontinuierlich sind, aufgrund von Beobachtungen ohne Konflikte aber Nullen beinhalten, passt diese Verteilung hier.

Die Vorhersagen für intra- und interspezifische Konflikte sind in Abbildung 37 dargestellt.

Gesamtzeit in intraspezifischen Konflikten: Der marginale R^2 -Wert bei der Gesamtzeit intraspezifischer Konflikte beträgt 0.178, der für die Brutpaare ist 0.203. Insgesamt erklärt das Modell also 38.1 % der Gesamtvarianz.

Der AIC-Wert für das Modell in Abbildung 36 ist 855.02, derjenige für das dazugehörige Nullmodell 858.88 - also etwas höher. Der Vergleich durch den LR-Test zeigt, dass das Modell, das das Brutstadium berücksichtigt, die Daten signifikant besser abbilden kann ($\chi^2 = 13.858$, $df = 5$, $p = 0.017$).

Zwischen den EMM der Brutstadien N und <14 gibt es einen signifikanten Unterschied ($z = 3.061$, $p = 0.027$), der zwischen N und <34 ist nahe dazu ($z = 2.620$, $p = 0.093$).

```

Gesamtzeit
-----
glmmTMB(Gesamtzeit ~ Brutstadium
+ (1|Brutpaar),
family = tweedie(link = "log"))

```

Abbildung 36: R-Code für die Gesamtzeitmodelle; je nach Konfliktart Gesamtzeit für intra- oder interspezifische Konflikte

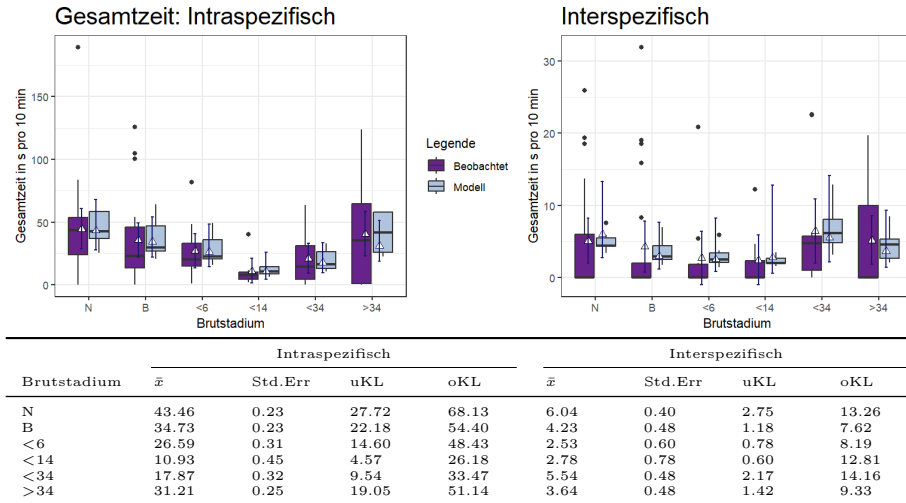


Abbildung 37: Modellvorhersagen für die Gesamtzeit in Konflikten (hier die absolute Zeit in Sekunden).

Gesamtzeit in interspezifischen Konflikten: Der marginale R^2 -Wert für die Gesamtzeit in interspezifischen Konflikten beträgt 0.066, derjenige für die Brutpaare 0.190. Insgesamt werden von diesem Modell also 26.5 % der Gesamtvarianz erklärt.

Das AIC hat hier beim Nullmodell den kleineren Wert (408.91) als bei dem Modell mit Brutstadium als *fixed effect* (415.81). Der Vergleich durch den LR-Test bestätigt, dass das Modell mit dem Brutstadium keine signifikante Verbesserung gegenüber dem Nullmodell bringt ($\chi^2 = 3.090$, $df = 5$, $p = 0.686$).

Die Unterschiede zwischen den EMM sind alle nicht signifikant (grösster Unterschied zwischen N und <6; $p = 0.798$).

4.4 Vergleich der Konfliktarten

Inter- und intraspezifische Konflikte wurden bei den vorhergehenden Auswertungen jeweils separat analysiert; hier werden die konkreten Unterschiede zwischen den Daten zu beiden Konfliktarten behandelt. In Tabelle 11 wird ersichtlich, dass es signifikant mehr intra- als interspezifische Konflikte gibt und auch insgesamt mehr Zeit in intraspezifischen Konflikten verbracht wird. Die Dauer einzelner Konflikte unterscheidet sich hingegen nicht signifikant.

Tabelle 11: Vergleiche von Anzahl, Dauer und Gesamtzeit durch paired Wilcoxon signed-rank Tests.

	Konfliktart	\bar{x}	Std.Err	V	p
Anzahl	Intrasp.	2.26	0.24		
	Intersp.	0.37	0.08	3537	$7.26 \cdot 10^{-13}$
Dauer	Intrasp.	14.86	0.53		
	Intersp.	12.62	1.04	28	0.1953
Gesamtzeit	Intrasp.	34.3	3.46		
	Intersp.	4.61	0.77	36	$7.81 \cdot 10^{-3}$

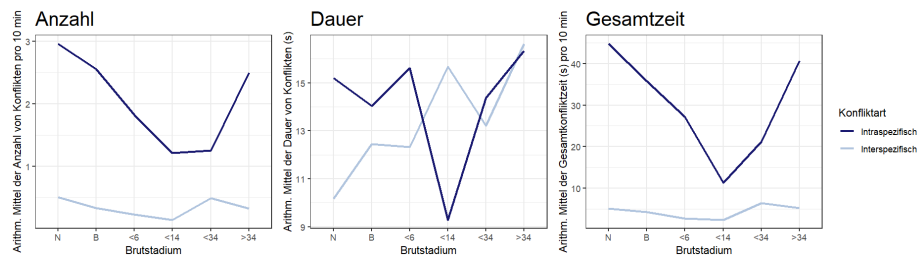


Abbildung 38: Interaktionsgrafiken für Anzahl und Dauer von Konflikten und Gesamtkonfliktzeit. Daten zu Anzahl und Gesamtzeit sind an Sichtbarkeit angepasst.

Abbildung 38 zeigt die Mittelwertverläufe von Konfliktanzahl, -dauer und Gesamtzeit bei inter- und intraspezifischen Konflikten. Besonders bei der Konfliktdauer bewegen sich die Mittelwerte sehr unterschiedlich.

Unterschiedliche Veränderungs-raten, wie sie in den Grafiken zu sehen sind, deuten auf Interaktionen hin - in diesem Fall zwischen dem Brutstadium und der Konfliktart. Bei einer Interaktion ist der Effekt einer unabhängigen auf eine abhängige Variable je nach Wert einer anderen unabhängigen Variable unterschiedlich (VANDERWEELE UND KNOL 2014). In diesem Fall würde der Effekt des Brutstadiums also davon abhängen, ob ein Konflikt inter- oder intraspezifisch ist.

Um zu testen, ob tatsächlich eine Interaktion vorliegt, wurden Interaktionsmodelle (in Abbildung 39) durch die einen LR-Test mit einfachen Additivmodellen verglichen.

In diesen wird anstelle des Interaktionsterms “Brutstadium * Konfliktart” ein Additionsterm verwendet (“Brutstadium + Konfliktart”). Die Interaktions- wie auch die Additivmodelle wurden durch die Residualdiagnosen aus dem DHARMA-Paket überprüft. Die Resultate sind in Tabelle 12 zu sehen. Kein Interaktionsmodell bildet die Daten signifikant besser ab als das jeweils entsprechende Additivmodell, was darauf schließen lässt, dass keine statistisch relevante Interaktion vorhanden ist.

Interaktion Anzahl

```
glmmTMB(Anzahl ~ Brutstadium * Konfliktart
+ (1|Brutpaar) + offset(log-Sichtbarkeit),
family = nbinom2)
```

Interaktion Dauer

```
glmmTMB(Dauer ~ Brutstadium * Konfliktart
+ (1|Brutpaar),
family = Gamma(link = "log"),
dispformula = ~ Brutstadium,
control = glmmTMBControl(optimizer =
nlminb))
```

Interaktion Gesamtzeit

```
glmmTMB(Gesamt ~ Brutstadium * Konfliktart
+ (1|Brutpaar),
family = tweedie(link = "log"),
ziformula = ~ 1)
```

Abbildung 39: R-Codes für die Interaktionsmodelle.

Tabelle 12: Vergleich zwischen Additiv- und Interaktionsmodellen.

Modellart	Anzahl				Dauer				Gesamtzeit			
	AIC	χ^2	df	p	AIC	χ^2	df	p	AIC	χ^2	df	p
Additiv	781				4576				1273			
Interaktion	787	3.782	5	0.581	4579	6.966	5	0.223	1279	3.140	5	0.679

4.5 Intensität

4.5.1 Neue Verhaltensweise “Bepicken” (B)

Während der Beobachtung wurde ab und zu beobachtet, wie Nichtbrüter rückwärts unter Wasser gedrückt und dort mit dem Schnabel bepickt wurden. Da dieses Verhalten ebenso wie Kämpfe (zwischen territorialen Individuen) physisch aggressiv ist, wurde es in der Rangordnung der Verhaltensweisen auf derselben Stufe wie Fighting eingeordnet und *Bepicken* (B) genannt (P-C-S-F/B). Dieses Verhalten wurde in GULLION (1952) nicht als eigenes Display aufgeführt, sondern nur kurz als “*subsurface-mauling*” gegen gebietsfremde Blässhühner erwähnt.

4.5.2 Auswertung Intensität

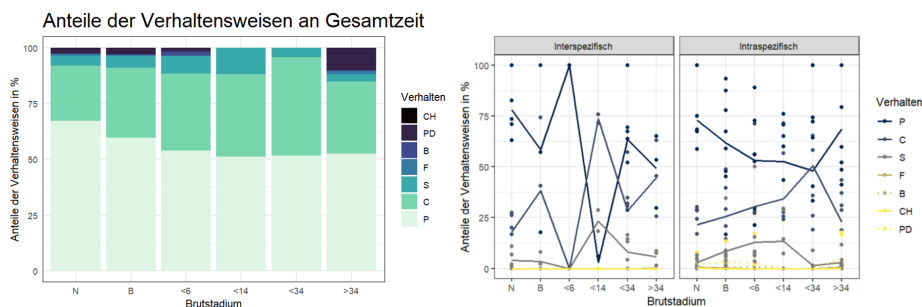


Abbildung 40: Anteile der einzelnen Verhaltensweisen an der gesamten für territoriale Verteidigung aufgewendeten Zeit. P = Patrolling, C = Charging, S = Splattering, F = Fighting, B = Bepicken, PD = Paired Display, CH = Churning.

In Abbildung 40 werden die Anteile der Verhaltensweisen an der Gesamtzeit pro Brutstadium gezeigt. Die Grafik links zeigt die Anteile für alle Konflikte zusammen, rechts sind inter- und intraspezifische Konflikte getrennt. Die Linien zeigen die gesamthaften Mittelwerte (über alle Konflikte), die Punkte sind Mittelwerte pro Brutpaar.

Interspezifisch: Bei den interspezifischen Konflikten gab es pro Brutstadium und Verhaltenskategorie vergleichsweise wenige Daten (in <14 konnten nur drei, in <6 sechs Konflikte, aufgeteilt auf sieben Verhaltenskategorien, ausgewertet

werden). Deshalb sind auch starke Schwankungen zu beobachten. In der Tendenz sinkt allerdings der Anteil von Patrolling-Displays im Verlauf der Brutperiode, während der Anteil von Charging-Displays steigt. Splattering machte in N, B und <6 einen kleinen Anteil aus, der grösste Anteil wurde in <14 (21.3 %) beobachtet, in <34 waren es 9.2 %, bzw. 6.3 % in >34. Fighting kam einmal in >34 zwischen dem Brutpaar W4 und einem Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) vor. “Bepicken”, Paired Displays innerhalb von Konflikten und Churning wurden bei interspezifischen Konflikten nie beobachtet.

Intraspezifisch: Bei den intraspezifischen Konflikten machte Patrolling in allen Brutstadien ausser <34 (45.3 %) den grössten Anteil aus und sank tendenziell im Verlauf der Brutsaison. Charging hingegen stieg tendenziell an, der höchste Punkt war in <34 (49.8 %). Splattering machte zwischen 2.4 und 9.0 % der intraspezifischen Konflikte aus, stieg von der Nistphase bis <6 und <14 an, und sank danach auf 2.4 bzw. 2.8 %. Kämpfe kamen nur in der Nist- und Brutphase und >34 vor und machten dabei maximal 1.7 % der Gesamtzeit aus. “Bepicken” kam in <6 (2.2 %) und in >34 (0.3 %) vor, immer gegen die residenten Nichtbrüter. Paired Displays innerhalb von Konflikten wurden in allen Brutstadien ausser <14 und <34 beobachtet und machten zwischen 1.9 % (<14) und 12.1 % (>34) aus. Churning kam einmal in der Nistphase nach einem Konflikt zwischen W1, W2 und einem nichtbrütenden Blässhuhn vor (0.03 % der intraspezifischen Konflikte). Swanning wurde nie beobachtet.

Insgesamt machte Patrolling den grössten Anteil an der Gesamtzeit aus, gefolgt von Charging, dann Splattering, und zuletzt Paired Displays, Kämpfe, “Bepicken” und Churning.

4.5.3 Unterschiede in Dauer und Häufigkeit einzelner Verhaltensweisen

Zur Auswertung der Veränderungen in den einzelnen Verhaltensweisen wurden für jedes Verhalten gepaarte Wilcoxon-Tests zwischen allen Brutstadien zur Anzahl und zur Dauer der jeweiligen Verhaltensweisen durchgeführt. In Abbildung 41 sind die Verläufe der Mittelwerte für jedes Verhalten und für inter- und intraspezifische Konflikte dargestellt (für bessere Sichtbarkeit auf unterschiedlichen Y-Achsen-skalen).

Relative Anzahl Die Anzahl **Patrolling**-Displays ist bei intraspezifischen Konflikten in der Nistphase am höchsten, sinkt bis <6 und steigt danach wieder kontinuierlich an. Der Unterschied zwischen der Nistphase und <14 ist signifikant ($V = 21$, $p = 0.036$), die restlichen Unterschiede sind nicht signifikant.

Bei den interspezifischen Konflikten ist das grobe Muster dasselbe, in <6 gibt es allerdings einen Ausreisser nach oben, wo nur Patrolling beobachtet wurde. Der Unterschied zwischen <14 und <34 ist signifikant ($V = 21$, $p = 0.036$), der zwischen <34 und >34 nahe dazu ($V = 20$, $p = 0.059$).

Der Verlauf der intraspezifischen **Charging**-Displays zeigt einen zu Patrolling gegenteiligen Verlauf (mit der Ausnahme einer hohen Zahl in <34). Die tiefste

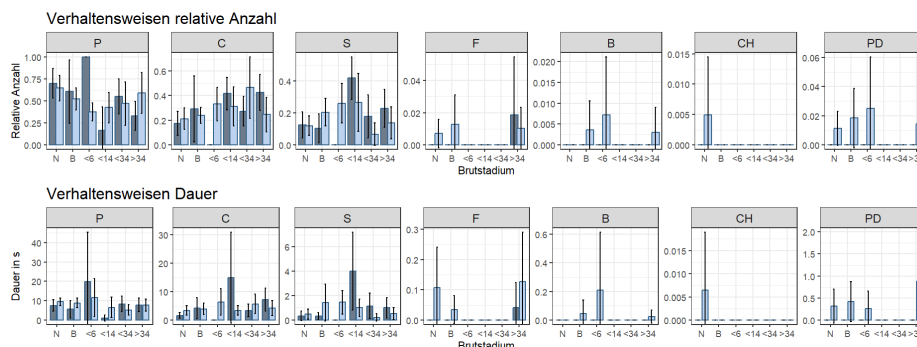


Abbildung 41: Dauer und relative Anzahl (Mittelwerte) einzelner Verhaltensweisen. Jeweils links und dunkler interspezifisch, rechts und heller intraspezifisch. Anzahl relativ zur Gesamtanzahl pro Verhalten, Brutstadium und -paar und inter/intraspezifischen Konflikten. Fehlerbalken zeigen Standardfehler; für Sichtbarkeit verschiedene Y-Achsenkalen.

Anzahl wurde in der Nistphase gezählt, die höchste in <34. Die Unterschiede zwischen den Brutphasen sind alle nicht signifikant. Bei den interspezifischen Konflikten ist ein generelles Muster eines Anstiegs bis <14 und danach eines (tendenziellen) Abstiegs zu beobachten. Allerdings wurden in <6 keine Charging-Displays beobachtet, und die Anzahl stieg zu >34 nochmals an. Der Unterschied zwischen <6 und <34 ist nahezu signifikant ($V = 0$, $p = 0.058$).

Spattering-Displays sind sowohl in intra- als auch in interspezifischen Konflikten in <14 am häufigsten. Bei den intraspezifischen Konflikten gab es von N bis <14 einen laufenden Anstieg, danach wurde in <34 die tiefste Anzahl gezählt; in >34 war sie wieder etwas höher. Signifikante Unterschiede gab es keine, auch bei den interspezifischen Konflikten nicht. Dort war die Anzahl in N etwas höher als in B, in <34 nach der hohen Anzahl in <14 wieder tiefer und stieg zu >34 wieder leicht an.

Kämpfe wurden bei intraspezifischen Konflikten in der Brutphase am häufigsten beobachtet und kamen sonst nur in der Nistphase und >34 vor. Der einzige interspezifische Kampf wurde in >34 beobachtet. **“Bepicken”** wurde (nur intraspezifisch) am meisten in <6 beobachtet, und kam ausserdem in der Brutphase und >34 vor. Die Anzahl von **Paired Displays** (innerhalb Konflikt) stieg von der Nistphase bis <6 stetig an. Auch in >34 kamen Paired Displays vor.

Zusammenfassend ist bei intraspezifischen Konflikten zu beobachten, dass das am wenigsten intensive Patrolling besonders während der frühen Jungenaufzuchtphase weniger vorkommt, dafür häufiger die intensiveren Displays Charging und Spattering. Kämpfe kamen dann allerdings nie vor. Bei interspezifischen Konflikten ist eine Häufung intensiverer Displays hauptsächlich in <14 und >34 zu beobachten. Patrolling war auch hier während der Jungenaufzucht (mit Ausnahme von <6) weniger häufig als am Anfang der Saison (Nist- und

Brutphase).

Dauer Die Werte der Dauer sind Durchschnittswerte, in denen auch Beobachtungen ohne das jeweilige Verhalten eingeschlossen sind ($\rightarrow 0$). Die durchschnittliche Dauer intraspezifischer **Patrolling**-Displays ist in N und B ungefähr gleich, steigt in <6 auf 11.5 s und schwankt danach wieder um ca. 6 s. Der Peak der Dauer ist also in demselben Brutstadium wie der Tiefpunkt in der Anzahl Konflikte (<6).

Die interspezifischen Patrolling-Displays zeigen kein klares Muster; der tiefste Mittelwert wurde in <14 beobachtet, der höchste in <6. Die restlichen Werte schwanken um ca. 7 s. Der Unterschied zwischen der Nistphase und <14 ist nahezu signifikant ($V = 0$, $p = 0.059$).

Charging (intraspezifisch) dauerte wie Patrolling in <6 am längsten. Zuvor stieg die Dauer von der Nist- zur Brutphase. In <14 war die Dauer wieder gleich lang wie in der Nistphase und stieg auf <34 nochmals an. Keiner der Unterschiede ist jedoch statistisch signifikant.

Die Dauer interspezifischer Charging-Displays war ebenfalls in <14 am längsten. Die kürzeste durchschnittliche Dauer wurde in der Nistphase beobachtet, danach stieg sie in der Brutphase etwas an. In <6 wurden gar keine Charging-Displays beobachtet. Nach <14 sank der Wert in <34 und stieg auf >34 wieder etwas an. Keiner der Unterschiede ist statistisch signifikant.

Splattering in intraspezifischen Konflikten dauerte ebenfalls in <6 durchschnittlich am längsten (1.5 s, in B 1.4 s). Danach sank die Dauer bis <34. Der Unterschied zwischen der Brutphase und <34 ist signifikant ($V = 21$, $p = 0.036$). Die durchschnittliche Dauer von **Kämpfen** war in >34 am höchsten. In N dauerten Kämpfe durchschnittlich etwas weniger lang, in B waren sie am kürzesten. Der längste Kampf, der beobachtet wurde, dauerte 11 Sekunden (23.6.2025, W1 und W2, >34). Die sehr tiefen Mittelwerte in Abb. 41 kommen daher, dass in den meisten Konflikten gar keine Kämpfe beobachtet wurden (0 s). Der einzige interspezifische Kampf dauerte eine Sekunde (23.6.2025, W4, gegen Teichhuhn).

“**Bepicken**” dauerte in <6 durchschnittlich 0.2 s, in der Brutphase und in >34 sehr viel weniger lang. Die höchste gemessene Dauer war 16 Sekunden (7.4.2025, W1, <6); auch hier ist jedoch der Mittelwert durch die vielen 0-Werte sehr viel tiefer. Das einzige beobachtete **Churning**-Display dauerte eine Sekunde.

Paired Displays dauerten durchschnittlich 0.8 Sekunden in >34. Dies ist der höchste Wert, gefolgt von der Brutphase, der Nistphase und <6. Die längste Dauer war 86 s (23.6.2025, W1 und W2, >34).

Zusammenfassend war die Dauer bei den drei häufigsten Verhaltensweisen P, C und S in intraspezifischen Konflikten in <6 am höchsten. In den Brutstadien N, B und >34 ist die Dauer von Patrolling-Displays im Verhältnis grösser, während die von Charging und Splattering dort kleiner waren. In der früheren Jungenaufzucht ist also die Dauer intensiverer Displays ebenfalls verhältnismässig grösser. In interspezifischen Konflikten sind in <14 bei Charging und Splattering sehr hohe Werte zu sehen, wobei die Dauer von Patrolling dort sehr niedrig ist.

4.5.4 Test durch Modellvergleiche

Um global zu testen, ob die Zusammensetzung der Verhaltensweisen sich je nach Brutstadium unterscheidet (d.h. das Brutstadium einen Effekt auf die Konflikttintensität hat), wurden die Daten auf eine Interaktion zwischen Brutstadium und Verhalten getestet.

Dazu wurden wieder Interaktions- (Abb. 42) und entsprechende Additivmodelle erstellt. Alle Modelle wurden durch die Residualdiagnosefunktionen aus dem DHARMA-Paket überprüft.

Da nicht in jedem Konflikt jede Verhaltensweise vorkommt, enthalten die Daten viele Nullwerte (semikontinuierliche Daten; viele Nullen, ansonsten kontinuierliche Verteilung). Das konnte durch keine Verteilungsannahme gesamthaft modelliert werden, weshalb hier *Two-Part*-Modelle erstellt wurden. Diese bestehen aus einem Teilmodell für eine binäre Variable (positiv oder negativ) und einem Teilmodell für die Verteilung der positiv-kontinuierlichen (FAREWELL ET AL. 2017). Die beiden Teilmodelle werden separat geschätzt und dann zur Auswertung zusammengefügt.

Die Modelle wurden auf Basis der Mittelwerte pro Brutpaar und -stadium erstellt, weshalb hier keine entsprechenden *random effects* nötig waren. Darum sind diese Modelle nur GLM (*Generalized Linear Models*), keine GLMM (*Mixed* fällt weg; keine *random effects*), bzw. im Falle der kontinuierlichen Teilmodelle aufgrund der Logarithmus-/Wurzeltransformation nur *Linear Models* (LM).

Die Modellvorhersagen für die Anteile der Verhaltensweisen in intra- und interspezifischen Konflikten sind in Abbildung 43 dargestellt. Die geschätzten Werte in intraspezifischen Konflikten stimmen sehr gut mit den tatsächlichen Daten (Abb. 40) überein; bei den interspezifischen Konflikten werden die Anteile von Splattering (S) sowie von Fighting (F) eher überschätzt.

Die zum Modellvergleich (Interaktion vs. Additiv) durchgeführten LR-Tests wurden sowohl zwischen den Einzelmodellen (binär-binär bzw. kontinuierlich-kontinuierlich) als auch zwischen den zusammengesetzten Modellen durchgeführt.

Die Tests für die zusammengeführten Modelle mussten manuell berechnet werden (Werte der Gesamtmodelle: addierte *log-Likelihoods* und Freiheitsgrade der

Verhalten intraspezifisch
Binäres Teilmodell <code>glm(Anteil>0 ~ Brutstadium * Verhalten, family = binomial())</code>
Kontinuierliches Teilmodell <code>glm(log(Anteil_positiv) ~ Brutst. * Verhalten, family = gaussian())</code>
Verhalten interspezifisch
Binäres Teilmodell <code>glm(Anteil>0 ~ Brutstadium * Verhalten, family = binomial())</code>
Kontinuierliches Teilmodell <code>glm(sqrt(Anteil_positiv) ~ Brutst. * Verhalten, family = gaussian())</code>

Abbildung 42: R-Codes für die *Two-Part*-Verhaltensmodelle zu den Anteilen der Verhaltensweisen an der Gesamtkonfliktzeit.

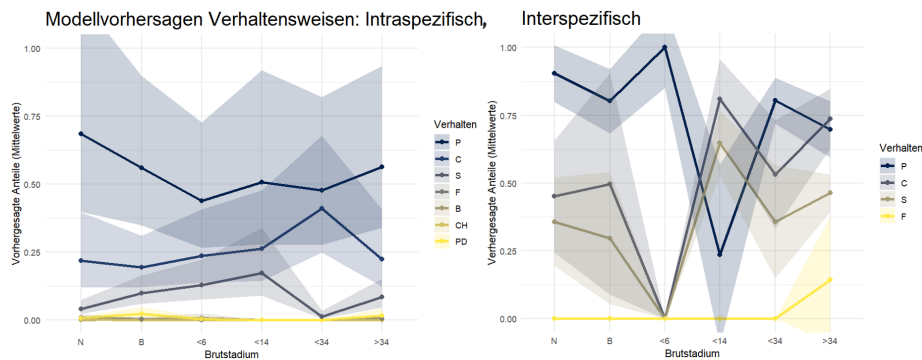


Abbildung 43: Modellvorhersagen (siehe Abb. 42) für die einzelnen Verhaltensweisen.

Tabelle 13: Vergleich der *Two-Part*-Modelle; insgesamt und pro Teilmodell.

	Modellart	Intraspezifisch				Interspezifisch			
		AIC	χ^2	df	p	AIC	χ^2	df	p
Gesamtmodell	Additiv	501.4				54.3			
	Interaktion	634.1	61.28	47	0.079	72.1	58.18	38	0.019
Binär	Additiv	215.7				73.7			
	Interaktion	252.5	23.18	30	0.808	121.3	12.42	30	0.998
Kontinuierlich	Additiv	285.7				-19.4			
	Interaktion	281.6	38.11	17	0.002	-49.2	45.77	8	>0.001

Teilmodelle [RODRIGUES-MOTTA UND FORKMAN 2022]). Die Testergebnisse sind in Tabelle 13 zu sehen.

Sowohl in intra- als auch in interspezifischen Konflikten sind beim Vergleich der kontinuierlichen Teilmodelle die Interaktionsmodelle signifikant besser als die Additivmodelle. Bei Verhaltensweisen, die beobachtet wurden, ist also deren Anteil an der Gesamtkonfliktzeit an das Brutstadium gekoppelt.

Im Vergleich der binären Teilmodelle genügen allerdings die additiven Modelle; die Verteilung der Nullwerte ist also nicht abhängig vom Brutstadium.

Bei interspezifischen Konflikten ist das zusammengesetzte Interaktionsmodell signifikant besser als das entsprechende Additivmodell, bei intraspezifischen Konflikten hingegen knapp nicht.

4.5.5 Versuch: Intensitätsskala anhand Rangierung der Verhaltensweisen

Der Verlauf der Intensität als Ganzes wurde mit einer rangierten Intensitätsskala zu testen versucht; die resultierende Verteilung der Daten ist in Abbildung 44 zu sehen (alle Konflikte).

Die Verhaltensweisen können anhand von GULLION (1952) und den Ergebnissen in Abbildung 40 ordinal zu den Rangstufen 1 (P; niedrigste Intensität), 2 (C), 3 (S), 4 (F/B, höchste Intensität) geordnet werden (intensivere Displays

sollten von den Blässhühnern sparsamer eingesetzt werden). Zur Berechnung der Intensität auf der Skala 0-1 wurden die auf 0-1 normierten Werte für Dauer und Anzahl der Konflikte gemittelt, mit dem Rang der jeweiligen Verhaltensweise multipliziert und am Ende wieder normiert:

$$R = \frac{Anz_{norm} + Dur_{norm}}{2} \cdot Rang \quad R_{norm} = \frac{\sum R - R_{min}}{R_{max} - R_{min}}$$

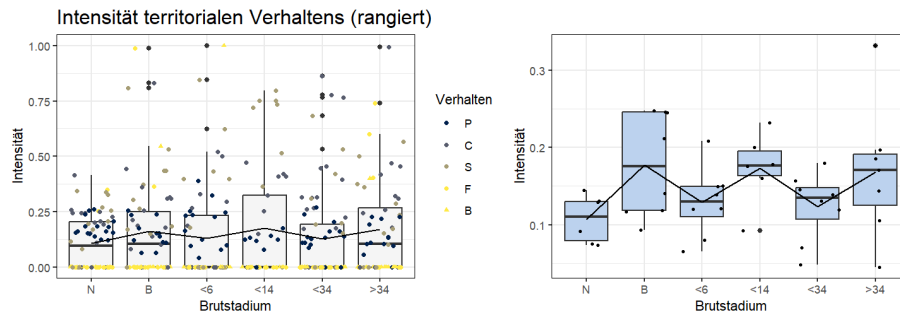


Abbildung 44: Rangierte Intensität der Verhaltensweisen. Links pro Brutpaar und Verhalten; Linie zeigt Mittelwerte. Rechts Mittelwerte pro Brutpaar.

Insgesamt steigt die Intensität mit der rangierten Skala über die gesamte Brutzeit leicht. Ein gepaarter Wilcoxon Test zur Gesamtintensität pro Brutpaar ergibt aber keine signifikanten Unterschiede (sowohl inter- als auch intraspezifisch).

Die tatsächlichen Unterschiede in der Intensität zwischen den Verhaltensweisen, also zum Beispiel wie viel intensiver ein Splattering-Display als ein Charging-Display ist, sind aber nicht bekannt. Diese tatsächlichen Rangunterschiede wären nötig, um eine aussagekräftige Analyse der Gesamtintensität durchführen zu können.

Es wurde versucht, aus einem kombinierten Index (Mittelwerte) aus den normierten Daten (zwischen 0 und 1) zu Anzahl und Häufigkeit diese Unterschiede zu bestimmen. Dabei kam heraus, dass anhand von Häufigkeit und Dauer Charging doppelt so intensiv sei wie Patrolling, Splattering dreimal so intensiv wie Charging, und F/B 38-mal so intensiv wie Splattering - die Ränge wären also 1 (P), 2 (C), 6 (S), 228 (F/B). Eine Intensitätsskala mit dieser Rangierung ergibt durch einzelne F/B jedoch ein stark verzerrtes Gesamtbild.

4.6 Territorialkonflikte je nach Witterung

Anzahl Territorialkonflikte nach Temperatur und Sonnenbedeckung

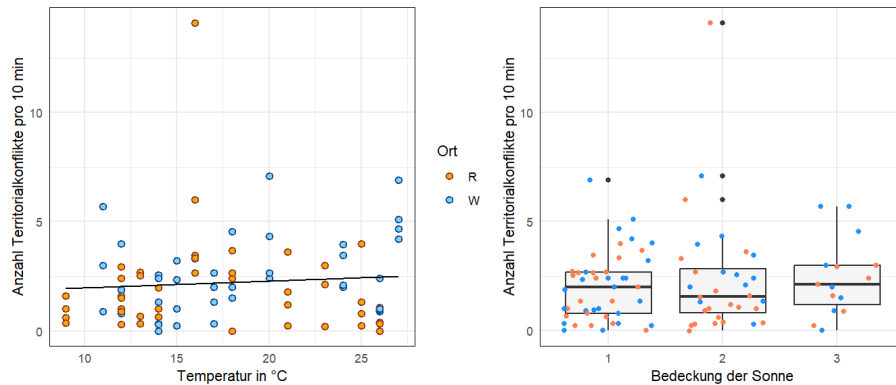


Abbildung 45: Anzahl Territorialkonflikte pro 10 Minuten (angepasst an Sichtbarkeitsanteil), je nach Lufttemperatur und Sonnenbedeckung (1 = unbedeckt, 2 = teilweise bedeckt, 3 = vollständig/fast vollständig bedeckt).

An jedem Beobachtungstag wurden Daten zum Wetter notiert, d.h. die Lufttemperatur (nach den Angaben von MeteoSchweiz (BUNDESAMT FÜR METEOROLOGIE UND KLIMATOLOGIE SCHWEIZ) zu Saland und Bubikon) und die Bedeckung der Sonne. Diese möglichen Kovarianten sind in Abbildung 45 dargestellt.

In der Grafik rechts ist ein sehr leichter Anstieg der Anzahl Territorialkonflikte bei steigender Lufttemperatur zu beobachten. Der R^2 -Wert für diese Regression ist 0.0066, das heisst, 0.66 % der Variation in der Anzahl Konflikte kann durch die Lufttemperatur erklärt werden. Dieser Effekt ist also vernachlässigbar.

Auch bei der Bedeckung der Sonne sind die Daten über die drei Kategorien sehr gleichmässig verteilt. Die z-Werte aus `emmeans()` eines negativ-binomialen GLMM (`glmer.nb()`) mit *fixed effect* Sonne und *random effect* Brutpaar sind $p \geq 0.70$. Der marginale R^2 Wert ist 0.013 (konditional: 0.095). Auch die Sonne hat also keinen Einfluss auf die Anzahl der Konflikte.

4.7 Paired Displays als Abschluss von Konflikten

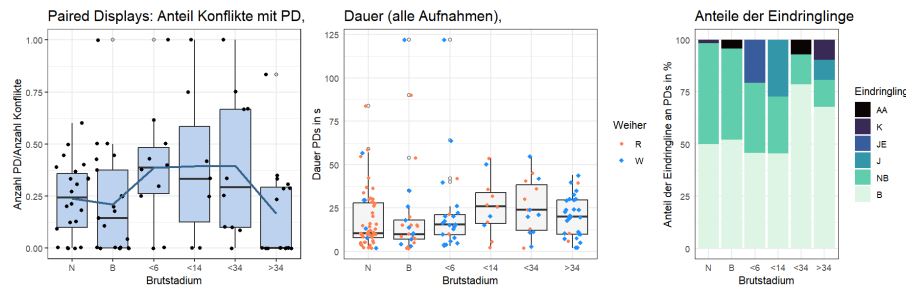


Abbildung 46: Anteil von Territorialkonflikten mit abschliessendem Paired Display (pro Brutpaar und Datum, Linie zeigt Mittelwerte), Dauer von Paired Displays (alle Aufnahmen) und Eindringlinge, gegen die Paired Displays beobachtet wurden (AA = andere Art, K = Konflikt, JE = eigenes Jungtier, J = fremdes Jungtier, NB = Nichtbrüter, B = brütendes Individuum).

Abbildung 46 zeigt die Daten zu Paired Displays als Abschluss von Konflikten. In der Grafik links ist für jedes Brutstadium der Anteil an Territorialkonflikten zu sehen, der mit einem Paired Display beendet wurde. In <34 wurden durchschnittlich am meisten Konflikte mit einem Paired Display beendet (39.5 %), in >34 waren es am wenigsten (16.4 %), wobei hier auch der Median bei 0 liegt. In der Nist- und Brutphase gab es relativ wenige PDs. In <6 stieg der Anteil stark an, der Mittelwert blieb danach bis <34 ähnlich. In >34 wurden dann wieder vergleichsweise wenige Paired Displays beobachtet. Gepaarte Wilcoxon-Tests ergaben keine signifikanten Unterschiede (grösster Unterschied zwischen <6 und >34; $V = 18$, $p = 0.142$). Auch ein LR-Test eines GLMM mit Brutpaar als *random*- und Brutstadium als *fixed effect* mit tweedie()-Verteilungsfamilie gegen ein entsprechendes Nullmodell ergab keinen signifikanten Einfluss des Brutstadiums ($\chi^2 = 8.551$, $df = 5$, $p = 0.128$).

Die Dauer (mittlere Grafik) war, wie die Anteile der Konflikte mit PD, in den Stadien <6, <14 und <34 höher als im Rest der Brutperiode. In der Nist- und Brutphase dauerten PDs ähnlich lange. In <6 war die Dauer etwas höher und in <14 am höchsten ($\bar{x} = 26$). Danach sank sie wieder bis >34. Die längsten Paired Displays (beide am Rittwegweiher, in der Brutphase und <6) dauerten 122 Sekunden. Auch hier ergaben gepaarte Wilcoxon-Tests keine signifikanten Unterschiede, der grösste Unterschied lag wieder zwischen <6 und >34 ($V = 12$, $p = 0.313$).

Im Vergleich der beiden Beobachtungsstandorte fällt auf, dass in der Nistphase am Rittwegweiher deutlich mehr PDs beobachtet wurden als am Wändhülsenweiher, während PDs in >34 fast nur am Wändhülsenweiher vorkamen. Dies liegt jedoch hauptsächlich daran, dass es am Wändhülsenweiher in der Nistphase und am Rittwegweiher in >34 nur wenige Beobachtungstage gab.

Verschiedene Eindringlinge Die Grafik rechts zeigt, gegen welche Eindringlinge wie oft Paired Displays verwendet wurden. Es wurde jedes Paired Display gezählt (Kopf tief, Flügel hoch, Schwanzfedern aufgestellt), auch wenn nur ein Blässhuhn das Display zeigte. Dies kam oft vor, wenn der Eindringling kein brütendes Individuum war. Den grössten Anteil an der Gesamtanzahl der PDs machten in allen Brutstadien brütende Tiere aus, doch auch gegen andere Eindringlinge wurden oft PDs beobachtet. Bis zu 48 % der Paired Displays (Nistphase) wurden gegen Nichtbrüter verwendet. Dieser Anteil war in der Nistphase am höchsten und wurde bis >34 (12 %) immer kleiner. Es wurden auch PDs gegen Jungtiere beobachtet, sowohl gegen eigene (<6) als auch gegen fremde (<14 und >34). Insgesamt zwei Paired Displays wurden auch gegen andere Arten beobachtet, eines in der Brutphase gegen eine Stockente (*Anas platyrhynchos*, R1, 10 s) und eines gegen ein Teichhuhn (*Gallinula chloropus*, W2, 55 s).

Paired Displays vorangehende Verhaltensweisen Abbildung 47 zeigt die Verhaltensweisen, die zuletzt vor PDs beobachtet wurden. Die meisten PDs (42 %) folgten auf Splattering, etwas weniger auf Patrolling und Charging und 5 % auf Kämpfe. Vor allem in <6 und <14 folgten sehr viele PDs auf Splattering. Auf alle beobachteten intraspezifischen Kämpfe folgte PD; der Kampf gegen das Teichhuhn in >34 wurde als einziger ohne PD beendet.

Paired Displays vorhergehende Verhaltensweisen

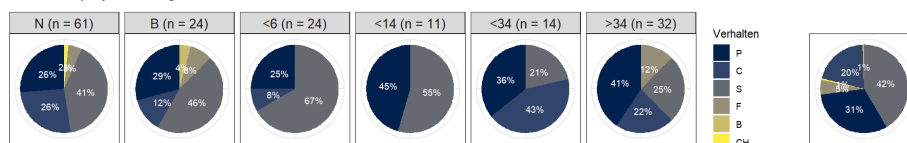


Abbildung 47: PDs vorhergehende Verhaltensweisen (jeweils die letzte Verhaltensweise eines Konflikts vor Beginn des PD. Das Diagramm rechts zeigt die Werte über alle Brutstadien hinweg.

4.8 Weitere Beobachtungen

4.8.1 Brutbeginn, Populationsdichte, Jungtiere

Die Brutphase begann am Wändhülsenweiher Mitte März (W2 und W4) bis Mitte April (W1 und W3). Am Rittwegweiher begann R1 anfangs April zu brüten, R2, R3 und R4 Ende April bis anfang Mai. Brutpaar R5, das hier nicht beobachtet wurde, hatte ebenfalls Mitte März mit dem Brüten begonnen. Die Lufttemperatur am Wändhülsenweiher ist durchschnittlich höher als die am Rittwegweiher (BUNDESAMT FÜR METEOROLOGIE UND KLIMATOLOGIE SCHWEIZ 2025), was den generell früheren Brutbeginn verursacht haben könnte. Die durchschnittliche Territoriumsgrösse beträgt 0.112 ha (10 ha/89 BP). Eine Zweibrut wurde nur bei den Brutpaaren W4 und R1 beobachtet, wo jeweils drei Jungtiere schlüpften. Bei der ersten Brut hatte **R1** 5, **R2** 2, **R3** 4, **R4** 5, **W1** 6, **W2** 1, **W3** 5 und **W4** 7 Jungtiere. Die ursprüngliche Gelegegrösse ist bei

keinem Brutpaar bekannt, nach der ersten Beobachtung der Jungtiere wurden bei keinem Brutpaar Verluste festgestellt.

4.8.2 Situation der Nichtbrüter

Am Wändhüslenweiher gab es zu Beginn des Beobachtungszeitraums zwei Nichtbrüter, die sich beide zwischen den Brutpaaren W1 und W2 aufhielten. Eines dieser Tiere war immer zwischen Seggenhorsten (*Carex*) versteckt und wurde nur einmal ausserhalb beobachtet, als es von dort auf die Wasseroberfläche vertrieben wurde. W1 und W2 machten immer wieder Displays in Richtung dieses Nichtbrüters. Ab Mai wurden weder Displays noch der Nichtbrüter mehr beobachtet. Das zweite Tier am Wändhüslenweiher wurde über den gesamten Beobachtungszeitraum immer am Rand des Schilfgürtels gesehen (teils auf der angrenzenden Wiese). Auch dieser Nichtbrüter wurde selten über ca. einen Meter vom Rand des Schilfs entfernt gesehen und wurde vor allem von W2 immer wieder zurückgetrieben, auch wenn es von meinem Beobachtungsstandort noch gar nicht sichtbar war. Dabei schwamm teilweise minütlich ein Tier von Brutpaar W2 in einer geraden und meist derselben Linie auf das Schilf zu.

Am Rittwegweiher war ein Nichtbrüter von meinem Beobachtungsstandort in Sichtweite. Dieser lebte im Schilf zwischen R2 und R3 und hatte einen schmalen Streifen, eine gerade Linie bis in die Mitte des Weihers, auf dem er von den beiden Brutpaaren nicht vertrieben wurde. Der Bewegungsradius war bei diesem Tier also grösser als bei denjenigen am Wändhüslenweiher, die fast nie auf der Wasseroberfläche beobachtet wurden. Hier fiel auf, dass das Zurücktreiben dieses Tieres durch R2 und R3 sehr oft demselben Muster folgte. Ein Tier eines Brutpaars schwamm dabei in einem Bogen auf den Nichtbrüter zu, oft taten dies die beiden Brutpaare synchron. Teilweise floh der Nichtbrüter schon mit Splatting, wenn ein Tier der Brutpaare in entgegengesetzte Richtung zum Bogen ansetzte.

5 Diskussion

5.1 Häufigkeit

5.1.1 Anzahl intraspezifischer Konflikte

Allgemein Die Resultate zeigen, dass die Anzahl intraspezifischer Konflikte ab der Nistphase abnahm und nach einem Tiefpunkt in <14 und <34 zu >34 wieder anstieg. Der geschätzte marginale R^2 -Wert (nur *fixed effect* Brutstadium) beträgt 12.2 %.

Diese Beobachtung stimmt ungefähr mit den Resultaten der gesichteten früheren Studien zu intraspezifischen Konflikten überein.

Der LR-Test zum Vergleich mit dem Nullmodell ergab allerdings keinen signifikanten Einfluss des Brutstadiums; zwischen den geschätzten Mittelwerten (EMM) gab es ebenfalls keine signifikanten Unterschiede.

Ob vor der Nistphase die Anzahl (intraspezifischer) Konflikte tiefer war und somit ein Aufstieg in der Nistphase erfolgte wie von GULLION (1953) berichtet, kann anhand der Resultate nicht gesagt werden. In der Brutphase sank die Anzahl intraspezifischer Konflikte, wobei dieser Wert sich auf die Gesamtzeit pro Brutpaar bezieht. Die Anzahl Konflikte pro Zeit, in der sich ein Blässhuhn nicht auf dem Nest befindet, wäre doppelt so gross, bzw. doppelt so dicht gestreut. Auch die Abnahme intraspezifischer Konflikte beim Schlüpfen (Kategorie <6), wie von MA ET AL. (2011) beobachtet, ist in den Resultaten zu sehen. Dies unterstützt die Annahme aufgrund des *Dear Enemy*-Effekts (die Reviergrenzen wurden zuvor festgelegt und die Nachbarn sind einander bekannt, was in weniger Konflikten resultiert). Diese weitere Abnahme beim Schlüpfen steht allerdings im Gegensatz zur Studie von GULLION (1953), der beim amerikanischen Blässhuhn beim Schlüpfen auch intraspezifisch einen Anstieg der Territorialität beobachtete. In der Jungenaufzuchtphase beobachteten alle Autoren am wenigsten intraspezifische Konflikte, wobei RYAN UND DINSMORE (1980) sowie BOY UND SALATHÉ (1987) die Jungenaufzuchtphase nicht weiter aufteilten. Auch dies bestätigen die Resultate (tatsächliche Mittelwerte: 3.0 (N), 2.6 (B), 1.8 [<6, <14, <34 und >34 zusammen]). Die weitere Aufteilung der Jungenaufzuchtphase ergab aber wieder einen Anstieg ab <34.

Ein Grund für den Anstieg ab <34 könnte erhöhte Konkurrenz um Nahrung sein. Die Überlebensrate von jungen Blässhühnern ist abhängig von der Futterqualität (BRINKHOF 1997). Invertebraten machen bei Jungtieren bis zu 10 Tagen 84 % bis 97 % der Nahrung von Jungtieren aus (HORSFALL (1981) IN BRINKHOF (1997), BRINKHOF (1997), DRIVER (1988) [Jungtiere bis $\frac{1}{3}$ der Grösse von Adulttieren, also ca. 14 Tage; siehe Abb. 12]). Bei Jungtieren von ca. 14 bis ca. 35 Tagen ($\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{3}$ Grösse von Adulttieren) macht pflanzliches Material ungefähr 61 % der Nahrung aus, bei noch älteren Jungtieren (bis gleich gross wie Adulttiere) ungefähr 79 % (DRIVER 1988). BRINKHOF (1997) berichtet von einer abnehmenden Biomasse von Invertebraten Mitte Juni (die Studie wurde in den Niederlanden durchgeführt). Diese Abnahme würde aber hauptsächlich Jungtiere im Alter von bis zu 10 Tagen betreffen, da bei diesen tierisches Material den grössten Nahrungsanteil ausmacht. Die Pflanzenbiomasse ist in Teichen im Sommer am grössten (Bsp. BROADY ET AL. 2014), also dann, wenn die Jungtiere der meisten Brutpaare laut DRIVERS (1988) auf mehrheitlich pflanzliche Nahrung umgestiegen sein sollten. Allerdings ist um diese Zeit auch die Dichte an Blässhühnern auf den Weihern stark erhöht, was trotz erhöhter Pflanzenbiomasse zu mehr Konkurrenz führen kann.

Eine weitere Erklärung für den Anstieg in <34 könnte der RV (*reproductive value*) der Jungtiere sein, der dann sehr gross ist (kurz vor dem flügge werden), während die Jungtiere noch nicht ganz selbständig sind. Möglicherweise hatte dieser auch intraspezifisch einen Effekt; die Territorien mit der Nahrung für die Jungtiere sind dann besonders wichtig. Manchmal wurden bei älteren Jungtieren auch Konflikte beobachtet, bei denen Brutpaare auf aggressive Displays eines anderen Brutpaars gegenüber den eigenen Jungtieren reagierten. Die Verdichtung der Population durch die Jungtiere hatte also wahrscheinlich ebenfalls einen Einfluss (siehe auch 5.1.3 Unterschiede zwischen den Brutpaaren).

Die Kurvenform kann auch an den veränderten Energie- und Zeitreserven der El-

terntiere liegen. Jedes Phase der Reproduktion bringt energetische Kosten, wobei die Nistphase weniger energieintensiv ist als die Brut- und Jungenaufzuchtphasen (HARTLEY UND MAINWARING 2013), und während der Jungenaufzucht am meisten Energie benötigt wird (DEE, *Daily Energy Expenditure*, am höchsten; ELLIOT ET AL. 2015). In der Nistphase ist noch verhältnismässig viel Energie verfügbar, wodurch ein Brutpaar mehr in die Territorialverteidigung investieren kann. Besonders während der frühen Jungenaufzucht wird mehr Energie in die Versorgung des Nachwuchses investiert. Laut GULLION (1954) werden junge Blässhühner anfangs noch von den Elterntieren gefüttert (bis mit ca. 30 Tagen). Sind die Jungtiere über 30 Tage alt, müssen sie weniger intensiv betreut werden, was durch mehr Zeit und Energie wieder eine stärkere Revierverteidigung ermöglicht.

Die Hypothese für die Intensität intraspezifisch-territorialen Verhaltens bei älteren Jungtieren war ein leichter Anstieg, falls eine Zweitbrut begonnen würde. Dies hat sich bei den Brutpaaren R1 und W4 (einzige mit Zweitbrut) nicht bestätigt (siehe Abbildung 25; die Anzahl stieg bei diesen Brutpaaren nicht). Besonders am Wändhülsenweiher stieg die Anzahl Konflikte gegen Ende der Beobachtungsperiode bei den Brutpaaren, die nur einmal brüteten (Abb. 25). Eine Erklärung für den Anstieg wäre also wahrscheinlich eher das Potenzial zu einer weiteren Brut, auch wenn dieser Effekt laut MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988) klein sein sollte. Um genau zu untersuchen, ob der Anstieg daran liegt, müssten aber mehr Brutpaare untersucht werden. Zumindest der Anstieg in >34 am Wändhülsenweiher kommt aber hauptsächlich von vielen Jungtieren auf dem Weiher (5.1.3).

Was ebenfalls die hohe Anzahl an Konflikten sowohl zu Beginn als auch zum Ende der Brutsaison erklären könnte, ist *territory prospecting*. Vögel verwenden viel Zeit darauf, Information zu möglichen Brutplätzen zu sammeln, da die Qualität eines Brutplatzes grossen Einfluss auf den Bruterfolg hat. Diese Informationssammlung wird als *prospecting* bezeichnet (REED ET AL. 1999) und hat eine konstante Migration von Tieren einer Art zur Folge (*informed dispersal*; PONCHON UND TRAVIS 2022).

Der Nutzen des *Prospectings* für ein Individuum oder Brutpaar hängt besonders von zwei Faktoren ab; einerseits von der Menge verfügbarer Informationen und andererseits von der Möglichkeit, sich an einem geeigneten Ort niederzulassen (REED ET AL. 1999). Zu Beginn der Brutzeit ist die Menge an verfügbarer Information relativ klein (noch keine diesjährigen Jungtiere), es ist aber noch gut möglich, sich niederzulassen. Gegen Ende der Brutzeit hingegen ist die Anzahl der Jungtiere - laut REED ET AL. (1999) möglicherweise der beste Indikator für die Territoriumsqualität - bekannt, eine Niederlassung ist aber erst in der folgenden Saison möglich. Deshalb sollte *prospecting* besonders zu Beginn und Ende der Brutsaison vorkommen (REED ET AL. 1999).

Zusätzlich zu der erhöhten Menge an Informationen (in Form des Bruterfolgs der Artgenossen) wird am Ende einer Saison auch keine Möglichkeit zum Brüten verpasst, weshalb *prospecting* dann noch mehr als zu Beginn vorkommen sollte (REED ET AL. 2005).

Zusammen mit dem *Dear Enemy*-Effekt kann dieses Konzept das beobachtete Muster also sehr gut erklären.

Die Vorhersagen haben sich, abgesehen von dem Anstieg in <34 und >34 , bestätigt. Die Resultate können die Theorie des *Dear Enemy*-Effekt bei Blässhühnern unterstützen und weisen auf ein Vorhandensein von *territory prospecting* hin. Es konnte allerdings kein statistisch signifikanter Effekt des Brutstadiums auf die Anzahl der Konflikte nachgewiesen werden.

Anzahl Konflikte je nach Eindringling In Abbildung 19 wurde die Anzahl Konflikte je nach Eindringling gezeigt. Generell gab es mehr Konflikte mit Nichtbrütern als gegen andere brütende Individuen, obwohl sich auf beiden Weihern weniger Nichtbrüter (1-2) als brütende Tiere (8 bzw. 10) befanden. Dabei hatte jedes Brutpaar höchstens Grenzen zu zwei anderen Revieren, also vier anderen brütenden Individuen. Die höhere Anzahl an Konflikten mit Nichtbrütern ist aber dadurch immer noch nicht verhältnismässig. Ein möglicher Grund für den Unterschied ist der *Dear Enemy*-Effekt: benachbarte Brutpaare haben hauptsächlich das Ziel, ihr Territorium zu verteidigen, während *Floaters* ein Territorium zur Fortpflanzung benötigen und deshalb für brütende Tiere eine grössere Gefahr darstellen (LENDÄ ET AL. 2012).

In der Nistphase ist die Anzahl Konflikte mit Nichtbrütern sehr hoch (im Vergleich zu den restlichen Brutstadien und zu der Anzahl Konflikte gegen brütende Tiere). In diesem Brutstadium werden die Territorien festgelegt, und die Brutphase hat noch nicht begonnen. Für unverpaarte Individuen wäre dies also eine Möglichkeit, noch ein Territorium zu erkämpfen. Territorien, deren Inhaber entfernt wurden, werden von *Floatern* schnell besetzt (MORENO 2016). Dies bedeutet, dass Brutpaare - besonders wenn *Floaters* noch eine Brutmöglichkeit haben - laufend ihre Präsenz markieren müssen und dadurch viele Displays zu beobachten sind.

Auch in <34 ist eine hohe Anzahl an Konflikten gegen Nichtbrüter zu beobachten. In dieser Phase werden die Jungtiere selbständig, das heisst, dass eine Zweitbrut begonnen werden könnte. Es ist also möglich, dass Nichtbrüter hier wieder versuchen, sich ein Territorium zu erkämpfen. Möglicherweise kommt die erhöhte Anzahl hier auch durch *territory prospecting* für die nächste Brutsaison zustande.

Displays gegen andere Konflikte werden dann gezeigt, wenn ein Konflikt über die Grenzen zu einem anderen Brutpaar hinausgeht oder hinauszugehen droht. Dies kam in den Brutstadien <14 und <34 nie vor, was darauf hindeuten könnte, dass Konflikte dann tatsächlich auf das Nötigste beschränkt werden.

Bei Konflikten gegen andere Brutpaare gab es zu >34 einen starken Anstieg (mehr Konflikte als in der Nistphase). Dieser Effekt zeigt sich jedoch nur am Wändhüslweiher (auch Abb. 25) und kann bei W1 und W3 (anhand der Rohdaten) teilweise dadurch erklärt werden, dass Konflikte gegen ein anderes Brutpaar weitere Konflikte nach sich zogen (z.B. alle 30 s von Neuem ein Display). Bei W1 gab es ausserdem in >34 viele Konflikte gegen Jungtiere von W4, was wiederum zu mehr Konflikten gegen W4 selbst führte. Ein Teil des Anstiegs könnte also auch durch die steigende Populationsdichte auf dem Weiher erklärt werden.

Jungtiere Die erste Vertreibung eines Jungtiers wurde beobachtet, als dieses 11 Tage alt war. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973; S. 559) schreibt, dass Jungtie-

re mit 8-11 Tagen fremden, aggressiven Adulttieren ausweichen, und dass adulte Blässhühner fremde Jungtiere im Alter von bis zu zwei Wochen nicht vertreiben, sondern teilweise sogar füttern und hudern. Aggressives Verhalten gegenüber fremden Jungtieren kommt also, wie auch hier beobachtet, erst ab ungefähr zwei Wochen vor. Eigene Jungtiere wurden das erste Mal nach 52 Tagen vertrieben. Ab dann (ca. 55 Tage) sind die Jungtiere laut GULLION (1954) völlig selbständig, auch diese Beobachtung stimmt also mit der Literatur überein. Der Anstieg an Konflikten gegen Jungtiere mit steigendem Alter war ebenfalls erwartbar, da ältere Jungtiere erstens selbständiger sind und dadurch eher Reviergrenzen überschreiten. Auch die Konkurrenz um Ressourcen wie Nahrung wächst, je mehr und ältere Jungtiere sich auf dem Weiher befinden. Displays gegen eigene Jungtiere wurden nur in der Brutphase und in <6 beobachtet. Dies zeigt, dass eigene Jungtiere nur dann vertrieben werden, wenn die Elterntiere die vorhandenen Ressourcen für die Zweitbrut nutzen müssen.

5.1.2 Anzahl interspezifischer Aggressionen

Allgemein Die Anzahl interspezifischer Konflikte (nicht angepasst an die Anzahl anderer anwesender Wasservögel) sank ebenfalls von der Nistphase bis <14, war in <34 verhältnismässig sehr hoch und in >34 wieder etwas tiefer (allerdings ohne signifikante Unterschiede in LR-Test und paarweisen Vergleichen).

Die Hypothese zur Anzahl interspezifischer Konflikte war, dass die Intensität von Aggressionen gegen andere Arten in der Nistphase niedrig sein, dann ab der Brutphase ansteigen, bis die Jungtiere selbständiger werden und gegen Ende wieder sinken sollte (*reproductive value*). Stattdessen ist der Verlauf sehr ähnlich wie der intraspezifischer Konflikte (was in Kapitel 4.4 - Vergleich der Konfliktarten - auch statistisch überprüft wurde).

Kurz nach dem Schlüpfen (<6 bis <14) wurde die niedrigste Anzahl interspezifischer Konflikte beobachtet, obwohl bei Nestflüchtern/Halbnestflüchtern wie dem Blässhuhn zu diesem Zeitpunkt die höchste Aggressivität vorhanden sein sollte (MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD 1988). Zudem war die durchschnittliche Anzahl interspezifischer Konflikte in der Nistphase am höchsten, obwohl dort noch gar keine zu verteidigenden Jungtiere vorhanden sind. Dasselbe ist in >34 zu beobachten, wo die Jungtiere laut der Theorie von MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988) wegen ihrer selbständigkeit nicht mehr verteidigt werden müssten.

In der vorhandenen Literatur zum Blässhuhn gibt es Uneinigkeiten über den Verlauf interspezifischer Konflikte während der Brutzeit. Die hier beobachtete Abnahme der Anzahl interspezifischer Aggressionen in der Brutphase stimmt mit MA ET AL. (2011) überein. GULLION (1953; *F. americana*) sowie BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten keine Veränderung, RYAN UND DINSMORE (1980; *F. americana*) eine Zunahme. Beim Schlüpfen der Jungtiere wurden hier die tiefsten Konfliktzahlen beobachtet, was den anderen Studien, die das Schlüpfen als einzelne Kategorie behandelten, widerspricht (GULLION (1953) sowie RYDER (1959; *F. americana*) starke Zunahme, MA ET AL. (2011) keine Veränderung). Im Verlauf der Jungenaufzucht beobachtete GULLION (1953) übereinstimmend mit der RV-Theorie (*reproductive value*) eine Abnahme interspezifischer Aggression. BOY UND

SALATHÉ (1987) beobachteten zusammen mit dem Schlüpfen insgesamt ebenfalls eine Abnahme; RYAN UND DINSMORE (1980) hingegen (ebenfalls zusammen mit dem Schlüpfen) eine Zunahme. Werden die Resultate dieser Arbeit für alle Stadien der Jungenaufzucht zusammengenommen, ergibt sich wie in BOY UND SALATHÉ (1987) eine Abnahme der Mittelwerte gegenüber Nist- und Brutphase.

Die Vorhersage einer Zunahme bis zu frühen Jungenaufzucht und folgender Abnahme der Anzahl Konflikte konnte nicht bestätigt werden, die Resultate zeigten einen genau umgekehrten Effekt (aber keine signifikanten Unterschiede). Eine mögliche Erklärung ist, dass ein Grossteil der Konflikte gegen Teichhühner stattgefunden hat, die teilweise dieselben Ressourcen wie Blässhühner nutzen (siehe 5.1.2 - Konflikte gegen verschiedene Arten).

Anpassung an Anzahl anwesender Wasservögel Das an die Anzahl anwesender Wasservögel angepasste Muster entspricht eher den Erwartungen aufgrund des RV der Jungtiere (höchste Aggression in <6 , also kurz nach dem Schlüpfen, wenig in der Nistphase und in <34). Auch ist der Unterschied zwischen N und >34 nahezu signifikant. Die Daten zur Anzahl anderer Wasservögel wurden jedoch über die gesamten 30 Minuten Beobachtungszeit und auf dem gesamten Weiher aufgenommen, auch wenn sich ein Individuum beispielsweise nur für einige Minuten und nur am Rand eines Territoriums aufhielt. Es ist also möglich, dass durch viele kurze Beobachtungen von Vögeln auf dem Weiher die Daten nach unten verzerrt werden.

Um für die Anzahl interspezifischer Konflikte verlässlichere Daten zu erhalten, müsste also genau definiert werden, (1) welche Arten gezählt werden, (2) wo sie sich befinden müssen; d.h. wie weit vom Weiherrand/Rand eines Territoriums ein Tier entfernt sein darf, und es müssten (3) Veränderungen in der Anzahl miteinbezogen werden. Wenn zum Beispiel zu fünf anwesenden Stockenten (*Anas platyrhynchos*) für einige Minuten eine Weitere hinzukommt, müssten die Daten für diese Periode an sechs Stockenten angepasst werden, der Rest aber nur an fünf. Ausserdem wäre es interessant, die Anpassung für jede einzelne fremde Art durchzuführen, um festzustellen, ob sich dann Unterschiede zeigen (z.B. zwischen Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) und einer Entenart).

Konflikte gegen verschiedene Arten In Tabelle 10 wurde die Anzahl der Konflikte gegen die verschiedenen Arten gezeigt, wobei alle interspezifischen Aggressionen gegen vier verschiedene Arten gerichtet waren. Gegen Teichhühner (*Gallinula chloropus*) wurden die meisten Aggressionen beobachtet (wobei im Verhältnis zur jeweiligen Gesamtzahl die Stockenten [*Anas platyrhynchos*] häufiger angegriffen wurden). Das Muster der Aggressionen gegen Teichhühner ist ähnlich wie das intraspezifischer Konflikte (hoch in Nistphase, danach tiefer, in >34 wieder hoch), wobei hier die Anzahl Konflikte in <6 und <14 nach der Brutphase wieder ein wenig höher waren. Auch BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten in der Nistphase regelmässig interspezifische Aggression gegen Teichhühner. Da über die gesamte Beobachtungsperiode fast immer gleich viele Teichhühner auf den Weihern waren,

sind diese Zahlen auch direkt vergleichbar. Die ähnliche Verteilung wie bei intraspezifischen Konflikten könnte von interspezifischer Konkurrenz herrühren. Diese Annahme wird durch TAYLOR UND VAN PERLO (1998, S. 533) unterstützt; auch sie schreiben, dass die meiste interspezifische Aggression gegen Teichhühner gerichtet sei. Ebenso wie eurasische Blässhühner bevorzugen auch Teichhühner gut mit Vegetation bedeckte Neststandorte in nicht zu tiefem Wasser (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973 [S. 538], JUNG ET AL. 2015). Auch sind beide Arten omnivor; während aber Blässhühner überwiegend pflanzliche Nahrung fressen (TAYLOR UND VAN PERLO 1998, S. 532), variieren die Bestandteile beim Teichhuhn stärker (TAYLOR UND VAN PERLO 1998, S. 499-500). Ausserdem erreichen Teichhühner im Gegensatz zu Blässhühnern ihre Nahrung nur selten tauchend (TAYLOR UND VAN PERLO 1998, S. 500). BATTISTI ET AL. (2020) untersuchten die Ähnlichkeit der Habitatswahl von Bläss- und Teichhuhn. Der von ihnen berechnete Levin's Index (0 = keine Überlappung, 1 = vollständige Überlappung) betrug 0.47 (Teichhuhn-Blässhuhn) bzw. 0.41 (Blässhuhn-Teichhuhn); es besteht also eine moderate Überlappung der Nischen der beiden Arten. Dies könnte die ähnliche Verteilung der Anzahl intraspezifischer Konflikte und der gegen Teichhühner erklären.

Konflikte mit Stockenten (*Anas platyrhynchos*) gab es am meisten in der Brutphase, wobei von insgesamt 19 Konflikten in der Brutphase 13 von Brutpaar W4 am 21.3.2025 und am 30.3.2025 stammen, als sich drei bzw. vier Stockenten auf dessen Territorium befanden. Diese Häufung von Konflikten mit Stockenten kann auch die im Vergleich zu Teichhühnern sehr hohe Angriffsrate erklären. Die vielen Konflikte in der Brutphase stehen im Gegensatz zu GULLION (1953): "Während der Brutphase werden Enten auf den territorialen Gebieten toleriert, aber nicht direkt neben dem Nest" [Übers. d. Verf.]. Danach gab es in <6 und <14 gesamt haft je einen Konflikt, in <34 und >34 wieder etwas mehr. Auch hier war also die Anzahl Konflikte kurz nach dem Schlüpfen der Jungtiere am tiefsten. Auf beiden Weihern wurden, als sich die meisten Brutpaare in diesen Brutstadien befanden, wenige Stockenten beobachtet (am Wändhülsenweiher max. 4, am Rittwegweiher max. 1). Ebenso gab es an beiden Orten keine brütenden Entenpaare; einige Enten, die in anderen Brutstadien beobachtet wurden, könnten also zu dieser Zeit an einem anderen Ort am Brüten gewesen sein. Zu Konflikten mit Stockenten (wie auch mit Löffelenten [*Spatula clypeata*]) gibt es also zu wenige verlässliche Daten, um eine allgemeine Aussage zum Verlauf machen zu können.

Einmal wurden Displays (Charging, Splattering) gegen einen Graureiher beobachtet. Auch RYDER (1959) schreibt von mehreren Aggressionen amerikanischer Blässhühner gegen Kanadareiher (*Ardea herodias*), Schmuckreiher (*Egretta thula*) und Nachtreiher (*Nycticorax nycticorax*) zum Schutz der Jungtiere. Zu Angriffen gegen Kormorane (*Phalacrocorax carbo*, oder auch andere Arten) konnte ich in der Literatur keine Beobachtungen finden. Am Wändhülsenweiher wurden wiederholt Kormorane gesehen, die jedoch von den Blässhühnern immer toleriert wurden. Wahrscheinlich vermeiden Blässhühner Konflikte wegen der Verletzungsgefahr und der Gefahr für die Jungtiere. Andere Arten, die laut GULLION (1953) nie angegriffen wurden, sind der Höckerschwan (*Cygnus olor*) und der schwarze Schwan (*Chenopsis atrata*).

5.1.3 Unterschiede zwischen den Brutpaaren

Wie in Abbildung 25 gezeigt wurde, gibt es zwischen den einzelnen Brutpaaren grosse Unterschiede. Am Rittwegweiher sank die Anzahl Territorialkonflikte im Verlauf der Brutperiode bei allen Brutpaaren ausser R2, am Wändhüslenweiher hingegen waren die Verläufe bei allen Brutpaaren verschieden. Bei den Brutpaaren W1 und W3 gab es (besonders am 29.6.2025) sehr viele Konflikte gegen Jungtiere von W4 und W4 selbst. Diese Konflikte sind bei W4 in den vielen Konflikten bei ca. 14 Tagen alten Jungtieren zu sehen. Da W4 (als einziges Brutpaar am Wändhüslenweiher) eine zweite Brut hatte, vertrieb es die eigenen Jungtiere aus dem Territorium, was wiederum zu Konflikten zwischen den Jungtieren und anderen Brutpaaren führte. Die Dichteverhältnisse können also einen Teil der Variation erklären. Auch der Anstieg bei Brutpaar R2 gegen Ende der Beobachtungsperiode ist zum Teil auf viele Konflikte mit den Jungtieren von R1 (22.6.2025, 28.6.2025) zurückzuführen. Der Anstieg bei W2 resultiert aus sehr vielen Konflikten mit dem Nichtbrüter am Rand des Territoriums.

5.2 Dauer

5.2.1 Dauer intraspezifischer Konflikte

Allgemein Der Modellvergleich mittels LR-Test ergab keinen signifikanten Einfluss des Brutstadiums auf die Dauer intraspezifischer Territorialkonflikte. Trotzdem zeigte sich auch hier das Muster eines Abstiegs von der Nistphase bis <14 und danach wieder längerer Konflikte, wobei die Unterschiede zwischen N und <14 sowie <14 und >34 signifikant sind. Die Nullhypothese, die keine Veränderung voraussagt, kann somit verworfen werden. Diese Beobachtungen entsprechen der Erwartung für intraspezifische Konflikte, wobei wie bei der Anzahl die Werte am Ende der Jungenaufzucht höher sind als erwartet.

Dauer je nach Eindringling In Abbildung 30 wurde die Dauer von Konflikten nach Eindringling gezeigt. Auffallend ist dabei der hohe Median in <6 bei Konflikten gegen brütende Individuen, sowie die hohen Werte in <34 bei Konflikten gegen Nichtbrüter.

Bei Konflikten mit brütenden Tiere wurden wegen des *Dear enemy*-Effekts bei Jungtieren kürzere Konflikte erwartet, da hier keine langen Konflikte zur Einschätzung des RHP der Nachbarn nötig sein sollten. Eine mögliche Erklärung ist, dass die Brutpaare grundsätzlich Konflikte vermeiden (\rightarrow tiefe Anzahl, Abb. 19), da sie wenige Energie- und Zeitreserven haben und (*Dear enemy*) ebenso wie die Nachbarn schon ein Revier haben und dieses nur verteidigen müssen. Wenn aber trotzdem ein Konflikt ausgetragen wird, haben die Blässhühner in dieser Phase besonders viel zu verlieren (Territorium mit Futter für Eltern- und Jungtiere, Huderplätze), was die Dauer der Konflikte erhöht.

Schon bei der Konfliktnzahl wurde bei Nichtbrütern erhöhte Werte in <34 beobachtet. Als Erklärung wurden die Möglichkeit doch noch zu brüten und *territory prospecting* für die nächste Brutsaison herangezogen - diese Erklärung kann auch

auf die Dauer angewandt werden. Die meisten Konflikte mit Nichtbrütern in <34 stammen aber von Brutpaar W2. Dieses schwamm (Abschnitt 4.8.2) sehr oft in einer langen geraden Linie in Patrolling- oder Charging-Displays auf den Nichtbrüter zu. In anderen Brutstadien gab es auch von W1 einige Konflikte mit diesem Nichtbrüter, die normalerweise weniger lange dauerten (die Blässhühner von W1 hielten sich meist näher am Nichtbrüter auf als W2). In <34 war dies jedoch nicht der Fall, was den generell längeren Konflikten von W2 mehr Gewicht verlieh. Die lange Dauer könnte also auch durch die erhöhte Anzahl an Konflikten bei diesem Brutpaar erklärt werden.

5.2.2 Dauer interspezifischer Aggressionen

Auch bei interspezifischen Konflikten kann bei den Medianen eine Kurvenform beobachtet werden; allerdings liegt die tiefste Dauer hier in <6 und die Veränderungen zwischen den restlichen Stadien sind sehr klein. Die Mittelwerte (siehe Abb. 33/38) zeigen ein Zickzackmuster von N bis >34 , wobei in der Nistphase der tiefste und in >34 der höchste Wert liegt. Es besteht kein Zusammenhang zwischen der Dauer und der Anzahl der Konflikte (Kontrolle: Lineares Modell; tendenziell negatives Verhältnis zwischen Anzahl und durchschnittlicher Dauer von Konflikten pro Brutpaar und Beobachtungstag, $R^2 = 0.0024$). Das bedeutet, dass die Dauer unabhängig von der Anzahl anderer Wasservogelarten betrachtet werden kann und die unerwartete Verteilung nicht dadurch entstanden sein kann.

Erwartet wurde eine gleichmässige Verteilung der Dauer interspezifischer Konflikte (2.6.3), da die Dauer von Konflikten besonders ansteigt, wenn die beteiligten Tiere das RHP (*Resource Holding Potential*) ihres Gegners einschätzen müssen. Das Brutstadium hat statistisch keinen signifikanten Effekt auf die Dauer interspezifischer Konflikte, was dieser Vorhersage entspricht. Dieses Resultat basiert jedoch auf einer sehr kleinen Stichprobe. Eine grössere Studie wäre deshalb interessant, um herauszufinden, ob sich die Dauer intraspezifischer Konflikte während der Brutzeit tatsächlich nicht ändert oder ob sich das in den Resultaten angedeutete Muster bestätigt.

Falls das Brutstadium tatsächlich einen Einfluss auf die Dauer der Konflikte hätte, stünden die Resultate im Widerspruch zu der auf dem *reproductive value* der Jungtiere basierenden Hypothese zur Veränderung der Konfliktintensität. Kurz nach dem Schlüpfen (<6) sollte gemäss der Theorie von MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988) am meisten in den Schutz der Jungtiere und Hudernerster (GULLION 1953; *F. americana*) und somit in interspezifische Konflikte investiert werden. Beobachtet wurden zu dieser Zeit jedoch die kürzesten Konflikte. Möglicherweise liegt dies (und grundsätzlich die Beobachtung einer Veränderung) wieder an den vielen Konflikten mit Teichhühnern.

In Abgleich mit Tabelle 10 wird ersichtlich, dass in der Nistphase Teichhühner (*Gallinula chloropus*) einen Grossteil der Konflikte ausmachen, während in der Brutphase vor allem Konflikte mit Stockenten (*Anas platyrhynchos*) beobachtet wurden. In <6 und in <14 gibt es je einen Konflikt mit einer Stockente (auch der längste in <14), der Rest betrifft Teichhühner. In <34 machen wieder Stockenten die Hälfte der Konflikte aus, in >34 Teichhühner. Bei den Konflikten, die nicht

in Tabelle 10 aufgeführt sind, konnte die Art des Eindringlings nicht bestimmt werden.

Wie bereits bei der Anzahl interspezifischer Konflikte ist das Muster bei Teichhühnern dem in intraspezifischen Konflikten sehr ähnlich: Teichhühner machten insgesamt den grössten Anteil der Konflikte aus, das Muster in Abb. 31 trifft also auf sie zu (wobei Konflikte mit Teichhühnern in der Brutphase zu den kürzeren im Boxplot gehören). Die sich teilweise überlappenden Nischen könnten zu interspezifischer Konkurrenz führen (siehe 5.1.2 Anzahl interspezifischer Aggressionen), was die Intensität (und damit Dauer) der Konflikte besonders in der Nistphase und >34 erhöht. Am Rittwegweiher hat in der Beobachtungsperiode mindestens ein Teichhuhnpaar gebrütet. Dessen Jungtiere schlüpften ungefähr gleichzeitig mit denen von R2, R3 und R4; die Jungenaufzucht fand also etwa zur gleichen Zeit statt wie bei den Blässhühnern. Dies könnte zu der geringen Dauer der Konflikte in <6 beigetragen haben (Teichhühner sind dann ebenfalls mit den Jungtieren beschäftigt). Allerdings wurde bei intraspezifischen Konflikten eine erhöhte Dauer in <6 beobachtet, was damit erklärt wurde, dass zwar wenige Konflikte angestrebt werden, wenn es aber trotzdem Konflikte gibt, diese aufgrund des hohen Ressourcenwerts länger dauern.

Stockenten machten in der Brutphase den grössten Anteil der Konflikte aus, wobei die meisten Konflikte zu den längeren gehören. Dies würde teilweise zur Hypothese passen (Anstieg von Beginn des Brütens bis kurz nach dem Schlüpfen); allerdings sind in den anderen Brutstadien zu wenige Datenpunkte vorhanden, um dies zu prüfen.

Die Vorhersagen zu interspezifischen Konflikten unter der Voraussetzung eines Einflusses durch das Brutstadium basierten auf der Annahme, dass die Blässhühner ihren Nachwuchs tatsächlich beschützen müssen (MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD 1988). Aufgrund der Beobachtungen zum Teichhuhn (hier und Abschnitt 5.2.1) kann jedoch angenommen werden, dass Konflikte mit diesem eher eine Reaktion auf Konkurrenz als auf ein Prädationsrisiko sind. Zu den anderen Arten wurden zu wenige Konflikte beobachtet um aussagen zu können, ob die Verteilung MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988) entspricht.

5.2.3 Gesamtzeit in territorialen Konflikten

In Abbildung 35 wurden die Anteile territorialen Verhaltens an der Gesamtzeit dargestellt. Die Angaben in % sind daher direkt vergleichbar mit denen von BOY UND SALATHÉ (1987) und RYAN UND DINSMORE (1980; *F. americana*). In der Brutphase wurden die Werte pro Brutpaar, also auf die gesamte verfügbare Zeit, berechnet und nicht auf die Zeit, die ausserhalb des Nests verbracht wurde. RYAN UND DINSMORE (1980) berechneten die Werte offenbar als % der Zeit ausserhalb des Nests (es gibt keine Kategorie "Brüten"); die Werte für die Brutphase aus dieser Studie wurden für den folgenden Text also halbiert, da für ein ganzes Brutpaar die Hälfte der Zeit auf dem Nest verbracht wird.

Intraspezifische Konflikte Das Muster bei intraspezifischen Konflikten sah ungefähr so aus wie erwartet, mit hohen Werten in der Nistphase, tieferen während der Jungenaufzucht und wieder höheren gegen Ende der Brutperiode. Das Brutstadium hat einen statistisch signifikanten Effekt auf die Gesamtzeit, was sowohl im globalen Modellvergleichstest (LR-Test) als auch in den paarweisen Vergleichen zwischen Brutstadien ersichtlich ist.

Durchschnittlich wurden in der Nistphase 7.46 % der Gesamtzeit auf intraspezifische Konflikte aufgewendet. Bei BOY UND SALATHÉ (1987) sind es durchschnittlich (σ und φ) 3.85 %; bei RYAN UND DINSMORE (1980) 3.2 %. In der Brutphase waren es hier durchschnittlich 5.96 %, bei SALATHÉ UND BOY (1987) 1.25 % und bei RYAN UND DINSMORE (1980) 3.15 % (halbiert). Der Trend eines Absinkens stimmt also mit den früheren Studien überein. In der Jungenaufzuchtphase waren es über alle Stadien hinweg 3.33 %; bei BOY UND SALATHÉ (1987) 0.85 % und bei RYAN UND DINSMORE (1980) 4.3 %. Das Muster, das sich hier und bei BOY UND SALATHÉ (1987) zeigt, stimmt mit der Hypothese aufgrund des *Dear enemy*-Effekts überein (stärkste Verteidigung in der Nistphase, danach Abnahme).

Interspezifische Konflikte In der Gesamtzeit interspezifischer Konflikte ist wieder die Anzahl von Konflikten enthalten, die nicht an die Anzahl anwesender Wasservögel angepasst worden ist (Abschnitt 5.1.2 - Anzahl interspezifischer Aggressionen). Das heisst, dass auch diese Resultate möglicherweise verzerrt sind. Das Grundmuster ist dasselbe wie bei der Anzahl; also eine Abnahme bis <14, viele Konflikte in <34 und wieder etwas weniger in >34. Der Vergleich mit dem Nullmodell durch einen LR-Test ergibt allerdings keinen signifikanten Einfluss des Brutstadiums, was auch durch die paarweisen Vergleiche zwischen den Brutstadien bestätigt wurde.

In der Nistphase machte interspezifische Aggression durchschnittlich 0.848 % der Gesamtzeit aus; BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten durchschnittlich 0.6 %, RYAN UND DINSMORE (1980) 0.1 % (Altersklasse 3 → dreijährige Blässhühner, die meisten Blässhühner beginnen in diesem Alter zu brüten [GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, S. 537]). In der Brutphase ergibt sich ein Mittelwert von 0.713 %. BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten hier durchschnittlich 0.35 %, RYAN UND DINSMORE (1980) 0.175 (halbierter Wert). Der Durchschnitt über die ganze Jungenaufzucht hinweg war 0.555 %; SALATHÉ UND BOY (1987) beobachteten 0.25 %; RYAN UND DINSMORE (1980) 0.1 %. Bis auf die Jungenaufzuchtperiode stimmen die Resultate (ohne den Outlier in der Brutphase) sehr gut mit BOY UND SALATHÉ (1987) überein. RYAN UND DINSMORE (1980) definierten die Jungenaufzuchtperiode als “bis wir nicht mehr imstande waren, die Brut zu finden, oder bis das ‘Gefüttertwerden’ von den Eltern stark reduziert wird (ca. 20 Tage nach dem Schlüpfen)” [*Übers. d. Verf.*]; BOY UND SALATHÉ (1987) beobachteten ebenfalls, bis die Jungtiere nicht mehr lokalisierbar waren oder bis sie unabhängig wurden und sich in grossen Gruppen versammelten (ca. 60 Tage nach dem Schlüpfen).

Die Grenzen sind also nicht scharf bei einem Alter gezogen; es ist daher möglich, dass der allgemein hohe Wert hier wegen hohen Werten in > 34 zustande kommt, während die beiden Vergleichsstudien dann schon mit dem Beobachten aufgehört

haben. RYAN UND DINSMORE (1980) beobachteten in anderen Altersklassen während der Jungenaufzuchtperiode sehr viel höhere Werte (0.3 % bei einjährigen, 0.8 % bei zweijährigen Blässhühnern). Es ist also auch möglich, dass hier eher junge Brutpaare beobachtet wurden und es deshalb, übereinstimmend mit den jüngeren Altersklassen in RYAN UND DINSMORE (1980), einen grossen Zeitanteil mit interspezifischen Konflikten gab.

In beiden Vergleichsstudien wurden die Werte ebenfalls nicht an die Anzahl anderer anwesender Wasservögel angepasst. Es ist deshalb interessant, dass trotz wahrscheinlich unterschiedlicher Voraussetzungen ähnliche Werte (besonders wie BOY UND SALATHÉ [1987]) beobachtet wurden.

5.3 Intensität

5.3.1 Intensität intraspezifischer Konflikte

Bei der Intensität intraspezifischer Konflikte wurde festgestellt, dass besonders in <6 und <34 weniger Patrolling, dafür mehr von den intensiveren Displays Charging und Splattering vorkamen (P-N vs. P-<14 signifikant). Bei der Dauer waren Patrolling, Charging und Splattering in <6 am längsten (S-B vs. S-<34 signifikant). Werden die Gesamtanteile der Displays pro Konflikt betrachtet, machten die intensiveren Displays besonders in der frühen Jungenaufzucht einen grossen Anteil aus.

Die Resultate des LR-Tests (Interaktions- vs. Additivmodell) über das Gesamtmodell sind zwar knapp nicht signifikant. Beim kontinuierlichen Teil der Daten (nur die Daten, deren Mittel der Anteile pro Brutpaar und -stadium nicht Null sind, was bei den häufigsten Verhaltensweisen P und C fast immer der Fall ist) konnte aber eine Interaktion zwischen Brutstadium und Verhaltensweise festgestellt werden. Dies deutet auf einen Einfluss des Brutstadiums auf die Verwendung einzelner Verhaltensweisen hin.

Das beobachtete Muster der Intensität intraspezifischer Konflikte widerspricht der Hypothese (hoch in Nistphase, danach Abnahme und gegen Ende der Jungenaufzucht wieder leichter Anstieg). Möglicherweise glichen die intensiveren Displays in diesen Stadien die generell tiefe Anzahl und Dauer der Konflikte aus. Intensivere Displays müssen weniger oft und lange angewandt werden, um andere Blässhühner, besonders Nichtbrüter, aus dem Territorium zu jagen. Auch wenn sie energetisch aufwändiger sind, bleibt dadurch mehr Zeit für die Betreuung der Jungtiere.

MA ET AL. (2011) fanden zwischen der Nist- und der Brutphase eine Zunahme von *Expelling*, sowohl inter- als auch intraspezifisch (Kategorien: *Warning*, *Expelling*, *Fighting*, *Invade*). Ich nehme an, dass *Warning* dem Patrolling-Display und *Expelling* den Displays *Charging* und *Splattering* entspricht. Die Resultate dieser Arbeit stimmen damit überein, besonders bei intraspezifischen Konflikten.

5.3.2 Intensität interspezifischer Konflikte

Bei den interspezifischen Konflikten waren wegen des kleinen Stichprobenumfangs starke Schwankungen zu beobachten. Die signifikanten Veränderungen in der An-

zahl der Patrolling-Displays wie auch der signifikante LR-Test werden wahrscheinlich durch den kleinen Stichprobenumfang erklärt.

Der Anteil von Patrolling nahm aber im Verlauf der Brutperiode tendenziell ab, während die Anteile von Charging und Splattering tendenziell zunahmen. Dies stimmt zumindest teilweise mit der Hypothese überein (Zunahme bis kurz nach Schlüpfen, danach während der Jungenaufzucht Abnahme). Für aussagekräftige Resultate müsste jedoch die Stichprobe stark vergrößert werden.

5.3.3 Rangierte Intensitätsskala

Es wurde versucht, die Gesamtintensität von Konflikten (durch eine Multiplikation der kombinierten Anzahl- Dauer-Indizes mit dem Intensitätsrang einzelner Verhaltensweisen) darzustellen. Das Problem dabei war, dass nur die ordinalen Ränge nach GULLION (1954; *F. americana*) bekannt sind und dadurch die tatsächlichen Abstände zwischen der Intensität der Verhaltensweisen ignoriert werden mussten. Ein Lösungsansatz dazu war es, zu bestimmen, wie oft und lange jedes Display über die gesamte Beobachtungsperiode vorkam. Daraus ergab sich die angepasste Skala Patrolling (Rang 1) - Charging (Rang 2) - Splattering (Rang 6) - Fight/Bepicken (Rang 228). Anhand einer solchen angepassten Skala konnte die Intensität für jedes Brutstadium einzeln bestimmt werden (keine Zirkelreferenz, da die Ränge aufgrund des ganzen Datensatzes bestimmt und danach auf die einzelnen Brutstadien [also einen anderen Datensatz] angewandt wurden). Hier ergab sich das Problem eines unwahrscheinlich grossen Abstands zwischen S und B/F, wodurch sich ein stark verzerrtes Gesamtbild ergab. Einzelne Daten, an denen B/F einen Grossteil der Konflikte ausmachten, hatten einen sehr hohen "Intensitätsindex", wodurch alle anderen beinahe auf 0 waren. Möglicherweise müssten diese Verhaltensweisen aus der Skala entfernt werden, da sie im Gegensatz zu den restlichen Displays physische Aggression beinhalten und dadurch tatsächlich deutlich intensiver sind.

Für eine bessere Skala müssten ausserdem mehr quantitative Faktoren als nur Anzahl und Dauer einzelner Verhaltensweisen herangezogen werden, besonders auch metabolische Kosten wie zum Beispiel die Herzschlagfrequenz oder der Sauerstoffverbrauch bei einzelnen Verhaltensweisen.

Bei Verwendung einer Skala mit grossen Abständen zwischen den einzelnen Verhaltensweisen (wie die, die sich aus Dauer und Anzahl ergab; 1-2-6-228) könnte eine Mindestanzahl Konflikte pro Einheit definiert werden (zum Beispiel mindestens zehn Konflikte pro Brutpaar und Datum), sodass nicht einzelne Einheiten aufgrund weniger, dafür sehr intensiver Konflikte unverhältnismässig hohe Indizes aufweisen.

5.3.4 Spezielle Beobachtungen zu einzelnen Displays

GULLION (1952) schrieb, dass Patrolling nur von anderen (amerikanischen) Blässhühnern akzeptiert wird, mit der Ausnahme von Schwarzkopf-Ruderenten (*Oxyura jamaicensis*). Während des Beobachtungszeitraums wurden jedoch viele Patrolling-Displays gegen andere Arten beobachtet. Sowohl Teichhühner (*Gallinula chloropus*) als auch Stockenten (*Anas platyrhynchos*) und Löffelenten (*Spatula clypea-*

ta) reagierten auf dieses Display. In >34 wurde ausserdem ein Kampf zwischen einem Blässhuhn und einem Teichhuhn beobachtet. LAUßMANN (1996) berichtet von einem Kampf zwischen einem Blässhuhn- und einem Teichhuhnpaar, der für ein Teichhuhnküken tödlich endete, und RODRÍGUEZ (2023) von zwei durch Blässhühner getöteten Teichhühnern (in der Nistphase). Es wurden also schon zuvor Kämpfe zwischen Bläss- und Teichhuhn beobachtet. GULLION (1952) schreibt ausserdem von einer grossen Ähnlichkeit zwischen den Displays von Bläss- und Teichhuhn. LAUßMANN (1996) schreibt auch, dass besonders Blässhühner mit Jungtieren gegenüber Teichhühnern sehr aggressiv seien. Dies widerspricht den Werten in Tabelle 10, wo die Anzahl Konflikte gegen Teichhühner während der Jungenaufzucht tiefer war (wie intraspezifisch).

Swanning wurde nie beobachtet, weder inter- noch intraspezifisch. Dieses Verhalten wurde von GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973) nicht beschrieben, möglicherweise kommt es bei eurasischen Blässhühnern gar nicht vor. Ausserdem wird das Verhalten von GULLION (1952) als ausschliesslich interspezifisches Display zur Verteidigung von Nest oder Jungtieren beschrieben. Während des gesamten Zeitraums wurde nie beobachtet (ausser bei dem Graureiher auf dem Nest von W3), dass Nest oder Jungtiere tatsächlich in Gefahr gewesen wären und durch ein solches Display hätten verteidigt werden müssen.

5.4 Paired Displays

5.4.1 Anzahl und Dauer

Die Anteile an Konflikten mit Paired Displays und die Dauer von Paired Displays zeigten ungefähr dasselbe Muster wie die Intensität der Verhaltensweisen (in der Brutphase etwas weniger als in der Nistphase, danach mehr in <6 , <14 und <34 , und zuletzt wieder weniger in >34). Dabei war die Anzahl in <6 am höchsten, die Dauer in <14 . Signifikante Unterschiede gab es allerdings nicht.

Die vielen und langen PDs während der früheren Jungenaufzucht stehen im Gegensatz zur Dauer und Anzahl ganzer intraspezifischer Konflikte, die in diesen drei Stadien tiefer waren als in anderen. Ebenfalls auffällig ist, dass die Anteile an Konflikten mit PDs und Dauer der PDs von der Nist- zur Brutphase wie auch von <34 zu >34 sinken.

Die Resultate zu Dauer und Anzahl der Konflikte zeigten, dass intraspezifische Territorialität besonders in N und >34 (bei wenigen und kürzeren PDs) hoch ist. Dies kann darauf hindeuten, dass in diesen Stadien Territoriumsgrenzen "ausgehandelt" werden. Wenn Anzahl und Dauer hingegen tiefer sind (v.a. <6 , <14 , <34), gibt es mehr PDs; das deutet auf stabilere Grenzen hin, da PDs vor allem dem Festigen der Grenzen dienen (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973 [S.555] und GULLION 1952). Wenn Grenzen nur bestätigt und nicht umkämpft werden, spart dies Energie für die Aufzucht der Jungtiere.

Ein anderer Grund für den ähnlichen Verlauf wie bei der Intensität könnten die Verhaltensabfolgen sein. Wie in Abb. 47 gezeigt wurde, folgen die meisten PDs auf intensivere Verhaltensweisen als Patrolling (die meisten auf Splattering). Wenn während eines Brutstadiums intensivere Konflikte vorkommen, wird auch ein gröss-

erer Anteil davon mit einem Paired Display beendet. Allerdings basiert die Aussage, die meisten PDs folgten auf intensive Displays, teilweise auf den Daten zu <6 und <14, wo auch viele intensive Displays vorkamen. Ob also die Anzahl PDs wirklich von der Anzahl intensiver Displays abhängt, kann aus diesen Daten nicht eindeutig geschlossen werden. Dazu müsste unabhängig eine Statistik erstellt werden, auf welche Verhaltensweisen PDs folgen. Wenn dann immer noch der grösste Teil aus intensiven Displays bestehen würde, könnten die vielen intensiven Displays während der Jungenaufzucht als Grund für die dann ebenfalls häufigen Paired Displays angenommen werden.

Es ist interessant, dass in <6 und <14, wo viele und lange PDs beobachtet wurden, brütende Tiere nicht einmal die Hälfte der Eindringlinge ausmachten. Aufgrund der Funktion als Bestätigung der Reviergrenzen würden eigentlich die längsten und meisten PDs gegen brütende Tiere erwartet.

5.4.2 Paired Displays gegen verschiedene Eindringlinge

Es wurden gegen alle Eindringlingsklassen (Brütend, Nichtbrütend, fremde und eigene Jungtiere, Konflikte und andere Arten) Paired Displays beobachtet.

GULLION (1952; *F. americana*) schrieb, dass Paired Displays ausschliesslich intraspezifisch verwendet würden. Die Resultate dieser Arbeit widersprechen dieser Aussage. Einmal wurde ein PD gegen eine Stockente (*Anas platyrhynchos*) und einmal gegen ein Teichhuhn (*Gallinula chloropus*), beobachtet. Zwar erwiderte das Teichhuhn das Paired Display in diesem Fall nicht, es wurden aber ausserhalb der Videoaufnahmen auch Teichhühner in diesem Display gesehen. GULLION (1952) schreibt, die Displays von Bläss- und Teichhuhn seien ähnlich; in Verhaltensstudien von HTAY ET AL. (2022) und BUENO ET AL. (2010) konnte ich aber keine Beschreibung eines Paired Displays bei Teichhühnern finden.

Auch Konflikte mit Nichtbrütern machten einen grossen Anteil an den Paired Displays aus (bis zu 48 %, Nistphase). Erwartet würden aufgrund der Funktion von PDs als Festigung von Reviergrenzen keine oder nur wenige Paired Displays mit Nichtbrütern, da diese (zumindest im Fall dieser Arbeit) kein eigenes Territorium hatten. Der grösste Anteil an PDs mit Nichtbrütern wurde in der Nistphase beobachtet, also als die Grenzen noch am stärksten verschoben wurden.

Paired Displays wurden auch oft unerwidert bei nur einem Individuum beobachtet. GULLION (1952) schrieb, dass in einem PD zwei oder mehr Blässhühner involviert sein müssen, dass es nicht nur ein "fleeting display" (flüchtiges Display) sei. PDs mit nur einem Individuum, die bis zu 80 Sekunden und länger dauerten, können jedoch nicht als "flüchtig" bezeichnet werden. Möglicherweise dienen Paired Displays wie Churning auch zum Spannungsabbau ("Dampf ablassen"), was die vielen PDs gegen nichtbrütende Tiere erklären würde.

5.5 Weiteres

5.5.1 Brutbeginn, Jungtiere, Populationsdichte

Brutbeginn Am Rittwegweiher begannen die beobachteten Brutpaare im April oder im Mai zu brüten, am Wändhülsenweiher im März oder April. GLUTZ VON

BLOTZHEIM (1973; S. 542) schreibt von frühesten Gelegen in der Schweiz anfang März. Normalerweise seien Gelege in Mitteleuropa erst Mitte April vollständig (was sich aber in der Zwischenzeit verändert haben könnte), laut der VOGELWARTE SCHWEIZ (2025) beginnt die Brutphase Anfang bis Mitte April.

Jungtiere Für die Schweiz schreibt GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973; S. 541) bei Gelegen im März von durchschnittlich 7.3 Eiern, im April und Mai von 6.3 bis 6.9 Eiern. Bei Gelegen im Juni sind es 5.1 Eier (Abnahme im Verlauf der Saison). Die tatsächlichen Gelegegrößen konnten hier zwar nicht ermittelt werden, die Anzahl Jungtiere war jedoch bei den meisten Brutpaaren deutlich unter diesen Werten. Die Brutpaare R2 und W2 hatten auch im Vergleich zu den anderen beobachteten Brutpaaren sehr wenige Jungtiere (2 bzw. 1). Häufige Gründe für (teilweise) Verluste von Gelegen sind Nesträuber, Wellenschlag, menschliche Einflüsse, Herausrollen, Wasserstandsänderungen und unbefruchtete Eier (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973; S. 544-545), wobei menschliche Einflüsse und Wellenschlag bei den beobachteten Weihern nicht zu erwarten sind. Bei W2 könnte Wasserstandsänderung der Grund für die kleine Anzahl Jungtiere sein; dieses Brutpaar war schon zu Beginn der Beobachtungsperiode am brüten, als das Wasser eher tief stand.

Populationsdichte Beide Weiher haben eine Besiedlungsdichte von 89 Brutpaaren pro 10 ha, die durchschnittliche Territoriumsgröße ist 0.112 ha. In der Literatur gibt es verschiedene Angaben zur Brutpaardichte; GLUTZ VON BLOTZHEIM (1973; S. 537) schreibt bei Weihern unter 5 ha von durchschnittlich 11.9 Paaren pro 10 ha; Reviergrößen in Parkteichen variieren zwischen 0.19 ha und 0.47 ha (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, S. 536). Es wird aber auch von Territorien unter 1000 m² berichtet. NIEOCZYM UND KLOSKOWSKI (2018) beobachteten bei unterschiedlicher Fischbiomasse durchschnittlich 6 bis 21 BP/10 ha, und KAMBUROVA UND MICHEV (2003) schreiben von maximal 25.1 BP/10 ha. MA ET AL. (2011) massen Territoriumsgrößen von 0.1333 bis 0.6324 ha, was 15.8 bis 75.0 BP/10 ha entspricht. Die beiden gewählten Weiher haben also eine vergleichsweise sehr hohe Dichte an Brutpaaren, was auf eine ebenfalls hohe Ressourcendichte hindeutet.

5.5.2 Nichtbrüter

Zu nichtbrütenden Blässhühnern konnte ich wenig Literatur finden; HÖHN (1949) in GADSBY (1978) beobachtete während der gesamten Brutsaison Nichtbrüter in der Nähe von Brutpaaren; SAGE (1969) und WAGNER (1962) in GADSBY (1978) beobachteten Gruppen von Nichtbrütern auf anderen Gewässern. GADSBY (1978) selbst beobachtete sowohl Brutgewässer ganz ohne Nichtbrüter als auch Gruppen von Nichtbrütern auf Brutgewässern. Zu einzelnen residenten Tieren am Ufer an Territoriumsrandern konnte ich jedoch keine Hinweise finden.

KOIVULA ET AL. (1994 [zu Weidenmeisen, *Parus montanus*]) beschreiben vier Gründe für die Präsenz von Floatern (also Individuen, die in der Brutzeit nicht brüten): einerseits Parungsversuche, die nicht beobachtet wurden, andererseits das

Fehlen eines Brutpartners, das Fehlen eines Nistplatzes und das freiwillige “Auslassen” einer Brutsaison. Territoriales Verhalten wird durch die Präsenz von Nichtbrütern, die neben der Kompetition um Nistplätze auch durch Brutparasitismus und ausserpaarliche Kopulation eine Gefahr für Brutpaare mit Territorium darstellen, intensiviert (LENDÄ ET AL. 2012). Vögel, die schon mit einem Gebiet vertraut sind, können ein verlassenes Territorium eher übernehmen (LENDÄ ET AL. 2012); das könnte der Grund für die einzelnen Nichtbrüter an den Territoriumsändern sein.

Floater sind meist junge Tiere (KOIVULA ET AL. 1994 und LENDÄ ET AL. 2012), möglicherweise sind die Nichtbrüter an den beiden Weihern also Jungtiere aus einer vorhergehenden Brut.

Die beschriebenen stereotypen Muster, in denen Nichtbrüter aus Territorien getrieben werden (besonders am Rittwegweiher der oft zwischen den Brutpaaren synchrone Bogen) könnte ein Beispiel für eine Ritualisierung von Verhaltensweisen sein. Ritualisierung wird als Prozess definiert, in dem “nicht-signalisierende Verhaltensmuster zu kommunikativen Signalen werden” [*Übers. d. Verf.*](PETÄK 2022). In diesem Fall wäre eine Ritualisierung zwischen den Brutpaaren R2, R3 und dem Nichtbrüter zwischen deren Territorien (Ansetzen zum Bogen als neues “Signal”) sowie möglicherweise eine zwischen dem Brutpaar W2 und dem Nichtbrüter am Rand dessen Territoriums erfolgt.

5.5.3 Mögliche Fehlerquellen

Bei der Datenaufnahme im Feld könnte meine Anwesenheit am Weiher die Blässhühner (besonders Brutpaare R1, W1, W4) beeinflusst haben, ebenso Fussgänger (nur am Rittwegweiher; am Wändhüslenweiher gibt es keinen Fussweg direkt vorbei); wobei die Anzahl Fussgänger wahrscheinlich auch mit der Bedeckung der Sonne und der Lufttemperatur zusammenhängt, die keinen Einfluss hatten (siehe Abb. 45). Weitere Einflussfaktoren wie Nahrungsknappheit, Anwesenheit anderer Wasservögel oder der Druck durch Nichtbrütern wurden bereits diskutiert.

Auch das gleichzeitige Beobachten aller Brutpaare könnte die Resultate beeinflussen. Das Verhalten der Brutpaare ist von den anderen abhängig; wenn ein Brutpaar während eines Beobachtungszeitraums sehr konfliktbereit ist, erhöhen sich dadurch auch die Zahlen der umliegenden Brutpaare. Dies ist vor allem ein Problem, weil alle Brutpaare auf nur zwei Weihern verteilt sind. Durch mehrere Beobachtungen pro Brutstadium an beiden Weihern sowie die zeitlich versetzten Brutstadien der einzelnen Brutpaare kann dieser Effekt jedoch eingeschränkt werden.

Ein Vorteil der zeitlich aufgeteilten Beobachtung der Brutpaare (alle Brutpaare einzeln, zeitlich versetzt) wäre hier, dass kurzzeitige Ereignisse nicht den ganzen Datensatz beeinflussen können. Allerdings wären in diesem Fall die Voraussetzungen (z.B. Startzeit mit Sonnenstand) nicht für alle Brutpaare gleich und eine Ausbalancierung bei wenigen Aufnahmen pro Brutstadium wäre schwierig.

In der Datenauswertung lagen zudem oft sehr kleine Stichproben vor; wodurch statistische Tests in der Erkennung signifikanter Ergebnisse eingeschränkt werden.

6 Zusammenfassung

Zusammenfassung der Ergebnisse und Interpretationen

Fragen und Hypothesen

1. **Verändert sich mindestens einer der drei gewählten Faktoren** Häufigkeit und Dauer der Territorialkonflikte und Intensität der Verhaltensweisen zwischen den verschiedenen Brutstadien signifikant?
 → H_0 : Bei keinem Faktor signifikante Veränderung.
 → H_1 : Bei mindestens einem Faktor signifikante Veränderung.
2. **Welche Faktoren verändern sich**, und wie verändern sie sich?

Ergebnisse

Signifikante Veränderungen in mehreren Faktoren - **H_0 verworfen.**
 Das Brutstadium hat einen Einfluss auf das Territorialverhalten.

→ **Intraspezifische Konflikte: H_1 .** LR-Vergleichstests mit Nullmodellen ergaben weder bei Konfliktanzahl noch -dauer einen signifikanten Einfluss des Brutstadiums. Bei der Dauer von Konflikten gibt es aber signifikante Unterschiede zwischen den EMM der Brutstadien. Als Kombination der Faktoren Anzahl und Dauer wurde auch die Gesamtzeit in Konflikten ausgewertet. Signifikante Unterschiede zwischen EMM sowie ein signifikanter LR-Vergleichstest mit entsprechendem Nullmodell deuten auf einen Einfluss der Brutstadiums hin. Bei der Intensität gibt es in einzelnen Verhaltensweisen signifikante Unterschiede. Die gesamte Intensität von Konflikten konnte nicht ermittelt werden, dafür fehlt eine Ordnung der Verhaltensweisen auf Intervallskala. Ein LR-Test zwischen einem Interaktionsmodell (Brutstadium * Verhalten) und einem Additivmodell ergab knapp keinen signifikanten Vorteil des Interaktionsmodells.

Bei der Dauer wie auch der Anzahl ergab sich ungefähr das erwartete Muster (höhere Verteidigungsintensität in der Nistphase, wenig während der Jungenaufzucht). Der Aufstieg gegen Ende der Jungenaufzucht wurde stärker als erwartet beobachtet. Allerdings kommt dies wahrscheinlich nicht wie erwartet von einer erneuten Festigung vor Beginn einer Zweitbrut. Als Erklärungen wurden die Nahrungsverfügbarkeit und Populationsdichte, der *reproductive value*, die Energiereserven der Elterntiere, ein erhöhter Druck durch Nichtbrüter sowie *territory prospecting* und das Potential zu einer weiteren Brut diskutiert.

Die Konfliktintensität war in der Jungenaufzucht erhöht, möglicherweise als zeitsparender Ausgleich der niedrigen Anzahl und Dauer von Konflikten.

→ **Interspezifische Konflikte: H_1 (bedingt).** Modelle, die die Brutstadien berücksichtigen, sind alle nicht signifikant besser als die jeweiligen Nullmodelle. Auch die EMM der Anzahl und Dauer (ebenso

der Gesamtkonfliktzeit) der Konflikte verändern sich nicht signifikant (H_0). Bei der Intensität gibt es in einzelnen Verhaltensweisen signifikante Unterschiede und ein Interaktionsmodell (Brutstadium * Verhalten) ist signifikant besser als ein Additivmodell, wobei hier der Stichprobenumfang sehr klein ist.

Das Veränderungsmuster der Konflikanzahl widerspricht der Hypothese (Anstieg bis Schlüpfen, danach Abstieg) aufgrund des *reproductive value* der Jungtiere. Die Veränderung gleicht derjenigen in intraspezifischen Konflikten. Als möglicher Grund wurde Konkurrenz mit dem Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) diskutiert. Über die Konfliktintensität können aufgrund der kleinen Stichprobe nur bedingt Aussagen gemacht werden, es zeigt sich aber tendenziell eine Intensivierung der Verhaltensweisen im Verlauf der Brutzeit.

Um aussagekräftigere Resultate zu erhalten, müsste erstens die Stichprobe vergrößert, und zweitens die Anzahl anderer anwesender Wasservögel (mit Veränderungen innerhalb der Beobachtungszeit) beachtet werden.

Es wurden sowohl Paired Displays als auch ein Kampf mit anderen Arten beobachtet (wobei PDs von GULLION (1952; *F. americana*) als ausschliesslich intraspezifisch beschrieben wurden).

- **Paired Displays** Paired Displays waren während der Jungenaufzucht häufiger und länger (aber keine signifikanten Unterschiede). Ein Grund könnte sein, dass zu dieser Zeit Grenzen nicht verschoben, sondern eher bestätigt werden (Funktion des Paired Display). Möglicherweise kovariieren diese Resultate mit der Konfliktintensität (nach intensiveren Konflikten kommt es eher zu Paired Displays). PDs wurden nicht nur gegen andere brütende Tiere beobachtet, sondern auch zu teilweise grossen Anteilen gegen Nichtbrüter und andere Arten. Ausserdem war oft nur ein Tier in diesem Display. Deshalb wird vermutet, dass dieses Display auch zum Spannungsabbau nach Konflikten verwendet werden kann und nicht ausschliesslich zum Festigen von Territoriumsgrenzen.

Weiterführende Fragen

- **Interspezifische Konflikte** Um ein genaueres Bild von den interspezifischen Konflikten zu erhalten, wäre es interessant, eine Studie mit stark vergrößerter Stichprobe, einem genauen Protokoll für die Artanwesenheit und mehr verschiedenen Arten durchzuführen. Dann könnte bestimmt werden, ob sich das Muster bei verschiedenen Arten unterscheidet, ob die Hypothese basierend auf MONTGOMERIE UND WEATHERHEAD (1988) auf einzelne Arten zutrifft und ob Konflikte mit Teichhühnern sich tatsächlich gleich wie intraspezifische Konflikte verändern.
- **Jungtiere** Für weitere Studien wäre es ebenfalls interessant, wel-

chen Einfluss die Verdichtung der Population durch die Jungtiere auf das Territorialverhalten von Brutpaaren hat, und ob sich dies bei Brutpaaren mit oder ohne Zweitbrut unterscheidet. Ausserdem könnte man die Veränderung der Rolle von Jungtieren in der Verteidigung eines Territoriums betrachten (Hilfe in der Verteidigung, Vertreibung aus dem Elternterritorium, Unterschiede zwischen Brutpaaren mit und ohne Zweitbrut, Vertreibung jüngerer Geschwister).

→ **Nichtbrüter** Die Rolle der Nichtbrüter während der Brutphase ist ebenfalls interessant. In einer Studie mit mehr Nichtbrütern könnten bessere Aussagen über ritualisierte Verhaltensabläufe zwischen Nichtbrütern und angrenzenden Brutpaaren gemacht werden. Zusätzlich könnte man versuchen herauszufinden, ob die Nichtbrüter Jungtiere aus einer vergangenen Brut auf dem Weiher sind, und Vergleiche zwischen einzelnen nichtbrütenden Tieren und solchen in Gruppen anstellen.

Zudem könnten Brutpaare mit Nichtbrütern am Territoriumsrand mit solchen ohne verglichen werden. Sind beispielsweise Territorien ohne Nichtbrüter stabiler oder weisen die Eigentümer eine erhöhte Fitness auf? Dafür müsste auch erforscht werden, wie lange solche Nichtbrüter an ihrem Ort zwischen zwei Territorien verbleiben; bleibt ein Tier nur während einer Saison, werden Fitnessvergleiche schwieriger.

7 Reflexion

Dank dieser Arbeit konnte ich mich in ein Thema vertiefen, das mich wirklich interessiert. Ich habe sowohl zu Studiendesign und Datenauswertung als auch zum eigentlichen Thema Territorialverhalten und dessen Bedeutung während der Brutzeit sehr viel lernen können.

Anfangs war es schwierig zu entscheiden, wie viele Weiher benötigt würden. Die Brutpaare in jedem Weiher beeinflussen sich untereinander, gleichzeitig braucht es verschiedene Weiher, um auszuschliessen, dass alle Aussagen auf einer nicht repräsentativen Population beruhen. Es standen deshalb zu Beginn vier Weiher zur Auswahl. Zudem war bei der Planung der Studie nicht klar, wie viele Brutpaare auf den Weihern überhaupt brüten würden. Schlussendlich denke ich, dass ich in den beiden gleich dicht besiedelten Weihern gut vergleichbare Beobachtungsstandorte gefunden habe.

Auch bei der Wahl der Datenaufnahmemethode - Video oder direkt im Feld - war ich unsicher. Bei einigen Probebeobachtungen wurde jedoch klar, dass ich direkt im Feld bei der Beobachtung je eines Brutpaares oft zu wenig Zeit hatte, zu jedem Konflikt alle gewünschten Daten zu erheben.

Meine Methode mit den Videoaufnahmen stellte sich allerdings als sehr zeitaufwendig heraus. Wenn ich die Studie nochmals durchführen müsste, würde ich mir auf jeden Fall überlegen, ob sich das Verhältnis zwischen Aufwand und erhaltener Datenmenge verbessern liesse.

Auch müsste bei einem nächsten Mal das Protokoll für die Anzahl anderer Wasservögel angepasst und eindeutige Regeln erstellt werden.

Für die statistische Auswertung hatte ich keinerlei Vorwissen, weder in der Software RStudio noch allgemein mit den verschiedenen statistischen Tests und Modellen mit ihren jeweiligen Annahmen. Die Auswahl ist mir deshalb, und auch weil ich mit Messwiederholungen, zwischen den Brutstadien unbalancierten Daten und voneinander abhängigen Brutpaaren an verschiedenen Orten gearbeitet habe, schwer gefallen. Das Einarbeiten in die Statistik hat mir trotzdem viel Spass gemacht. Ich bin nun motiviert, meine Kenntnisse in der Statistik zu verbessern, um sie bei späteren Projekten trittsicherer anwenden zu können.

8 Literaturnachweise

- Battisti, Corrado; Samraoui, Boudjéma; Samraoui, Farrah; Talbi, Awatif; Zullo, Francesco: Habitat selection of Coot (*Fulica atra*) and Moorhen (*Gallinula chloropus*) in a remnant Mediterranean wetland (Italy): Implications for conservation. In: Lakes & Reservoirs: Research & Management 4/2020. S. 413-418.
- Bauer, Kurt; Bezzel, Einhard; Glutz von Blotzheim, Urs N.: Handbuch der Vögel Mitteleuropas (Bd.5). Aula-Verlag, Wiesbaden, 1. Auflage, 1973.
- Bobbit, Zach (2020): What are Residuals in Statistics? Auf: <https://www.statology.org/residuals/> (abgerufen am: 11.9.2025).
- Bobbit, Zach (2021): Negative Binomial vs. Poisson: How to Choose a Regression Model. Auf: <https://www.statology.org/negative-binomial-vs-poisson/> (abgerufen am 3.9.2025).
- Bobbit, Zach (2022): Two Sample Z-Test: Definition, Formula, and Example. Auf: <https://www.statology.org/two-sample-z-test/> (abgerufen am: 11.9.2025).
- Bolker, Benjamin M.; Brooks, Mollie E.; Clark, Connie J.; Geange, Shane W.; Poulson, John R.; Stevens, M. Henry H.; White, Jada-Simone S.: Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. In: Trends in ecology and evolution 3/2009. S. 127-135.
- Boy, Vincent; Salathé, Tobias: Territoriality and time budget of breeding Coots. In: Wildfowl 1987 (Nr. 38). S. 70-76.
- Briffa, Mark; Hardy, Ian CW.: Animal contests. Cambridge University Press, 2013.
- Brinkhof, Martin W.G.: Seasonal variation in food supply and breeding success in European Coots *Fulica Atra*. In: Ardea Wageningen 1997 (Jg 85). S. 51-66.
- Broady, Paul A.; Clive, Howard-Williams; Craggs, Rupert J.; Sutherland, Donna L.; Turnbull, Matthew H.: Seasonal variation in light utilisation, biomass production and nutrient removal by wastewater microalgae in a full-scale high-rate algal pond. In: Journal of Applied Phycology 3/2014. S. 1317-1329.
- Brooks, Mollie E.; Kristensen, Kasper; van Benthem, Koen J.; Magnusson, Arni; Berg, Casper W.; Nielsen, Anders; Skaug, Hans J.; Mächler, Martin; Bolker, Benjamin M.: glmmTMB Balanced Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. In: The R Journal 2/2017. S. 378-400.
- Brown, Jerram L.: The evolution of diversity in avian territorial systems. In: The Wilson Bulletin 2/1964. S. 160-169.
- Bueno, Anderson Saldanha; Cáceres, Nilton Carlos; Corso, Josmael; Della Flora, Franchesco; Oritz, Mauro Freitas; Wallau, Gabriel Luz: Behaviour of the Common Moorhen in Rio Grande do Sul, Brazil. In: acta ethologica 2/2010. S. 127-135.
- Bundesamt für Landestopografie swisstopo: GIS-ZH - Landeskarten, Übersichtsplan. Auf: <https://maps.zh.ch/>.
- Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie Schweiz: MeteoSchweiz - Forecast-Map. Auf: <https://www.meteoschweiz.admin.ch/#tab=forecast-map>.
- Christensen, Charlotte; Radford, Andrew N.: Dear enemies or nasty neighbors? Causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions. In: Behavioral ecology 5/2018. S. 1004-1013.
- Collin, Etienne; Ouellet, Marie; Yahyaoui, Rania: The Gamma Distribution - Properties, Proofs and Applications. Bei: St. Lawrence Cegep Champlain 2022.
- Crawford, Richard D.: Tarsal color of american coots in relation to age. In: The Wilson Bulletin 4/1978. S. 536-543.

- Davis, Jeff N.: Color abnormalities in birds A proposed nomenclature for birders. In: *Birding* 5/2007. S. 36-46.
- Driver, E. A.: Diet and behaviour of young American Coots. In: *Wildfowl* 1988 (Nr. 39). S. 34-42.
- Elliot, Kyle H.; Hatch, Scott A.; Kitaysky, Alexander S.; Speakman, John R.; Welcker, Jorg: Resting and daily energy expenditures during reproduction are adjusted in opposite directions in free-living birds. In: *Functional Ecology* 2/2015. S. 250-258.
- Farewell, VT; Long, DL; Tom, BDM; Yiu, S; Su, L: Two-Part and Related Regression Models for Longitudinal Data. In: *Annual reviews of statistics and its application* 2017. S. 283-315.
- Faune aquitaine: Estimation de l'âge chez les poussins et jeunes d'oiseaux d'eau-Rapport de taille (volume et non longueur) entre les jeunes et les adultes selon l'âge. 2009.
- Ford, Clay: Getting Started with Tweedie Models. Auf: <https://library.virginia.edu/data/articles/getting-started-tweedie-models-0> (abgerufen am 9.3.2026).
- Frost, Jim: Gamma Distribution: Uses, Parameters Examples. Auf: <https://statisticsbyjim.com/probability/gamma-distribution/> (abgerufen am 13.3.2026).
- Fu, Changjian; Kathait, Atul; Lu, Guangyi; Li, Xiang; Li, Feng; Xing, Xiaoying: A small vocal repertoire during the breeding season expresses complex behavioral motivations and individual signature in the common coot. In: *BMC Zoology* 1/2021. Artikel Nr. 24.
- Gadsby, Albert Brian: Territoriality and breeding biology of the coot (*fulica atra* (L)) at Attenborough. Durham University, 1978.
- Gill, Frank B.: Ornithology. National Audubon Society, New York, 3. Auflage, 2006.
- Gullion, Gordon W.: Territorial behaviour of the American Coot. In: *The Condor* 4/1953. S. 169-186.
- Gullion, Gordon W.: The displays and calls of the American Coot. In: *The Wilson Bulletin* 2/1952. S. 83-97.
- Gullion, Gordon W.: The reproductive cycle of American Coots in California. In: *The Auk* 4/1954. S. 366-412.
- Hartig, Florian (2024): DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. Auf: <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/vignettes/DHARMA.html#motivation> (abgerufen am: 11.9.2025).
- Hartley, Ian R.; Mainwaring, Mark C.: The energetic costs of nest building in birds. In: *Avian biology research* 1/2013. S. 12-17.
- Hazra, Avijit: Using the confidence interval confidently. In: *Journal of thoracic disease* 10/2017. S. 4125.
- Howard, Richard (2024): Territoriality and aggression (zoology). Auf: <https://www.ebsco.com/research-starters/zoology/territoriality-and-aggression-zoology> (abgerufen am 4.8.2025).
- Htay, San San; Minn, Myin Zu; Yin, Ni Ni: Some behavioral activities of *Gallinula chloropus* (common moorhen) in Meiktila University Campus. In: *J. Myanmar Acad. Arts Sci.* 1/2022.
- Hunt, W. Grainger: Raptor Floaters at Moffat's Equilibrium. In: *Oikos* 1/1998. S. 191-197.
- Johnson, Paul C. D.; Nakagawa, Shinichi; Schielzeth, Holger: The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. In: *Journal of the Royal Society Interface* 2017 (Nr. 134). S. 1-11 (20170213).
- Jung, Jin-Woo; Yi, Jin-Hee; Youm, Kwang-Seok: Nest Site Selection and Factors Affecting Hatching Success of Common Moorhens (*Gallinula chloropus*) at Yu-gu stream,

- South Korea. In: 1/2015. S. 31-40.
- Kamburova, Nevena; Michev, Tanyo: Breeding Density and Habitat of the Coot (*Fulica atra* L.) in the Srebarna Managed Reserve. *Acta zoologica bulgarica* 1/2003. S. 29-33.
- Koivula, Kari; Lahti, Kimmo; Orell, Markku; Rytönen, Seppo: To breed or not to breed: causes and implications of non-breeding habit in the willow tit *Parus montanus*. In: *Oecologia* 3/1994. S. 339-346.
- Kokko, Hanna; López-Sepulcre, Andrés: Territorial Defense, Territory Size, and Population Regulation. In: *The American Naturalist* 3/2005. S. 317-329.
- Kristensen, Kasper: TMB Documentation v1.9.11. Auf: <https://kaskr.github.io/adcomp/Introduction.html> (abgerufen am: 11.9.2025).
- Laenderdaten: Sonnenaufgang und Sonnenuntergang in der Schweiz. Auf: <https://www.laenderdaten.info/Europa/Schweiz/sonnenuntergang.php> (abgerufen am: 21.3.2025-29.6.2025).
- "Laubmann, Helmut: Kurze Mitteilungen. Interspezifische Auseinandersetzungen zwischen Bläßhuhn *Fulica atra* und Teichhuhn *Gallinula chloropus* mit tödlichem Ausgang. In: *Ornithologischer Anzeiger* 1996 (Nr. 35). S. 92-102."
- "Lenda, Magdalena; Maciusik, Bogumila; Skórka, Piotr: The evolutionary, ecological and behavioural consequences of the presence of floaters in bird populations. In: *North-Western Journal of Zoology* 2/2012. S. 394-408."
- Lenth, Russell V.; Piaskowski, Julia (2026): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. Auf: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Lüdecke, Daniel; Ben-Shachar, Mattan S.; Patil, Indrajeet; Waggoner, Philip; Makowski, Dominique: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. In: *Journal of Open Source Software* 6/2021. S. 3139.
- Ma, Jian-zhang; Wei, Liu; Zhang, Wei-wei : Territory and territorial behaviour of migrating common coot (*fulica atra*. In: *Journal of Forestry Research* 2/2011. S 289-294.
- Mangiafico, Salvatore S.(2016): What are Estimated Marginal Means? Auf: https://www.rcompanion.org/handbook/G_05.html (abgerufen am: 11.9.2025).
- Manrubia, Susanna (2023): Fitness. In: *Encyclopedia of Astrobiology*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. S. 1-2.
- Martin, Thomas E.: Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. In: *Annual review of ecology and systematics* 1987. S. 453-487.
- Microsoft Corporation (2018). Microsoft Excel. Abgerufen von: <https://office.microsoft.com/excel>.
- Montgomerie, Robert D.; Weatherhead, Patrick J.: Risks and rewards of nest defence by parent birds. In: *The quarterly review of biology* 2/1988. S. 167-187.
- Moreno, Juan: The Unknown Life of Floaters: The Hidden Face of Sexual Selection. In: *Ardeola* 1/2016. S. 49-77.
- Nakagawa, Shinichi; Schielzeth, Holger: A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. In: *Methods in Ecology and Evolution* 4/2013. S. 133-142.
- Nieoczym, Marek; Kloskowski, Janusz: Habitat selection and reproductive success of coot *Fulica atra* on ponds under different fish size and density conditions. *Hydrobiologia* 1/2018. S. 267-279.
- nocmig - Tips for recording nocturnal bird migration: Coot (*Fulica atra*). Auf: <https://nocmig.com/coot-fulica-atra/> (abgerufen am 27.03.2026).
- Nottebohm, Fernando; Farner, D.S.; King, J.R.: Vocal behaviour in birds. In: *Avian Biology* 5/1975. S. 287-332.
- Petak, Irena: Ritualization. In: *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham, 2019. S. 1-4.

- Ponchon, Aurore; Travis, Justin M. J.: Informed dispersal based on prospecting impacts the rate and shape of range expansions. In: *Ecography* 5/2022. S. e06190.
- Posit team (2025). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL <http://www.posit.co/>.
- R Core Team (2025/2026). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. < <https://www.R-project.org/> >.
- Reed, J. Michael; Boulinier, Thierry; Danchin, Etienne; Oring, L.W.: Informed dispersal: prospecting by birds for breeding sites. In: *Current ornithology*. Springer, Boston MA, 1999. S. 189-259.
- Rodríguez, Beneharo: Eurasian Coots *Fulica atra* killing adult Common Moorhens *Gallinula chloropus* on Tenerife, Canary Islands. In: *Bull ABC* 1/2023. S. 87-89.
- Rodrigues-Motta, Marianna; Forkman, Johannes: Bayesian Analysis of Nonnegative Data Using Dependency-Extended Two-Part Models. In: *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 2/2022. S. 201-221.
- Ryan, Mark R. and Dinsmore, James J.: The Behavioral Ecology of Breeding American Coots in Relation to Age. In: *The Condor* 3/1980. S. 320-327.
- Ryder, Ronald A.: Interspecific intolerance of the American Coot in Utah. In: *The Auk* 4/1959. S. 424-442.
- Statistics How To: Dispersion Parameter. Auf: <https://www.statisticshowto.com/dispersion-parameter/> (abgerufen am: 11.9.2025).
- Stearns, Stephen C.: *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York, 1992.
- Szekély, Tamás; Drummond, Hugh; Gonzalez-Voyer, Alejandro: Why Do Some Siblings Attack Each Other? Comparative Analysis of Aggression in Avian Broods. In: *Evolution* 8/2007. S. 1946-1955.
- Taylor, Barry; van Perlo, Ber: *Rails: A guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World*. Pica Press, Sussex, 1998.
- The Editors of Encyclopaedia Britannica: territory. Auf: <https://www.britannica.com/science/territory-ecology> (abgerufen am 12.8.2025).
- Thomas, Sarah (2023): What is Standard Error? Statistics Calculation and Overview. Auf: <https://articles.outlier.org/what-is-standard-error-in-statistics> (abgerufen am: 4.9.2025).
- Trivers, Robert L.: Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*. Routledge, 1972. S. 136-179.
- Tumulty, James P.: Dear enemy effect. In: *Encyclopedia of animal cognition and behavior*. Springer International Publishing, Cham, 2022. S. 1937-1940.
- VanderWeele, Tyler J.; Knol, Mirjam J.: A Tutorial on Interaction. In: *Epidemiologic Methods* 1/2014. S. 33-72.
- Vogelwarte Schweiz: Blässhuhn. Auf: <https://www.vogelwarte.ch/de/voegel-der-schweiz/blaesshuhn/> (abgerufen am 8.8.2025).
- xeno-canto - Sharing wildlife sounds from around the world: Blässhuhn - *Fulica atra* - Linnaeus, 1758. Auf: <https://xeno-canto.org/species/Fulica-atra?pg=3> (abgerufen am 27.03.2026).
- Zeileis, Achim; Hothorn, Torsten: Diagnostic Checking in Regression Relationships. In: *R News* 2/2002. S. 7-10.

8.1 Abbildungsnachweise

Titelbild: ©Marco Sulzer, persönliche Übergabe, Mai 2025.

Abb. 1 : Trepte, Andreas: Blässhuhn (*Fulica atra*)-Verbreitung, Bestandsentwicklung und Lebensweise - in Deutschland. Auf: <https://www.avi-fauna.info/kranichvoegel/rallen/blaessshuhn/> (abgerufen am: 10.10.2025).

Abb. 2 : ©Marco Sulzer, persönliche Übergabe, Mai 2025.

Abb. 3 oben: Gullion, Gordon W.: The displays and calls of the American Coot. In: The Wilson Bulletin 2/1952. S. 83-97.

Abb. 3 unten: ©Marco Sulzer, persönliche Übergabe, Mai 2025.

Abb. 4-7 : ©Marco Sulzer, persönliche Übergabe, Mai 2025.

Abb. 8 : Gullion, Gordon W.: The displays and calls of the American Coot. In: The Wilson Bulletin 2/1952. S. 83-97.

Abb. 9 : Eigene Abbildung, März 2025.

Abb. 10 : Montgomerie, Robert D.; Weatherhead, Patrick J.: Risks and rewards of nest defence by parent birds. In: The quarterly review of biology 2/1988. S. 167-187.

Abb. 11 : Eigene Darstellung.

Abb. 12 : Faune aquitaine: Estimation de l'âge chez les poussins et jeunes d'oiseaux d'eau-Rapport de taille (volume et non longueur) entre les jeunes et les adultes selon l'âge. 2009.

Abb. 13 und 14 : Bundesamt für Landestopografie swisstopo: GIS-ZH - Landeskarten, Übersichtsplan. Auf: <https://maps.zh.ch/> (abgerufen am: 15.7.2025). Eigene Bearbeitung.

Abb. 15-47 : Eigene Darstellungen.

Abb. 48: Eigene Abbildung, März 2025.

Abb. 49: Eigene Abbildung, Mai 2025.

Abb. 50 und 51: Eigene Abbildungen, August 2025.

9 Dank

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen Personen bedanken, die mich beim Erstellen dieser Arbeit unterstützt haben.

Zuerst gebührt mein Dank meiner Betreuungsperson Marcel Hatt. Ich möchte mich für die hilfreichen Besprechungen, besonders zur Versuchsplanung, bedanken; ebenso für die Unterstützung bei der Auswertung der Daten.

Ausserdem möchte ich mich bei Tobias Roth, Experte bei Schweizer Jugend forscht, für die Verbesserungsvorschläge und Hinweise zu weiteren Konzepten und Auswertungsmöglichkeiten bedanken.

Marcel Bihl war mir bei Fragen zur Statistik ebenfalls eine grosse Hilfe. Vielen Dank auch an Marco und Kitty Sulzer, die mir das Stativ und eine zweite Kamera zum Filmen über die ganze Zeit ausgeliehen haben. Ausserdem bedanke ich mich bei Marco für die vielen schönen Bilder, die er mir grosszügigerweise zur Verfügung gestellt hat.

Zuletzt möchte ich mich bei meinen Eltern bedanken, die mich beim Erstellen der Arbeit begleitet und immer wieder Textausschnitte geduldig probegesehen haben.

10 Anhang

10.1 Detaillierte Daten zu Brutpaaren und Beobachtungstagen

Tabelle 14: Tage, Brutstadien und sichtbare Anteile der Brutpaare an beiden Weihern.

Datum R	R1	s	R2	s	R3	s	R4	s
22.03.2025	N	1	N	1	N	0.9	N	1
27.03.2025	N	1	N	0.8	N	0.8	N	0.8
05.04.2025	B	1	N	0.8	N	0.8	N	1
11.04.2025	B	1	N	0.8	N	0.8	N	1
18.04.2025	B	0.35	N	0.8	N	0.7	N	1
08.05.2025	<6	1	B	0.9	B	1	B	1
15.05.2025	<14	1	B	0.8	B	0.85	B	0.95
23.05.2025	<34	0.9	B	0.65	B	1	<6	1
31.05.2025	<34	1	<6	0.6	<6	0.8	<14	1
06.06.2025	B	0.7	<14	0.9	<14	0.9	<34	0.9
22.06.2025	B	0.8	<34	0.9	<34	0.6	>34	0.7
28.06.2025	<6	0.9	>34	0.8	>34	0.8	>34	0.8
Datum W	W1	s	W2	s	W3	s	W4	s
21.03.2025	N	0.9	B	0.8	N	1	B	1
30.03.2025	N	0.9	B	0.9	N	0.9	B	0.9
07.04.2025	N	1	B	0.8	N	0.9	B	0.8
12.04.2025	B	0.85	<6	1	B	0.9	<6	1
09.05.2025	<6	0.7	<34	0.8	<6	0.7	<34	1
16.05.2025	<14	1	<34	0.8	<14	1	>34	1
24.05.2025	<14	1	>34	0.7	<34	1	>34	0.9
01.06.2025	<34	0.9	>34	0.8	<34	0.7	>34	1
08.06.2025	>34	1	>34	0.9	>34	1	B	1
23.06.2025	>34	1	>34	0.8	>34	0.9	B	0.7
29.06.2025	>34	0.9	>34	0.9	>34	0.9	<6	1

10.2 Spezielle Beobachtungen

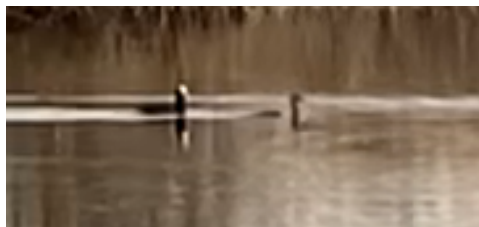


Abbildung 48: Unbestimmte Vogelart bei W1.
Aus der Videoaufnahme vom 30.3.2025.



Abbildung 49: Graureiher (*Ardea cinerea*) auf Nest von W3 (stehend, Hals schräg nach links unten).
Aus der Videoaufnahme vom 24.5.2025.

In Abbildung 48 ist die in 4.2.2 (Anzahl interspezifischer Aggressionen) erwähnte unbestimmte Vogelart am Wändhülsenweiher zu sehen. Das Blässhuhn (W1) ist nicht in einem normalen Patrolling-Display, sondern hat den Hals nach oben gestreckt, was so aussieht, als würde es die Ente untersuchen. In dieser Haltung blieb das Blässhuhn während ca. 10 Sekunden, bevor es zu eindeutigen Patrolling-Displays wechselte. Abbildung 49 zeigt den ebenfalls in 4.2.2 erwähnten Graureiher auf dem Nest von W3 (Hals unten).

10.2.1 Hell gefärbte Jungtiere (Rittwegweiher)



Abbildung 50: Eines von zwei hell gefärbten Jungtieren von R5 (hier >34 auf dem Territorium von R1).

Eigene Aufnahme.

Am Rittwegweiher gab es in der ersten Brut von R5 (dieses Brutpaar wurde nicht für die Arbeit beobachtet) zwei hell gefärbte Jungtiere. Eines davon ist (ca. vier Monate alt) in Abbildung 50 auf dem Territorium von R1 zu sehen. Die beiden anderen Blässhühner sind Jungtiere aus dessen Erst- (rechts) bzw. Zweitbrut (links).

Nach der Terminologie von DAVIS (2007; darauf basierend der folgende Abschnitt) kommen für die ungewöhnliche Färbung drei Ursachen infrage. Die erste ist Hypomelanismus; die “abnormale Reduktion der Melaninkonzentration in Gefieder, Haut, Augen oder allen drei Arealen” [*Übers. d. Verf.*], die zu einer verblassten Farbe führt. Melanine sind bei Vögeln die häufigsten Pigmente und werden in zwei bzw. drei Gruppen eingeteilt: Eumelanine, Phaeomelanine, und möglicherweise Erythromelanin (aufgrund genetischer Untersuchungen von HARRISON (1965) IN DAVIS (2007) hypothetisiert). Eumelanine sind in schwarzen und braunen Federn die vorherrschenden Pigmente, Phaeomelanine hingegen in rötlichen oder kastanienfarbenen Federn. Bislang enthielten alle untersuchten Federn beide Melaninarten; so vermutlich auch die Federn des Blässhuhns.

Im Gegensatz zum Hypomelanismus, wo eine oder beide Melaninarten reduziert sind, sind bei dem Aeu melanismus kein Eumelanin und beim Aphaeomelanismus kein Phaeomelanin vorhanden. Im Feld können diese drei Anomalien oft nicht unterschieden werden. Ich konnte zum Vorkommen der verschiedenen Pigmenttypen (Eumelanin, Phaeomelanin, Carotenoide etc.) beim eurasischen Blässhuhn keine Literatur finden; aufgrund der schwarzen Gefiederfarbe ist jedoch Eumelanin wahrscheinlich das häufigste Pigment. Beim Aeu melanismus ist das Gefieder normalerweise rotbräunlich. Die silberne Farbe der beobachteten Jungtiere passt daher eher zu Aphaeomelanismus (resultiert in grauem Gefieder). Da der Anteil an Phaeomelaninen jedoch vermutlich gering ist, stellt Hypomelanismus die wahrscheinlichste Möglichkeit dar. Hypomelanismus kann erworben oder vererbt werden (in diesem Fall vererbt), und sowohl dominant als auch rezessiv sein. Das Brutpaar R5 hatte in dieser Brut ca. sechs Jungtiere; da die zwei hellen Jungtiere den kleineren Teil ausmachten, wurde diese Färbung

also wahrscheinlich rezessiv vererbt. Eine weitere Verfolgung von Jungtieren dieses Brutpaars wäre nötig, um dies zu testen.

10.2.2 Aggression zwischen Jungtieren (Rittwegweiher)

Abbildung 51 zeigt ein Jungtier aus der ersten Brut von R1, das eines aus der zweiten Brut jagt. Beide Jungtiere sind in der Altersklasse >34 ; das ältere ist ca. 110 Tage, das Jüngere ca. 60 Tage alt. Aggression zwischen Geschwistern resultiert meist aus Konkurrenz um Futter, wobei vor allem bei Nesthockern jeweils die älteren Geschwister einen Vorteil haben (SZEKÉLY ET AL. 2007). Dies könnte auch hier der Fall sein. Das ältere Jungtier nutzte seinen Altersvorteil, um an das Futter zu gelangen. Ich habe in der Literatur nur Studien



Abbildung 51: Jungtier aus der ersten Brut von R1 jagt Jungtier aus der zweiten Brut (>34).

Eigene Aufnahme.

zu Aggression und Sibliziden zwischen Jungtieren aus derselben Brut gefunden, jedoch keine zu Aggression zwischen Jungtieren aus verschiedenen Brutten.

In diesem Fall war die Aggression nicht direkt futterbezogen (es ging nicht um ein Stück Nahrung), und zudem wurde das jüngere Tier nicht aus dem Territorium von R1 vertrieben. Solche Hierarchien zwischen Geschwistern derselben und verschiedener Brutten könnten weiter untersucht werden, um die Rolle von Jungtieren in der Territoriumsverteidigung sowie die Entwicklung territorialen Verhaltens bei jungen Blässhühnern besser zu verstehen.

Einverständniserklärung zur Verwendung von Fotografien

Ich erkläre mich mit der Verwendung der von mir erstellten Fotografien für die Maturitätsarbeit von Aliena Baumgartner einverstanden.

Ort, Datum

Unterschrift

Salond 11.10.2025  