



ORNITHOLOGISCHER ANZEIGER

Zeitschrift bayerischer und baden-württembergischer Ornithologen

Band 46 – Heft 2/3

Dezember 2007

Ornithol. Anz., 46: 89–103

Zum elterlichen Fürsorgeverhalten des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus alpinus* bei der Aufzucht seiner Jungen

Kilian Weixler und Elisabeth K. V. Kalko



Observations on parental care in the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus alpinus* while rearing its offspring

This study of parental care in the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus alpinus* while rearing its offspring has been carried out in autochthonous, high montane to subalpine spruce forests in the Oberallgäu (Germany, Bavaria, Swabia). Only one out of three broods could be observed throughout the full rearing period. Longer resting phases (> 1 minute) in the cavity were interpreted as intense parental care (e.g. brooding or warming the nestlings). Throughout the observation period, resting bouts in the cavity decreased gradually. In contrast, frequency of feeding and removal of faecal material gradually increased with the age of the nestlings, except for the last nestling days. The observed decline is interpreted as a phase where the young are weaned. Reduction in feeding rate is thought to motivate the young to leave the cavity and feed on their own. This study supports earlier propositions of a disproportionately high rate of male care during the nestling period. This male dominated form of parental care is generally regarded as a prerequisite for polyandry which has been proved recently for the Three-toed Woodpecker by Pechacek et al. (2006).

Key words: Three-toed Woodpecker, *Picoides tridactylus alpinus*, Picidae, parental care, breeding biology, parental effort, nestling period

Kilian Weixler & Elisabeth K. V. Kalko, Institut für Experimentelle Ökologie der Tiere, Universität Ulm, Albert-Einstein-Allee 11, D-89069 Ulm

E-Mail: kilianweixler@web.de

Einleitung

Der Dreizehenspecht gilt nach wie vor als in vielen Aspekten seiner Lebensweise gering erforschte Vogelart. Dies beruht sicherlich einerseits auf seiner heimlichen Lebensweise und schweren Erfassbarkeit, andererseits aber auch auf der häufig erschwerten Zugänglichkeit vor allem der hochmontanen und subalpinen Lebensräume. Als Indikatorart autochthoner tot- und altholzreicher Fichtenwälder kommt ihm jedoch aus ökologischer, forstwirtschaftlicher und naturschutzfachlicher Sicht eine hohe Bedeutung zu. Trotz dieser Relevanz liegen nur sehr wenige ausführliche und systematisch erhobene Studien vor (z. B. Scherzinger 1982, Hess 1983, Pechacek 1995a). Neuere umfangreiche Untersuchungen zur Ernährungsökologie, Raum- und Habitatnutzung liegen aus dem Nationalpark Berchtesgaden vor (z. B. Pechacek

2004, Pechacek & d'Oleire-Oltmanns 2004, Pechacek & Kristin 2004). Unsere Untersuchungen konzentrierten sich auf das elterliche Fürsorgeverhalten des Dreizehenspechts während der Nestlingszeit. Für den Dreizehenspecht wird, wie auch bei anderen Spechten (Winkler et al. 1995), von einer männlich dominierten Versorgung des Nachwuchses berichtet (Lanz 1950, Gibbon 1966, Hogstad 1969, Ruge 1971, Pechacek 1995b). Da jedoch die meisten Erhebungen hierzu nicht systematisch durchgeführt wurden und sich häufig nur auf einzelne Tage oder Stunden während der Nestlingszeit beziehen, untersuchten wir, wie sich das Fürsorgeverhalten der Dreizehenspechte im Verlauf der Nestlingszeit änderte und welche Unterschiede dabei zwischen Weibchen und Männchen in ihrem Verhalten auftreten. Da Paarungssysteme von Tieren oft in direktem Zusammenhang zur geschlechtlichen Auftei-

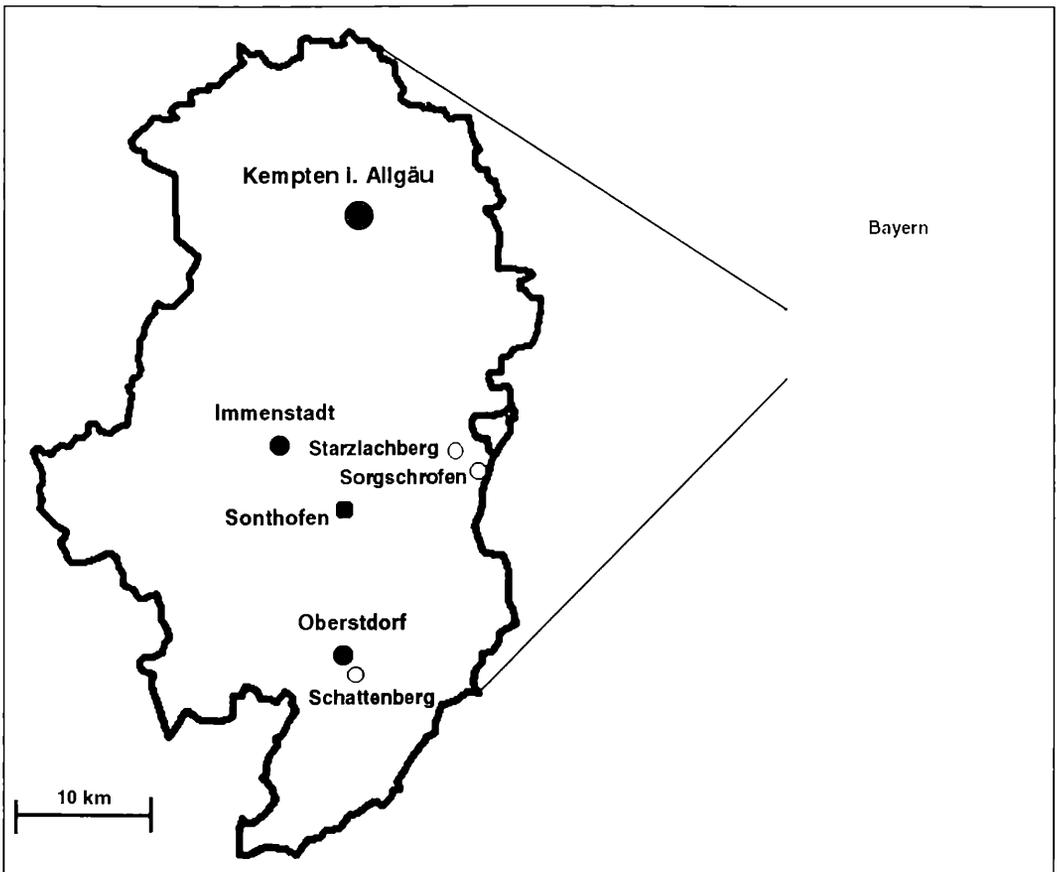


Abb. 1. Lage der drei Untersuchungsgebiete Starzlachberg, Sorgschrofen und Schattenberg im Landkreis Oberallgäu. – Location of the three study areas Starzlachberg, Sorgschrofen and Schattenberg in the Oberallgäu.

lung des Brutpflegeverhaltens stehen (Krebs & Davies 1996), ziehen wir – von diesen Beobachtungen ausgehend – Rückschlüsse auf das Paarungssystem des Dreizehenspechts.

Material und Methode

Untersuchungsgebiete. Im Vorfeld der Untersuchungen wurden 34 potenzielle Dreizehenspecht-Reviere im Landkreis Oberallgäu und in unmittelbar angrenzenden Bereichen kontrolliert (Bayern, Regierungsbezirk Schwaben). Bei diesen Kontrollen wurden unter Verwendung einer Klangattrappe (Trommelwirbel) in 14 Revieren 20 Dreizehenspechte (7 Männchen und 13 Weibchen) nachgewiesen. In den drei Revieren Starzlachberg, Sorgschrofen und Schattenberg wurden konkrete Brutnachweise durch den Fund der Bruthöhlen erbracht (Abb. 1). Die Untersuchungen zum elterlichen Fürsorgeverhalten wurden durch Beobachtungen an diesen drei Brutrevieren durchgeführt. Bei den Brutrevieren handelte es sich um autochthone Fichtenwälder in einem Höhenbereich zwischen 1300 und knapp 1600 m ü. NN. Alle drei Reviere zeichneten sich durch eine reiche Altersstrukturierung des Waldes und ausgeprägten Alt- und Totholzreichtum infolge geringer forstwirtschaftlicher Nutzung aus. Typische Elemente in den Brutrevieren waren durch Borkenkäfer-Befall oder Sturmwurf aufgelichtete Bereiche. Eine ausführliche Beschreibung der drei Habitate findet sich bei Weixler (2004). Das Brutrevier Starzlachberg war östlich exponiert und lag in einem Höhenbereich zwischen 1400 und 1570 m ü. NN. Das nordwestlich exponierte Revier am Sorgschrofen lag zwischen rund 1280 und 1480 m ü. NN. Das Revier am Schattenberg war westlich exponiert und lag in einem Bereich zwischen 1380 und 1500 m ü. NN.

Untersuchungszeitraum und Datengrundlage. Die Beobachtungen zum Fürsorgeverhalten der Dreizehenspechte an der Bruthöhle fanden am Starzlachberg vom 06.06.03 bis 08.06.03, am Schattenberg vom 16.06.03 bis 25.06.03 und am Sorgschrofen vom 05.06.03 bis 24.06.03 statt. Während die Nestlingszeit am Sorgschrofen durchgehend an insgesamt 11 Tagen in rund 66,6 Stunden erfasst wurde, entdeckte der Erstautor (K. Weixler) die Bruthöhle am Starzlachberg erst, als die Jungen bereits ca. 10 Tage

alt waren. Da ca. drei Tage später die Höhle von einem Prädator heimgesucht wurde, konnte das Fütterungsverhalten hier an nur 1,5 Tagen für insgesamt rund 8 Stunden beobachtet werden. Am Schattenberg entdeckte K. Weixler die Bruthöhle erst, als die Jungen bereits ca. 14 Tage alt waren. Dies ermöglichte eine Beobachtungszeit an der Höhle von rund 28 Stunden an 6 Tagen. Insgesamt wurden für die vorliegende Studie 102,6 Beobachtungsstunden des Fürsorgeverhaltens an drei Dreizehenspecht-Bruthöhlen ausgewertet.

Beobachtungen zur elterlichen Fürsorge bei der Jungenaufzucht. Während der Beobachtungen an den Bruthöhlen wurden definierte Parameter und Verhaltenseinheiten erfasst (Tab. 1). Die Beobachtungen begannen jeweils zwischen 8.20 Uhr und 8.40 Uhr in ausreichender Entfernung (mind. 30 m), um das Verhalten der Altvögel nicht zu beeinflussen. Vom ersten Anflug eines Altvogels an wurde das Fürsorgeverhalten für mindestens 6 Stunden lang durchgehend protokolliert. Im Durchschnitt hielt sich der Erstautor pro Revier mindestens jeden zweiten Tag an der Bruthöhle auf. Zum Zeitpunkt, als es nur ein Revier zu bearbeiten gab, was zu Beginn der Nestlingszeit am Sorgschrofen der Fall war, wurde an jeweils zwei aufeinander folgenden Tagen an der Bruthöhle beobachtet. Jeden dritten Tag fand eine Suche nach weiteren Bruthöhlen in anderen Revieren statt. Die Beobachtungen vor der Höhle wurden bei jeder Witterung durchgeführt.

Auswertung elterliche Fürsorge. Bei den Auswertungen zum Fürsorgeverhalten der Altvögel bestimmten wir die Häufigkeit von Verhaltensweisen, wie z. B. Fütterfrequenzen, indem die Anzahl der Fütterungen durch die Anzahl der Beobachtungsstunden geteilt wurde. Um die Variabilität der stündlichen Frequenzen darzustellen, berechneten wir in einem weiteren Ansatz für jeden Tag die durchschnittlichen Fütterungen/Stunde und erhielten somit Mittelwerte mit Standardabweichung.

In den wenigen Fällen, in denen das Geschlecht des anfliegenden Altvogels an der Bruthöhle nicht erkannt wurde (5 x am Sorgschrofen, 1 x am Starzlachberg, 3 x am Schattenberg), ging keine der Beobachtungen in die geschlechtlich differenzierten Betrachtungen ein. Zur Auswertung der Höhlenaufenthalte der Altvögel

Tab. 1. Erfasste Parameter und ihre Definitionen während der Beobachtungen von Dreizehenspechten an ihrer Bruthöhle. – *Definitions of recorded parameters during observation periods at Three-toed Woodpecker nest cavities.*

Parameter	Definitionen und Erklärungen
Uhrzeit Anflug	Zeitpunkt des Anflugs eines Altvogels an die Bruthöhle
Sex	Geschlecht des anfliegenden Vogels (0 = nicht erkannt; 1 = Männchen; 2 = Weibchen)
Anflug	1 = Anflug mit anschließender Ablösung 2 = Anflug ohne anschließende Ablösung
Anflug-Richtung	Richtung, aus der Altvogel angefliegen kommt
Fütterung	0 = Anflug ohne Fütterung 1 = Innenfütterung (Altvogel füttert in der Höhle) 2 = Außenfütterung (Altvogel füttert von Außen)
Fütterungsdauer	Dauer einer Außenfütterung
Höhlenaufenthalt	Dauer des Höhlenaufenthalts
Abflug	1 = Abflug aufgrund einer Ablösung 2 = Abflug ohne Ablösung
Uhrzeit Abflug	Zeitpunkt des Abflugs eines Altvogels von der Bruthöhle
Abflugs-Richtung	Richtung des Abfluges eines Altvogels von der Bruthöhle
Kotaustrag	0 = nein; 1 = ja; 2 = nicht erkannt
Leerzeit	Zeit, in der die Nestlinge in der Höhle ohne Altvogel waren

addierten wir die Dauer sämtlicher Höhlenaufenthalte. Zusätzlich betrachteten wir Aufenthalte über einer Minute getrennt von den übrigen Höhlenaufhalten, da wir diese als eine gesonderte Form fürsorglichen Verhaltens (z. B. Hudern) interpretieren (vgl. Pechacek 1995b). Prozentuale Anteile von Verhaltensweisen (z. B. Höhlenaufenthalte) beziehen sich grundsätzlich auf die gesamte Beobachtungszeit am jeweiligen Tag.

Ergebnisse

Brutbiologische Eckdaten

Nach einer angenommenen durchschnittlichen Brutdauer von 11 Tagen lag der Schlupftermin der drei Bruten zwischen dem 28.05. und 04.06.2003. Am Sorgschrofen schlüpften 3

Junge, am Starzlachberg mindestens 3. In der Höhle am Schattenberg, die erst später gefunden wurde, befanden sich 2 Jungvögel am geschätzten 14. Nestlingstag (16.06.03). Zwischen dem 25.06. und dem 27.06.2003 flogen am Schattenberg 2 und am Sorgschrofen 2–3 flügge Jungvögel aus. Am Starzlachberg wurde aufgrund eines Prädationsereignisses am ca. 13. Nestlingstag (ca. 3 Tage nach dem Fund der Höhle am 06.06.03) keines der Jungen flügge. Weitere Eckdaten der drei Bruten sind Tab. 2 zu entnehmen.

Elterliche Fürsorge während der Aufzucht der Nestlinge

Höhlenaufenthalte der Altvögel. Da längere Höhlenaufenthalte nur am Sorgschrofen in der ersten Nestlingsphase beobachtet wurden, beziehen sich alle Beobachtungen hierzu auf

Tab. 2. Eckdaten der drei Dreizehenspecht-Bruten (Schattenberg, Sorgschrofen und Starzlachberg) und der Buntspecht-Brut am Starzlachberg. Mit einem * markierte Angaben sind rückgerechnete Datenpunkte. Berechnete Daten haben eine Ungenauigkeit von ± 1 Tag. – *Basic information on the breeding biology of the three Three-toed Woodpecker broods (Schattenberg, Sorgschrofen and Starzlachberg) and of a Great Spotted Woodpecker brood (Starzlachberg). Data marked with * were counted back and have an inaccuracy of ± 1 day.*

	Legebeginn	Gelegegröße	Brutbeginn	Schlupftermin	Ausflug-termin	Anzahl flügger Jungvögel
	<i>laying date</i>	<i>clutch size</i>	<i>start of breeding</i>	<i>Hatching date</i>	<i>fledging date</i>	<i>Number of fledglings</i>
Sorgschrofen	20.05.*	4	23.05.*	03.06.*	25.06.	2-3
Schattenberg	22.05.*	≥ 2	24.05.*	04.06.*	26.06.	2
Starzlachberg	15.05.*	≥ 3	18.05.*	28.05.*		0
Starzlachberg (Buntspecht)	05.06.	6	09.06.*	20.06.*	11.07.	≥ 2

dieses Revier. Der Anteil, den die Altvögel in der Höhle verbrachten, war nach dem Schlupf der Jungen zunächst sehr hoch (82 % am 2. Nestlingstag). In den folgenden Tagen nahm dieser Anteil mit dem Alter der Nestlinge rapide ab und lag am 11. Nestlingstag erstmals unter 10 % (Abb. 2). Mit einer Ausnahme am 12. Nestlingstag (21,5 %) hielt dieser signifikante Trend [Spearman Rangkorrelation: $n_{\text{Tage}}=11$; $r=-0,945$; $p<0,001$] weiter an. Ab dem 19. Nestlingstag flog keiner der Altvögel mehr in die Höhle ein.

Längere Höhlenaufenthalte (> 1 Minute) waren dem Männchen am Sorgschrofen häufiger zuzuordnen als dem Weibchen, was sich jedoch statistisch nicht beweisen ließ [t-Test: $n_{\text{Tage}}=9$; $t=1,29$; $FG=16$; $p>0,05$]. Im Mittel ordnete ich dem Männchen mehr als die Hälfte ($54,8 \pm 21$ %, $n_{\text{Tage}}=9$) aller Höhlenaufenthalte über einer Minute zu. Das Weibchen kam hierbei auf $41,9 \pm 21,4$ % ($n_{\text{Tage}}=9$).

Fütterungsfrequenzen und Fütterungsweise.

Die Frequenz, mit der die adulten Dreizehenspechte ihre Jungen fütterten, zeigte im Verlauf der Nestlingszeit auffällige Veränderungen. Die durchschnittliche Häufigkeit der Fütterungen beider Elternteile lag am Sorgschrofen insgesamt bei $4,9 \pm 3,2$ Fütterungen pro Stunde ($n_{\text{Stunden}}=65$). Vom zweiten Nestlingstag an nahmen die Fütterungsfrequenzen allmählich von $3 \pm 2,6$ Fütterungen pro Stunde ($n_{\text{Stunden}}=3$) bis zum 15. Nestlingstag mit der maximalen Fütterungsfrequenz von $8,5 \pm 3,5$ pro Stunde

($n_{\text{Stunden}}=6$) zu (Abb. 3). Die Fütterungsfrequenzen korrelierten bis zu diesem Tag positiv mit dem Alter der Nestlinge [Pearson-Korrelation: $n_{\text{Tage}}=8$; $r=0,843$; $p<0,05$]. Im weiteren Verlauf nahmen die Fütterungen jedoch kontinuierlich ab [Pearson-Korrelation: $n_{\text{Tage}}=3$; $r=-0,999$; $p<0,05$] und erreichten schließlich am 21. Nestlingstag das Minimum der gesamten Nestlingszeit ($1,6 \pm 1,7$ Fütterungen pro Stunde; $n_{\text{Stunden}}=7$) (Abb. 3). Diese Abnahme der Fütterungsintensität in den letzten Nestlingstagen fand tendenziell auch am Schattenberg statt (Abb. 4), auch wenn sie in

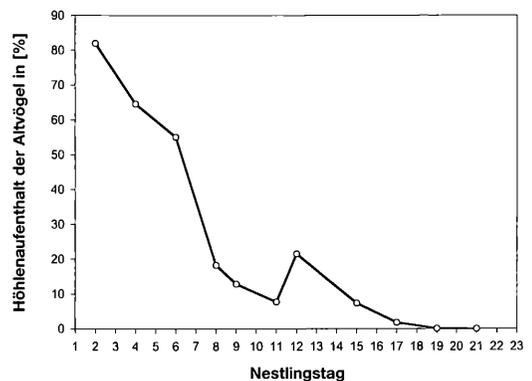


Abb. 2. Zeitlicher Anteil der Höhlenaufenthalte der adulten Dreizehenspechte während der Beobachtungszeiten an der Bruthöhle im Verlauf der Nestlingszeit am Sorgschrofen. – *Proportional amount of time spent by adult Three-toed Woodpeckers in the nesting cavity during observation periods in the course of the nestling period (Sorgschrofen).*

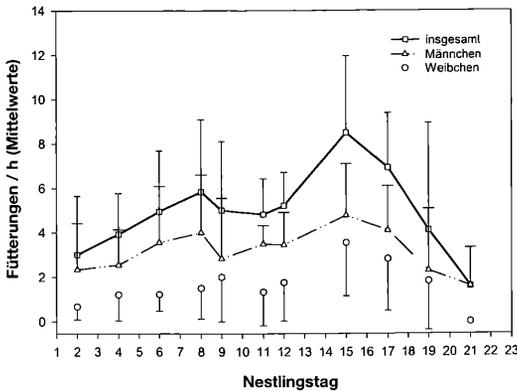


Abb. 3. Fütterungsfrequenzen (gemittelt) der adulten Dreizehenspechte an der Bruthöhle am Sorgschrofen im Verlauf der Nestlingsperiode, gesamt sowie differenziert nach Männchen und Weibchen. Standardabweichungen sind nur einseitig dargestellt. – *Averaged feeding frequencies of adult Three-toed Woodpeckers at the Sorgschrofen breeding cavity in the course of the nestling period (in total and distinguished between male and female).*

diesem Fall statistisch nicht signifikant war [Pearson-Korrelation: $n_{\text{Bge}}=6$; $r=-0,73$; $p=0,0996$]. Hier nahm die mittlere Anzahl von Fütterungen pro Stunde von $6 \pm 2,8$ ($n_{\text{Stunden}}=2$) am 14. Nestlingstag auf $2,6 \pm 1,7$ ($n_{\text{Stunden}}=7$) am letzten Nestlingstag ab (Abb. 4).

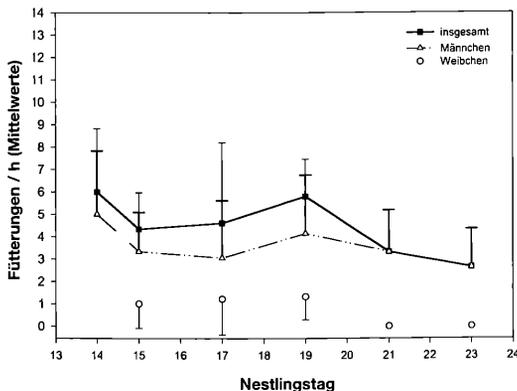


Abb. 4. Verlauf der Fütterungsfrequenzen (gemittelt) an der Bruthöhle am Schattenberg in der Zeit vom 14. Nestlingstag bis zum Ausflug der Jungspechte, gesamt sowie differenziert nach Männchen und Weibchen. Standardabweichungen sind nur einseitig dargestellt. – *Temporal course of averaged feeding frequencies at the Three-toed Woodpecker breeding cavity at the Schattenberg from the 14th nestling day to fledging (in total and distinguished between male and female).*

Neben den Veränderungen bezüglich der Fütterungsfrequenz stellten wir auch Veränderungen in der Fütterungsweise fest. Während in den ersten 12 Nestlingstagen am Sorgschrofen alle Fütterungen im Inneren der Höhle durchgeführt wurden, begannen die Altvögel zwischen dem 13. und 15. Nestlingstag, die Jungen am Höhleneingang zu füttern, ohne dabei selbst in die Höhle zu schlüpfen. Bei diesen Außenfütterungen waren meist die Köpfe der bettelnden Jungspechte am Höhleneingang zu sehen. Der Anteil der Außenfütterungen lag am 15. Nestlingstag bei rund 77 %, steigerte sich in den folgenden Tagen und lag ab dem 19. Nestlingstag bei 100 %. Ein ähnliches Muster konnten wir am Schattenberg feststellen, wo am 14. Nestlingstag knapp die Hälfte aller Fütterungen von außen durchgeführt wurde (41,7 %). Dieser Anteil stieg am folgenden Tag rapide auf 92,6 % an. Ab dem 19. Nestlingstag konnten auch an dieser Höhle keine Innenfütterungen mehr beobachtet werden.

Abflüge eines Altvogels von der Bruthöhle, die unmittelbar aufgrund des Anflugs des anderen Altvogels erfolgten (=Ablösungen), konnten am Sorgschrofen in 23 Fällen und nur zwischen dem 3. und dem 11. Nestlingstag beobachtet werden. Diese Ablösungen waren häufig von einem leisen „kük“-Ruf der Altvögel begleitet.

Fütterungen in den letzten Nestlingstagen, wo die Köpfe der Jungvögel am Höhleneingang bereits sichtbar waren, verliefen häufig auffallend zögerlich. Die Altvögel näherten sich allmählich mit Futter im Schnabel, fütterten die bettelnden Jungen noch nicht sofort, sondern warteten zunächst und zögerten die Fütterungen für eine kurze Weile hinaus. Dieses Verhalten, welches als Lockverhalten der Altvögel interpretiert werden kann, war besonders am Schattenberg ausgeprägt.

Geschlechtliche Unterschiede beim Füttern

Das Männchen fütterte die Jungen am Sorgschrofen zu signifikant höheren Anteilen als das Weibchen [t-Test: $n_{\text{Tage}}=11$; $t=6,8$; $FG=20$; $p<0,001$]. Die Anteile des Männchens an den Fütterungen lagen am Sorgschrofen im Mittel bei $67,6 \pm 13,5$ % ($n_{\text{Tage}}=11$) und die des Weibchens bei $29,8 \pm 12,6$ % ($n_{\text{Tage}}=11$) (Abb. 5). Während bis zum 19. Nestlingstag die Anteile des Männchens zwischen 55 und 80 % (beim Weibchen entsprechend zwischen 20 und 45 %)

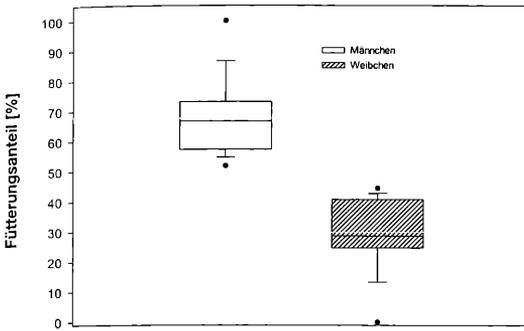


Abb. 5. Geschlechtliche Anteile an den Fütterungen an der Bruthöhle am Sorgschrofen. – *Contributions to feeding activities of male and female Three-toed Woodpeckers at the breeding cavity at Sorgschrofen.*

schwankten, beteiligte sich das Weibchen am 21. Nestlingstag überhaupt nicht mehr an den Fütterungen, und das Männchen übernahm alle Fütterungen der Jungen (Abb. 6). Trotz der anteilmäßigen Zunahme gegenüber dem Weibchen gingen die Fütterungsfrequenzen des Männchens in den letzten Nestlingstagen ebenfalls stark zurück (Abb. 3). Entsprechendes fand auch am Schattenberg statt (Abb. 4 und Abb. 7). Auch hier hatte das Männchen im Untersuchungszeitraum einen signifikant höheren Anteil an den Fütterungen als das Weibchen [t-Test: $n_{\text{Tagc}}=6$; $t=8,7$; $FG=10$; $p<0,001$]. In der Zeit zwischen dem 14. und 19. Nestlingstag lag die Beteiligung des Weibchens hier im Mittel nur bei $23 \pm 4,8$ % ($n_{\text{Tagc}}=6$). Ab dem 21.

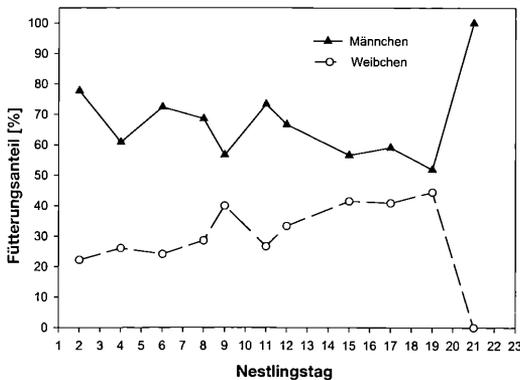


Abb. 6. Anteile von Männchen und Weibchen des Dreizehenspechts an den Fütterungen der Nestlinge an der Bruthöhle am Sorgschrofen im Verlauf der Nestlingszeit. – *Shares of male and female Three-toed Woodpecker in feeding the nestlings at the breeding cavity at Sorgschrofen in the course of the nestling period.*

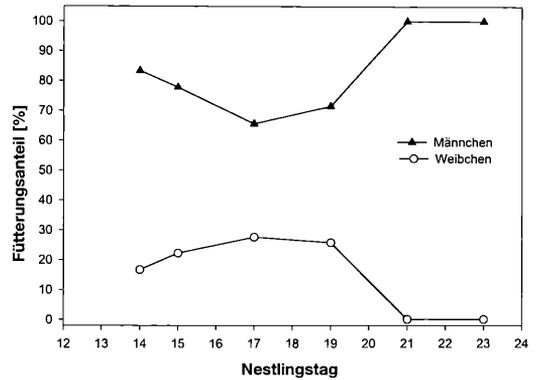


Abb. 7. Anteile von Männchen und Weibchen des Dreizehenspechts an den Fütterungen an der Bruthöhle am Schattenberg vom 14. Nestlingstag bis zum Ausflug der Jungen. – *Shares of male and female Three-toed Woodpecker in feeding the nestlings at the breeding cavity at Schattenberg from the 14th nestling day until fledging.*

Nestlingstag besuchte das Weibchen die Bruthöhle nicht mehr und das Männchen übernahm sämtliche Fütterungen (Abb. 7).

Auch bezüglich der Fütterungsfrequenzen waren am Sorgschrofen (Abb. 3) und am Schattenberg (Abb. 4) signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern festzustellen [t-Test: Sorgschrofen: $n_{\text{Tagc}}=11$; $t=3,9$; $FG=20$; $p<0,001$; Schattenberg: $n_{\text{Tagc}}=6$; $t=6,3$; $FG=10$; $p<0,001$]. Am Sorgschrofen fütterte das Männchen mit einer durchschnittlichen Frequenz von $3,1 \pm 0,9$ ($n_{\text{Tagc}}=11$) wesentlich häufiger, während das Weibchen durchschnittlich nur $1,6 \pm 0,9$ -mal pro Stunde ($n_{\text{Tagc}}=11$) die Bruthöhle zum Füttern anflieg. Männchen und Weibchen erreichten ihre maximale Fütterungsfrequenz am 15. Nestlingstag (Männchen: 4,6/Stunde; Weibchen: 3,3/Stunde) (Abb. 3).

Am Schattenberg fütterte das Männchen in den letzten neun Nestlingstagen mit einer durchschnittlichen Frequenz von $3,6 \pm 0,9$ pro Stunde ($n_{\text{Tagc}}=6$), während das Weibchen in dieser Zeit nur $0,8 \pm 0,6$ mal pro Stunde ($n_{\text{Tagc}}=6$) fütterte.

Tageszeitliche Unterschiede

Tageszeitliche Unterschiede bezüglich des Fütterungsverhaltens waren im untersuchten Zeitfenster nicht zu erkennen. Zwischen 9 Uhr und 14 Uhr schwankten die Fütterungsfrequenzen am Sorgschrofen lediglich in geringem Ausmaß (Abb. 8). Entsprechend fanden sich beim Ver-

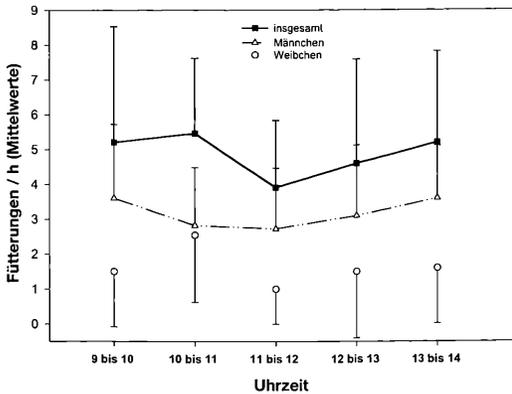


Abb. 8. Intensität der Fütterungen (Mittelwerte) in Abhängigkeit von der Tageszeit (9.00 Uhr bis 14.00 Uhr) an der Bruthöhle am Sorgschrofen. Standardabweichungen sind nur einseitig dargestellt. *Averaged feeding intensity depending on day time (9 am to 2 pm) at the breeding cavity at Sorgschrofen.*

gleich der Tageszeiten keine signifikanten Unterschiede [Anova: $F=0,8$; $FG=51$; $p>0,05$]. Die Fütterleistung blieb somit im betrachteten Zeitfenster auf annähernd gleichem Niveau. Eine leichte Verringerung der Frequenz zeigte sich lediglich zwischen 11 und 12 Uhr. Während das Männchen weitgehend konstant fütterte, hatte das Weibchen einen kleinen Höhepunkt zwischen 10 und 11 Uhr. Diese Unterschiede waren statistisch jedoch nicht signifikant [Männchen: Kruskal-Wallis-Test: $H=3,9$; $FG=4$; $p>0,05$; Weibchen: Anova: $F=0,6$; $FG=51$; $p>0,05$].

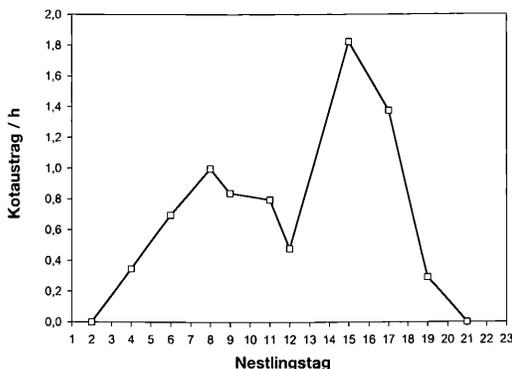


Abb. 9. Kotaustragsfrequenzen an der Dreizehenspecht-Bruthöhle Sorgschrofen im Verlauf der Nestlingszeit. – *Frequencies of removal of faeces from the Three-toed Woodpecker cavity at Sorgschrofen in the course of the nestling period.*

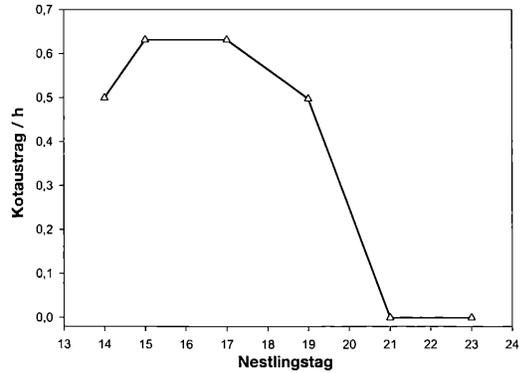


Abb. 10. Kotaustragsfrequenzen an der Dreizehenspecht-Bruthöhle am Schattenberg zwischen dem 14. und 24. Nestlingstag. Alle Kotaustragungen wurden vom Männchen durchgeführt. – *Frequencies of removal of faeces from the Three-toed Woodpecker cavity at Schattenberg between 14th and 24th nestling day.*

Nesthygiene

Kotaustragsfrequenzen. Zur Reinhaltung der Bruthöhle wurden Kotballen zusammen mit Holzspänen von den Altvögeln aus der Höhle transportiert. Dieses Verhalten wurde am Sorgschrofen erstmals am 4. Nestlingstag festgestellt (Abb. 9). Die Häufigkeit des Kotaustrags war an diesem Tag vergleichsweise gering (0,3 Austragungen/Stunde). Die Frequenz stieg in den folgenden Tagen signifikant bis zum 15. Nestlingstag an [Pearson-Korrelation: $n_{\text{tag}}=8$; $r=0,795$; $p<0,05$]. An diesem Tag wurde analog dem Maximum bei den Fütterungsfrequenzen (Abb. 3) die höchste Kotaustragsfrequenz (1,8 Austragungen/Stunde) erreicht. In den folgenden Tagen nahm der Kotaustrag ab, bis am 21. Nestlingstag kein Kotaustrag mehr stattfand (Abb. 9). Diese Abnahme ließ sich statistisch nicht untermauern [Pearson-Korrelation: $n_{\text{tag}}=3$; $r=-0,949$; $p>0,05$]. Am Schattenberg fanden die höchsten Kotaustragsfrequenzen ebenfalls am 15. und 17. Nestlingstag statt (jeweils 0,6 Austragungen/Stunde). Auch hier nahm diese Form der Nesthygiene in den darauffolgenden Tagen beträchtlich ab und kam schließlich ab dem 21. Tag völlig zum Erliegen (Abb. 10). Der Pearson-Korrelationstest ergab in diesem Fall eine signifikant negative Korrelation [$n_{\text{tag}}=5$; $r=-0,919$; $p<0,05$] zwischen Kotaustrag und den verbleibenden Nestlingstagen.

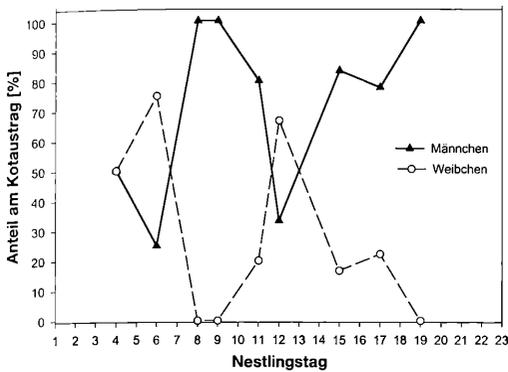


Abb. 11. Geschlechtliche Anteile am Kostaustrag an der Bruthöhle Sorgschrofen im Verlauf der Nestlingszeit. – Share of the sexes in carrying out faeces from the breeding cavity at Sorgschrofen in the course of the nestling period.

Geschlechtliche Aufteilung des Kostaustrags.

Das Männchen war zum allergrößten Teil für die Reinhaltung der beobachteten Bruthöhlen zuständig. Auch wenn die Anteile am Sorgschrofen von Tag zu Tag stark variierten (Abb. 11), beteiligte sich das Männchen am Sorgschrofen mit einem insgesamt signifikant höheren Anteil bei den Kostaustragungen [t-Test: $n_{\text{Männchen}}=9$; $t=3,233$; $p<0,05$] und übernahm im Mittel mehr als 2/3 des Kostaustrags ($72,2 \pm 29,1$ %; $n_{\text{Weibchen}}=9$) (Abb. 12). Das Weibchen beteiligte sich hingegen nur mit $27,8 \pm 29,1$ % ($n=9$; Abb. 12). Die Beobachtungen an den anderen beiden Bruthöhlen bestätigten diese Verteilung. Am Schattenberg übernahm das Männchen den

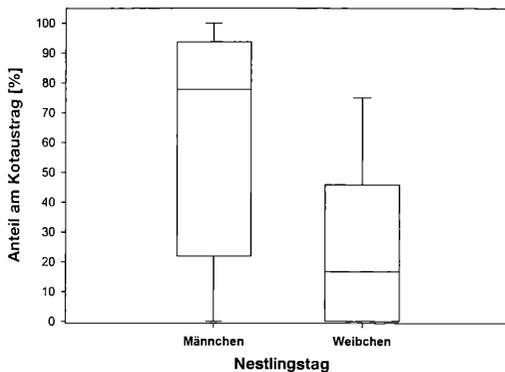


Abb. 12. Prozentuale Anteile der Geschlechter am Kostaustrag an der Bruthöhle am Sorgschrofen. Percentage shares of male and female in removal of faeces from the breeding cavity at Sorgschrofen.

Kostaustrag für den ganzen Zeitraum (Abb. 10). Am Starzlachberg liegen zwar nur Daten von 1,5 Tagen vor, doch auch hier führte ausschließlich das Männchen den Kostaustrag durch. Die Beobachtungen vom Schattenberg und Sorgschrofen (Abb. 10 und 11) legen nahe, dass wie die fürsorgliche Rolle des Männchens bei den Fütterungen und beim Kostaustrag besonders im letzten Drittel der Nestlingsphase in besonderem Maß zum Tragen kommt.

Eiaustrag. Bei einer Höhlenkontrolle am 14.06.03 (11. Nestlingstag) lag in der Höhle am Sorgschrofen neben den jungen Spechten ein äußerlich intaktes Ei. Am folgenden Tag trug das Männchen dieses Ei mit dem Schnabel aus der Höhle und flog damit davon.

Diskussion

Elterliche Fürsorge während der Aufzucht der Jungen

Fütterungsfrequenzen und Kostaustragungen.

Sowohl Fütterungsfrequenzen als auch Kostaustragungen gingen nach einer anfänglich kontinuierlichen Zunahme ab dem ca. 15. Nestlingstag bis zum Ausflug der Jungen deutlich zurück. Während die Zunahme der Fütterungsfrequenzen und Kostaustragungen nur auf Ergebnissen an einer Brut beruhen, wurde die Abnahme dieser Verhaltensweisen der Elterntiere vor dem Ausflug der Jungen deutlich zurück. Während die Zunahme der Fütterungsfrequenzen und Kostaustragungen nur auf Ergebnissen an einer Brut beruhen, wurde die Abnahme dieser Verhaltensweisen der Elterntiere vor dem Ausflug der Jungen durch Beobachtungen an einer zweiten Brut bestätigt. Da die Stoffwechselrate und somit auch der Energiebedarf von Vögeln eine Funktion der Körpermasse ist (Bezzel & Prinzinger 1990, Baierlein 1996), lässt sich der Anstieg der Fütterungsfrequenzen mit dem steigenden Nahrungsbedarf der schnell wachsenden Jungvögel (Pechacek & Křištín 1996) in Einklang bringen. Der parallele Anstieg der Kostaustragungen unterstreicht den zunehmenden Nahrungsbedarf und die Steigerung der Stoffwechselrate bei den Jungvögeln und steht in direktem Zusammenhang mit der Zunahme der Fütterungsfrequenzen. Die maximale Fütterleistung wurde am 15. Tag erbracht. Dies deckt sich weitgehend mit den Beobachtungen von Ruge (1971) und Pechacek (1995b), die den Höhepunkt der Fütterungsintensität zwischen dem 11. und 15. Nestlingstag feststellten.

Nachlassende Fütteraktivität insbesondere des Weibchens in den letzten Nestlingstagen wurde beim Dreizehenspecht und auch bei anderen Spechtarten beschrieben (Lanz 1950, Ruge 1971, Glutz von Blotzheim & Bauer 1994, Pechacek 1995b, Winkler et al. 1995, Rossmann 1999, Witkander et al. 2000). Da die Fütterfrequenzen an den hier beobachteten Bruthöhlen bei beiden Geschlechtern nach dem ca. 15. Nestlingstag zurückgingen, ist auszuschließen, dass der Rückgang der Fütterfrequenzen nur durch die verminderte Fütteraktivität des Weibchens begründet ist.

Wie bereits dargestellt, wäre in den letzten Nestlingstagen aufgrund der Gewichtszunahme der jungen Spechte mit einer weiteren Steigerung und nicht mit einem Absinken der Fütterleistung zu rechnen gewesen. Möglicherweise ist die allmähliche Abnahme der Fütterungen in Zusammenhang mit einer Entwöhnung der Jungvögel von der Höhle zu sehen. Die Nestlinge dürften in diesem Entwicklungsstadium bereits eine gewisse physiologische Stabilität erreicht haben, um auch kürzere Phasen ohne Nahrung überstehen zu können. Glutz von Blotzheim & Bauer (1994) berichten vom Buntspecht, dass die Jungen die Bruthöhle aus Hunger verlassen und verweisen auf Beobachtungen, in denen mit Futter anfliegende Altvögel nicht fütterten, sondern die Jungvögel mit der Nahrung nur lockten. Bei den hier dargestellten Beobachtungen am Dreizehenspecht entstand der Eindruck, dass die fütternden Altvögel in den letzten Tagen die Fütterungen hinauszögerten, um die bettelnden Jungvögel, die dabei weit ihre Köpfe aus der Höhle streckten, nach draußen zu locken. Die Abnahme der Koutastragungen könnte ebenfalls mit der Entwöhnung der Jungvögel in Verbindung stehen. In der Bruthöhle am Schattenberg befand sich nach dem Verlassen der Jungvögel eine ca. 4 cm hohe Kotschicht. Die Versorgung des Nachwuchses ist ein Abwägen zwischen Kosten und Nutzen (Nur 1984). Eine verminderte Fürsorgeleistung in den letzten Nestlingstagen hätte möglicherweise neben dem Entwöhnungseffekt der Jungen auch den Vorteil, dass die Altvögel wieder mehr Zeit mit der eigenen Nahrungssuche verbringen können, um somit ihre eigene Konstitution zu verbessern.

Die durchschnittliche Frequenz der Fütterungen lag am Sorgschrofen bei rund 3,9 Fütterungen pro Stunde, wobei die Frequenzen

des Männchens (rund 3,1-mal pro Stunde) deutlich über denen des Weibchens (rund 1,6-mal pro Stunde) lagen. Da außer von Pechacek (1995b) und Ruge (1971) keine Veröffentlichungen zum Fütterverhalten des Dreizehenspechts über die gesamte Nestlingszeit vorliegen und andere Veröffentlichungen nur Beobachtungen von wenigen Stunden zum Fütterverhalten an einzelnen Bruten an einem Tag oder, seltener, an mehreren Tagen beinhalten (Lanz 1950, Hogstad 1969, Gibbon 1966, Chablos & Wegmüller 1994, Andris & Kaiser 1995, Pačenovský 1999), geben diese Daten den bislang umfangreichsten Einblick über die gesamte Nestlingsperiode. Ruge (1971) nennt ebenfalls keine Angaben zu den mittleren Fütterfrequenzen über die gesamte Nestlingszeit, sondern hebt vor allem die Minima und Maxima hervor.

Pechacek (1995b) berichtet von einer über die gesamte Nestlingszeit gemittelten Fütterfrequenz von 7,6-mal pro Stunde, die er an einer Brut mit zwei Nestlingen feststellte. Die von ihm erhobenen Daten übertreffen die Fütterfrequenz an der Bruthöhle am Sorgschrofen um nahezu das Doppelte. Auch die Frequenzen der Geschlechter waren mit 4,6 Fütterungen pro Stunde beim Männchen und 3,0 Fütterungen beim Weibchen bei Pechacek (1995b) deutlich höher als die hier festgestellten. Da die Anzahl der Nestlinge bei seinen Untersuchungen im Vergleich zu der Brut am Sorgschrofen (2–3 Junge) gleich oder sogar kleiner war, kann dies nicht der Grund für die Unterschiede sein. Eine mögliche Ursache könnte in einer unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeit zu den jeweiligen Nestlingszeiten liegen, was die Effektivität der elterlichen Nahrungsbeschaffung der adulten Dreizehenspechte einschränken könnte. Hierfür gibt es jedoch keine weiteren Anhaltspunkte.

Da die hier beobachteten Frequenzen im Vergleich zu jenen von Pechacek (1995b) über größere Beobachtungseinheiten gemittelt wurden (mehr als 6 h gegenüber >2 h bei Pechacek 1995b), könnte dies auch zu Unterschieden führen, zumal teilweise erhebliche Variationen in den stündlichen Fütterungen festzustellen waren. Dies erklärt unserer Ansicht nach die Unterschiede jedoch nur zu einem kleinen Teil. Es ist anzunehmen, dass die Fütterleistungen generell starken Schwankungen unterliegen, die wiederum in der Summe von zahlreichen spezifischen Faktoren wie Alter, Erfahrung, Fitness

und Kondition der Altvögel, Nahrungsverfügbarkeit und Anzahl der Nachkommen abhängen.

Geschlechtliche Unterschiede im Fürsorgeverhalten. Männchen waren bei den hier untersuchten Bruten des Dreizehenspechts im Bezug auf Nesthygiene und Fütterungsleistungen bedeutend stärker als die Weibchen an der Fürsorge für die Jungen beteiligt. Weibchen fütterten generell weniger häufig und an den letzten Tagen vor dem Ausfliegen der Jungen am Sorgschrofen und Schattenberg überhaupt nicht mehr. Die Beteiligung des Weibchens an den Koutastragungen variierte zwar von Tag zu Tag stark über den Verlauf der Nestlingszeit hinweg, insgesamt lag jedoch der größere Anteil auch hier beim Männchen. Am Schattenberg trug sogar ausschließlich das Männchen den Kot aus. Dies bestätigt die bereits von Ruge (1971) und Pechacek (1995b) festgestellte männliche Dominanz des Dreizehenspechts bei der Jungenaufzucht.

Pačenovský (1999) berichtet von höheren Fütterungsfrequenzen des Weibchens bei gleichzeitig geringerer Futtermenge im Vergleich zum Männchen. Diese Angaben beruhen jedoch nur auf Beobachtungen zweier Bruten an einzelnen Tagen der Nestlingszeit. Darüber hinaus waren die von Pačenovský (1999) festgestellten geschlechtlichen Unterschiede bezüglich der Fütterungsfrequenzen sehr gering, zumal das Männchen nur 13-mal und das Weibchen 16-mal beim Füttern beobachtet wurde. Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigen, dass Fütterfrequenzen zum Teil sehr stark variieren und dass sie beim Weibchen, wenn nur ein kleines Zeitfenster betrachtet wird, auch höher als die des Männchens sein können.

In den meisten Publikationen über den Dreizehenspecht wird von einer männlichen Dominanz sowohl bei den Fütterungen als auch beim Koutastrag berichtet (Lanz 1950, Gibbon 1966, Hogstad 1969). Da sich diese Berichte zum größten Teil auf nur wenige Stunden Beobachtungszeit oder wenige Tage der Nestlingszeit beschränken, sind hieraus keine allgemeinen Aussagen abzuleiten. Auf diese Problematik verwiesen auch Woźniak & Mazgajski (2002) beim Buntspecht. Die in dieser Studie erhobenen Daten zum Fürsorgeverhalten wurden zwar vollständig und systematisch über eine gesamte Nestlingsperiode erfasst und

durch die Beobachtungen an zwei weiteren, jedoch nicht vollständig erfassten Bruten unterstützt, aufgrund des geringen Stichprobenumfangs können sie jedoch ebenfalls nur als Einzelfallstudie angesehen werden. Aus der Summe der bisher zu diesem Thema erhobenen Daten ergibt sich beim Dreizehenspecht dennoch das Bild eines vom Männchen dominierten Fürsorgeverhaltens bei der Jungenaufzucht.

Aus Literaturangaben und teilweise auch aus eigenen Beobachtungen geht hervor, dass das Männchen des Dreizehenspechts sowohl beim Höhlenbau als auch beim Brüten und Hudern einen sehr großen Anteil übernimmt (Ruge 1971, Scherzinger 1982). Dieser insgesamt hohe Beitrag des Männchens bei der elterlichen Fürsorge ist bei Spechten allgemein sehr verbreitet (Winkler et al. 1995) und wurde in weiteren Studien für andere europäische Spechtarten bestätigt (Rossmann 1999, Michalek & Winkler 2001, Woźniak & Mazgajski 2002). Eine hohe Beteiligung des Männchens an der Aufzucht der Jungen sollte mit einer hohen Gewissheit über die Vaterschaft des fürsorgenden Männchens in Verbindung stehen (Trivers 1972, Møller & Birkhead 1993). Da sich die Fitness eines Individuums über die Anzahl geschlechtsreifer Nachkommen definiert (Bezzel & Prininger 1990, Begon et al. 1998), ist es für ein Männchen nur dann sinnvoll, Energie in Form intensiver Brutpflege zu investieren, wenn es einen hohen Grad an Sicherheit über seine Vaterschaft hat.

Michalek & Winkler (2001) zeigten für den Bunt- und Mittelspecht *Picoides medius*, bei welchen die Männchen ebenfalls einen sehr großen Anteil des elterlichen Aufwands übernehmen, dass alle untersuchten Jungvögel genetisch von dem für sie sorgenden Männchen abstammten. Sheldon (2002) verweist jedoch darauf, dass sich anhand eines Vaterschaftsnachweises noch keine Aussagen darüber machen lassen, wie gewiss sich das entsprechende Männchen über seine Vaterschaft ist. Den definitiven, experimentellen Nachweis, dass die Gewissheit über die Vaterschaft mit dem Ausmaß der Fürsorge zusammenhängt, hält Sheldon (2002) deshalb für außerordentlich schwer. Auf weitere Fragen bezüglich des Zusammenhangs zwischen Vaterschaftsgewissheit und väterlichem Aufwand verweisen auch Houston & McNamara (2002).

Burley & Johnson (2002) nehmen an, dass Gewissheit über die Vaterschaft eine der

Grundvoraussetzungen für die evolutive Entstehung männlichen Fürsorgeverhaltens bei Vögeln ist. Da Vögel mit geringen Brutdichten möglicherweise eine relativ geringe Rate an Fremdvaterschaften aufweisen, ist davon auszugehen, dass die Männchen dieser Arten eine hohe Gewissheit über die Vaterschaft haben (Owens 2002). Møller & Birkhead (1993) und Owens (2002) gehen weiters davon aus, dass Männchen solcher Vogelarten aufgrund der schlechten Aussichten auf eine erneute Paarung bei geringen Brutdichten die Brut nicht verlassen und es somit im Sinne ihrer Fitness lohnend ist, dem Nachwuchs verstärktes Fürsorgeverhalten zukommen zu lassen. Diese Annahme könnte auch auf den Dreizehenspecht zutreffen. Die Siedlungsdichten des Dreizehenspechts sind im Allgemeinen sehr gering und werden sehr unterschiedlich zwischen 0,06 bis ca. 1,0 Brutpaaren pro 100 ha angegeben (Ruge & Weber 1974, Scherzinger 1982, Hess 1983, Pechacek 1995a). Die Angaben der Aktionsräume pro Brutpaar liegen zwischen 50 und 100 ha, teilweise sogar noch darüber (Bürkli et al. 1975, Scherzinger 1982, Hess 1983, Pechacek 1995a). Hieraus lässt sich eine geringere Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Fremdvaterschaften und somit eine relativ hohe Gewissheit des Dreizehenspechts über seine Vaterschaft ableiten, die in einem hohen väterlichen Aufwand bei der Versorgung des Nachwuchses zum Ausdruck kommt.

Um eine hohe Gewissheit über die Vaterschaft zu erlangen, haben Vögel verschiedene Verhaltensmechanismen entwickelt. Hierbei sind insbesondere häufige Kopulationen während der fertilen Phase sowie das Bewachen oder Begleiten der Weibchen zu dieser Zeit zu nennen (Krebs & Davies 1996). Inwiefern diese Mechanismen beim Dreizehenspecht von Bedeutung sind, lässt sich momentan nicht beantworten, da hierzu keine Daten vorliegen.

Nach Trivers (1972) konkurrieren die Individuen des Geschlechts, das den geringeren Aufwand bei der Jungenaufzucht hat, um Paarungsmöglichkeiten mit den Individuen des anderen Geschlechts. Sexuelle Selektion und Muster des Balzverhaltens stehen hiermit also in direktem Zusammenhang. Beim Dreizehenspecht wäre somit zu erwarten, dass sexuelle Selektion zu einem großen Teil vom Weibchen ausgeht. Michalek & Winkler (2001) konnten dies für den Bunt- und Mittelspecht bestätigen,

bei welchen die Männchen den größeren Anteil an der Brutpflege übernehmen. Sie interpretieren das Trommelverhalten der weiblichen Buntspechte bzw. die Rufe des Weibchens beim Mittelspecht als weibliches Balzverhalten. Auch weibliche Dreizehenspechte trommeln oft sehr intensiv und beteiligen sich an der Revierverteidigung (eigene Beobachtungen; Dorka, mündl.; Scherzinger 1982). Die von Michalek & Winkler (2001) für Bunt- und Mittelspecht vertretene Ansicht einer teilweisen Umkehr der Geschlechterrollen könnte somit auch für den Dreizehenspecht gelten.

Paarungssysteme bei Vögeln stehen ebenfalls häufig in direktem Zusammenhang mit der Form und Ausprägung des Brutpflegeverhaltens (Bezzel & Prinzing 1990, Krebs & Davies 1996). Auch wenn in zunehmendem Umfang polygame Paarungssysteme und Fremdkopulationen (extra-pair copulations) bei Vögeln erkannt werden, gilt Monogamie mit biparentaler Brutpflege weiterhin als vorherrschend bei Vögeln (Bezzel & Prinzing 1990, Krebs & Davies 1996, Burley & Johnson 2002, Lubjuhn 2005). Eine Erhöhung des Fortpflanzungserfolges in Kombination mit einem hohen elterlichen Fürsorgeinsatz gilt hierfür als wichtigste Voraussetzung (Wittenberg & Tilson 1980, Bezzel & Prinzing 1990, Krebs & Davies 1996, Burley & Johnson 2002). Nach Winkler et al. (1995) sind alle Spechte monogam. Das obligatorische Übernachten männlicher Spechte bei den Jungen in der Bruthöhle, das auch bei Dreizehenspechten festgestellt wurde (Ruge 1971), verhindert Polygynie (Winkler et al. 1995). Ein hoher männlicher Anteil am elterlichen Aufwand wie u. a. in der vorliegenden Untersuchung am Dreizehenspecht beobachtet wurde, gilt jedoch allgemein als eine Voraussetzung für Polyandrie (Bezzel & Prinzing 1990, Krebs & Davies 1996). Winkler et al. (1995) weisen die Möglichkeit des Auftretens klassischer Polyandrie bei Spechten zurück, da hier ein einzelner Altvogel (im Falle der Polyandrie das Männchen) eine Brut von Beginn der Nestlingszeit bis zum Ausfliegen alleine aufziehen müsste, was nach Ansicht der Autoren nicht möglich ist. Nur wenn die Jungvögel nicht mehr gehudert werden müssen, wäre dies unter Umständen möglich.

Während beim Bunt- und Mittelspecht bislang dieses monogame Schema bestätigt werden konnte (Michalek & Winkler 2001), wurde

in mehreren Untersuchungen am Kleinspecht *Picoides minor* Polyandrie nachgewiesen (Rossmannith 1999, Witkander et al. 2000). Ähnlich wie bei meinen Beobachtungen am Dreizehenspecht waren auch beim Kleinspecht die Fütterungsanteile beim Männchen deutlich höher als beim Weibchen. Witkander et al. (2000) stellten Polyandrie beim Kleinspecht vor allem dann fest, wenn in Populationen ein ungleiches Geschlechterverhältnis zugunsten der Männchen vorherrschte. Rossmannith (1999) bringt die Möglichkeit der Polyandrie beim Kleinspecht mit der starken Abnahme der Fütterungsaktivität des Weibchens in der letzten Nestlingsphase in Verbindung. Das Vorkommen klassischer Polyandrie wurde mittlerweile auch in zwei Fällen beim Dreizehenspecht nachgewiesen (Pechacek et al. 2006). Die Autoren gehen hier jedoch davon aus, dass es sich um Ausnahmefälle handelt, die durch schlechte Fürsorgeleistungen des ersten Männchens ausgelöst werden können.

Zusammenfassung

Die Beobachtungen zum Fürsorgeverhalten des Dreizehenspechts bei der Aufzucht seiner Jungen wurden im Oberallgäu (Bayern, Regierungsbezirk Schwaben) an drei Brutten in tot- und altholzreichen, autochthonen Fichtenwäldern der Hochmontan- bis Subalpinstufe durchgeführt. Nur an einer Brut konnten Daten über die gesamte Nestlingszeit erfasst werden. Längere Höhlenaufenthalte (> 1 Minute) wurden als besondere elterliche Fürsorge interpretiert (z.B. Hudern). Die Aufenthaltsdauer der Alttiere in der Höhle nahm im Verlauf der Nestlingszeit kontinuierlich ab. Fütterungsfrequenzen und Kotaustragungen nahmen hingegen mit dem Alter der Jungen allmählich zu. Lediglich in den letzten Nestlingstagen wurde ein Rückgang des Futtereintrags und des Kotaustrags beobachtet. Diese Veränderungen werden als Entwöhnungsphase interpretiert, in der die Jungen aus der Höhle gelockt und zu eigenständiger Futtersuche motiviert werden. Die Beobachtungen bestätigen frühere Annahmen, wonach das Männchen beim Dreizehenspecht einen deutlich höheren Fürsorgeanteil im Vergleich zum Weibchen übernimmt. Diese männlich dominierte Brutpflege wird als Voraussetzung für das Auftreten von Polyandrie ange-

sehen, was in jüngerer Zeit tatsächlich erstmals für den Dreizehenspecht nachgewiesen wurde (Pechacek et al. 2006).

Dank. Für die Unterstützung und Betreuung dieser Arbeit gilt unser Dank an erster Stelle Dr. Peter Pechacek, der mit zahlreichen nützlichen Hinweisen und Ratschlägen eine große Hilfe war. Dem Landesbund für Vogelschutz und hierbei vor allem Max Jakobus danken wir ebenfalls für die Unterstützung dieser Arbeit. Außerdem möchte sich der Erstautor besonders bei den vielen Menschen bedanken, die ihm während seiner Arbeit immer wieder mit Rat und Tat zur Seite standen.

Literatur

- Andris, K. & H. Kaiser (1995): Wiederansiedlung des Dreizehenspechtes (*Picoides tridactylus*) im Südschwarzwald. Naturschutz südl. Oberrhein 1: 3-10.
- Baierlein, F. (1996): Ökologie der Vögel: Physiologische Ökologie – Populationsbiologie – Vogelmenschen – Naturschutz. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Begon, M. E., J. L. Harper & C. R. Townsend (1998): Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Bezzel, E. & R. Prinzing (1990): Ornithologie. 2. Aufl. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.
- Bürkli, W., M. Juon & K. Ruge (1975): Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus*. 5. Beobachtungen zur Führungszeit und zur Größe des Aktionsgebietes. Ornithol. Beob. 72:23-28.
- Burley, N. T. & K. T. Johnson (2002): The evolution of avian parental care. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357: 241-250.
- Chabloz, V. & P. Wegmüller (1994): Nidification du Pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) dans le Jura vaudois (Suisse). Nos Oiseaux 42: 261-266.
- Gibbon, R. S. (1966): Observations on the behaviour of nesting Three-toed Woodpeckers, *Picoides tridactylus*, in Central New Brunswick. Canadian Field-Naturalist 80: 223-226.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1994): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 9, Columbiformes – Piciformes. 2. Aufl. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Hess, R. (1983): Verbreitung, Siedlungsdichte

- und Habitat des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus alpinus* im Kanton Schwyz. Ornithol. Beob. 80: 153-182.
- Hogstad, O. (1969): Observasjoner ved et Tretåspettreir. [Observations at a nest of Three-toed Woodpecker.] Sterna 8: 187-389.
- Houston, A. I. & J. M. McNamara (2002): A self-consistent approach to paternity and parental effort. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357: 351-362.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies (1996): Einführung in die Verhaltensökologie. 3. Aufl., Blackwell Wissenschaftsverlag, Berlin, Wien.
- Lanz, H. (1950): Vom Dreizehenspecht (*Picoides tridactylus alpinus* Brehm) und seinem Brutleben. Ornithol. Beob. 47: 137-141.
- Lubjuhn, T. (2005): Fremdgehen mit Folgen? – Kosten und Nutzen von Fremdkopulationen bei Vögeln. Vogelwarte 43: 3-13.
- Michalek, K. G. & H. Winkler (2001): Parental care and parentage in monogamous Great Spotted Woodpeckers (*Picoides major*) and Middle Spotted Woodpeckers (*Picoides medius*). Behaviour 138: 1259-1285.
- Møller, A. P. & T. R. Birkhead (1993): Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. Behav. Ecol. Sociobiol. 33: 261-268.
- Nur, N. (1984): Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. Oecologia 65: 125-137.
- Owens, I. P. F. (2002): Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357: 283-293.
- Pačenovský, S. (1999): Notes as to occurrence, breeding, quantity and habitat demands of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in the Slovenské rudohorie mountains in eastern Slovakia. Tichodroma 12, Supplementum 1:16-24.
- Pechacek, P. (1995a): Spechte (*Picidae*) im Nationalpark Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 31: 183 S.
- Pechacek, P. (1995b): Verhalten des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus* an der Bruthöhle in der Fütterungsphase der Nestlinge. Ornithol. Anz. 34:139-144.
- Pechacek, P. & Krištín, A. (1996): Zur Ernährung und Nahrungsökologie des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus* während der Nestlingsperiode. Ornithol. Beob. 93: 259-266.
- Pechacek, P. (2004): Spacing behavior of Eurasian Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in central Europe during the breeding season in Germany. The Auk 121: 58-67.
- Pechacek, P. & W. d'Oleir-Oltmanns (2004): Habitat use of the Three-toed Woodpecker in Central Europe during the breeding period. Conservation Biology 116: 333-341.
- Pechacek, P. & A. Kristin (2004): Comparative diets of adult and young Three-toed Woodpeckers in an European alpine community. Journal of Wildlife Management 68: 683-693.
- Pechacek, P., K. G. Michalek, H. Winkler & D. Blomqvist (2006): Classical polyandry found in the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. J. Ornithol. 147: 112-114.
- Rossmann, E. (1999): Brutbiologische Untersuchungen am Kleinspecht (*Picoides minor*). Diplomarbeit, J.-W.-Goethe-Universität, Frankfurt am Main.
- Ruge, K. (1971): Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus* L. 3. Beobachtungen während der Brutzeit. Ornithol. Beob. 68:109-124.
- Ruge, K. (1974): Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus*. 4. Brutbiologische und brutökologische Daten aus der Schweiz. Ornithol. Beob. 71:303-311.
- Ruge, K. & W. Weber (1974): Brutgebiet des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus* im Eisenerzer Raum, Steiermark. Ornithol. Anz. 13: 300-304.
- Scherzinger, W. (1982): Die Spechte im Nationalpark Bayerischer Wald. Schriftenr. Bayer. Staatsmin. f. Ernährung, Landwirtschaft, Forsten 9: 1-119.
- Sheldon, B. C. (2002): Relating paternity to paternal care. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357: 341-350.
- Trivers, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (eds.): Sexual selection and the descent of man. Aldine Press, Chicago: pp. 136-179.
- Weixler, K. (2004): Habitatstruktur und Nahungshabitatnutzung des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus alpinus* im Oberallgäu. Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten. 39 (2): 5-26.
- Winkler, H., Christie, A. & Nurney, D. (1995): Woodpeckers. A guide to the Woodpeckers, piculets and wrynecks of the world. Pica Press, East Sussex.

Witkander, U., O. Olsson & S. G. Nilsson (2000): Parental care and social mating system in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *J. Avian Biol.* 31: 447-456.

Wittenberg, J. F. & R. L. Tilson (1980): The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 197-232.

Woźniak, A. & T. D. Mazgajski (2002): Division of parental labour in the Great Spotted

Woodpecker. In: Pechacek, P. & W. d'Oleire (eds.): *International woodpecker symposium*. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 48: pp. 173-178.

Eingereicht am 7. November 2007

Revidierte Fassung eingereicht am

13. November 2007

Angenommen am 16. November 2007



Kilian Weixler, Jg. 1978; Dipl.-Biol., Studium an der Universität Ulm, seit 4 Jahren freiberuflicher Biologe, faunistische Kartierungen, Betreuer des Artenhilfsprogramms Steinadler im Allgäu, Ansprechpartner der AG Seltene Brutvögel in Bayern, Mitglied der Bayerischen Avifaunistischen Kommission; besondere Interessensgebiete: Spechte, Alpenornithologie, Avifaunistik.



Elisabeth K. V. Kalko, Jg. 1962; seit 2000 Leiterin des Instituts für Experimentelle Ökologie an der Universität Ulm, zudem „staff scientist“ am Smithsonian Tropical Research Institute in Panama, Forschungen zur Artenvielfalt von Wirbeltieren mit Schwerpunkt auf verhaltensökologischen und sinnesphysiologischen Untersuchungen; besondere Interessensgebiete: Fledermäuse, Ornithologie.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [46_2-3](#)

Autor(en)/Author(s): Weixler Kilian, Kalko Elisabeth K. V.

Artikel/Article: [Zum elterlichen Fürsorgeverhalten des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus alpinus* bei der Aufzucht seiner Jungen 89-103](#)