

Verhandlungen

der

Ornithologischen Gesellschaft in Bayern

Band 24 – Heft 6 (Oktober 1988)

Verh. orn. Ges. Bayern 24, 1988: 555–590

Untersuchungen zur Siedlungsdichte und Territorialbiologie freilebender Vögel bei zusätzlich verabreichtem Futter

Von **Martin Kraft***

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	556
2. Die Untersuchungsgebiete	557
2.1 Die Versuchsfläche	557
2.2 Die Kontrollfläche	557
3. Material und Methoden	558
3.1 Anbringen von Nistkästen zur Steigerung der Siedlungsdichte	558
3.2 Einrichtung eines maximalen Futterplatzes	558
3.3 Vogelfang und individuelle Markierung mit Farbringen	558
3.4 Brutvogelbestandsaufnahme um Untersuchungs- und Kontrollgebiet in den Jahren 1982, 1983 und 1984	559
3.5 Revierkartierung der Kohlmeise (<i>Parus major</i>) im Untersuchungsgebiet	559
4. Ergebnisse	559
4.1 Vergleich des Brutvogelbestandes zwischen dem Untersuchungs- und Kontrollgebiet	559
4.1.1 Bestandsvergleich aller Brutvogelarten in den Jahren 1982, 1983 und 1984	560
4.1.2 Vergleich der Revieranzahlen bei den wichtigsten Höhlenbrütern von 1980 bis 1984	560
4.2 Bestandsentwicklung ausgewählter Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1987	562
4.3 Die Revierstrukturen und deren Veränderungen bei der Kohlmeise (<i>Parus major</i>)	563
4.3.1 Die Territorien der Brutsaison 1982	563
4.3.2 Die Territorien der Brutsaison 1983	565
4.3.3 Die Territorien der Brutsaison 1984	565

* Dissertation in Zoologie, Universität Marburg

4.4	Revierstrukturen und Brutplätze anderer Höhlenbrüter	567
4.5	Beobachtungen zum Territorialverhalten bei der Kohlmeise (<i>Parus major</i>) in den Jahren 1982, 1983 und 1984	569
4.5.1	Tageszeitliche und monatliche Gesangesaktivitäten	569
4.5.2	Intra- und interspezifische Interaktionen innerhalb der Territorien	571
4.6	Beobachtungen an der Futterstelle	572
4.6.1	Präsenz der einzelnen Vogelarten am Futterhaus	572
4.6.2	Monatliche Anflugszahlen und Prozentanteil markierter juveniler und adulter Kohlmeisen am Futterplatz	573
4.6.3	Aktivitätsregistrierung durch eine frequenzmodulierte Infrarotlichtschranke	573
4.6.4	Durchschnittlicher Futterverbrauch pro Tag	574
4.6.5	Konkurrenz und Rangordnung am Futterplatz	575
4.6.5.1	Intra- und interspezifisches Konkurrenzverhalten	576
4.6.5.2	Intra- und interspezifische Rangordnungshierarchie	576
5.	Diskussion	579
	Zusammenfassung	584
	Summary	586
	Literatur	587

1 Einleitung

In zahlreichen Untersuchungen wurden positive Korrelationen zwischen nutzbarem Nahrungsangebot und der Populationsgröße bei Vögeln gefunden (NICE 1933, HOWARD 1935, KLUYVER 1951, HINDE 1952, LACK 1954, 1955, 1964, 1966, TINBERGEN 1957, GIBB 1960, NEWTON et al. 1977, GRANT & GRANT 1980, SMITH et al. 1980, REMMERT 1980 u. a.).

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Bedeutung eines maximalen Nahrungsangebotes für die Siedlungsdichte und Territorialbiologie bei freilebenden Vögeln analysiert. Aufgrund der speziellen Ethologie und Ökologie erwiesen sich die Untersuchungen an der Kohlmeise *Parus major* als die aufschlußreichsten.

Versuche über die Wirkung von zusätzlich verabreichtem Futter auf die Populationsbiologie wurden im wesentlichen an Säugetieren (e. g. KREBS & DELONG 1965, ELLENBERG 1974, GILBERT & KREBS 1981, TAITT & KREBS 1981 und 1983, TAITT 1981, TAITT et al. 1981, SULLIVAN et al. 1983) und an Vögeln (BÄHRMANN 1937, BERNDT 1941, KREBS 1971, KÄLLANDER 1974, 1981, YOM-TOV 1974, ELZANOWSKI 1979, VAN BALEN 1980, BRÖMSEN & JANSSON 1980, SMITH et al. 1980, JANSSON, EKMAN & BRÖMSEN 1981, WIEHE 1981, ENOKSSON & NILSSON 1983, KRAFT 1983 und 1986, SCHMIDT & WOLFF 1985) durchgeführt.

Weitaus die meisten Untersuchungen bei Vögeln wurden im Winter vor oder nach der Brutsaison gemacht. Ganzjährige Zusatzfütterungen waren hingegen selten.

In der vorliegenden Untersuchung wurden freilebende Vögel über mehrere Jahre hinweg mit zusätzlicher Nahrung versorgt. Zur Analyse der Bedeutung des ganzjährig maximalen Nahrungsangebotes waren folgende Fragen von Interesse:

- gibt es eine ansteigende Populationsdichte?
- kommt es zu parallelen Populationsschwankungen in beiden Untersuchungsgebieten oder entfallen natürliche Schwankungen im Gebiet mit Zusatzfutter?
- treten Veränderungen der Revierstrukturen ein?
- führt es zu Konzentrationen an der Futterstelle?

- werden die täglichen und monatlichen Gesangesaktivitäten beeinflusst?
- verändert sich das Territorialverhalten im intra- und interspezifischen Bereich?
welche Tierarten machen vom Zusatzfutter Gebrauch?
- wie ist die jährliche Präsenz der einzelnen Vogelarten am Futterhaus?
- welche Anflugszahlen markierter Individuen werden registriert?
- wird die tageszeitliche oder monatliche Aktivität der freilebenden Vögel durch das zusätzliche Futter beeinflusst?
- wie sehen die Aktivitätsspektren am Futterplatz aus?
- zu welcher Jahreszeit ist der tägliche Futterverbrauch am höchsten?
- gibt es intra- oder interspezifische Konkurrenz um die Zusatzressource?
- werden am Futterhaus Rangordnungen ausgebildet?
- bewirkt das maximale Nahrungsangebot Veränderungen in der Brutbiologie und Populationsdynamik?

2 Die Untersuchungsgebiete

2.1 Die Versuchsfläche

Sie befindet sich in der Nähe des Fachbereiches Biologie der Philipps-Universität Marburg/Lahnberge, der zugleich die nordöstliche Grenze des Gebietes darstellt.

Im Westen und Südwesten wird die Versuchsfläche vom Botanischen Garten, im Süden und Südosten von einem Buchenhochwald, im Osten von einem Eichen-Buchen-Mischwald mit eingestreuten Fichten und Kiefern, begrenzt. Im Norden schließen sich Freiflächen mit einzelnen Büschen und Bäumen sowie ein Fichtenwäldchen an. Im Zentrum des Gebietes befindet sich ein relikartiges Eichen-Mischwäldchen mit einem hohen Tot- und Jungholzanteil sowie reichem Unterwuchs. Viele Eichen und Buchen sind aufgrund des unmittelbaren Einwirkens der Sonne stark geschädigt, denn sie befanden sich ursprünglich in einem geschlossenen Bestand. Einzelne Bäume sind vollkommen abgestorben. Das Alter der Bäume reicht bis ca. 200 Jahre. Weiterhin finden sich Fichtenschonungen unterschiedlichen Alters sowie künstlich angelegte Teiche im Gebiet. An manchen Stellen treten Staunässeböden mit feuchtigkeitsanzeigenden Pflanzen auf.

Geologisch stockt die Versuchsfläche auf Mittlerem Buntsandstein, dazwischen treten stark zersetzte Röttschichten (= Oberer Buntsandstein) zwischen Verwerfungen in die Konglomeratzone des Mittleren Buntsandsteins eingesunkenen Scholle auf (KAYSER 1913, HUCKRIEDE mündl.).

Die Gebietsgröße beträgt etwa 19 ha, die mittlere Höhe über dem Meeresspiegel ca. 300 m.

2.2 Die Kontrollfläche

Als Vergleichsgebiet wurde eine ebenfalls ca. 19 ha große Fläche auf den Marburger Lahnbergen ausgewählt. Das Gebiet befindet sich zwischen dem Kaiser-Wilhelm-Turm (Spiegelslust) und dem Neuen Klinikum. Die mittlere Höhe über dem Meeresspiegel beträgt ca. 330 m. Im wesentlichen ist das Gebiet durch einen geschlossenen Buchen-Eichen-Mischwald mit eingestreuten Fichten gekennzeichnet. Der Buchenaltholzanteil überwiegt, während alte Eichen seltener auftreten. Auch hier finden sich an manchen Stellen Staunässeböden mit ihrer begleitenden Flora. Kleinere Wasserflächen befinden sich im Westen des Gebietes. Wegen des ziemlich geschlossenen Baumbestandes treten keine Sonnenbrandschäden auf, auch ist der Unterwuchs nicht sehr ausgeprägt. Die Herbststürme 1984 haben jedoch einige Lichtungen entstehen lassen, so daß künftig mit üppigerem Unterwuchs zu rechnen ist. Geologisch stockt das Kontrollgebiet ebenfalls auf Buntsandstein.

Eine zusätzliche Fütterung wurde hier nicht durchgeführt.

3 Material und Methoden

3.1 Anbringen von Nistkästen zur Steigerung der Siedlungsdichte

Um die Siedlungsdichte nicht allzu sehr zu steigern bzw. einigermaßen natürliche Verhältnisse zu gewährleisten, wurden nur wenige Holz- und Holzbetonnistkästen aufgehängt. Im Untersuchungsgebiet befanden sich 1982 18 (vgl. KRAFT 1983), 1983 und 1984 je 29, im Kontrollgebiet 1983 und 1984 je 21 Nistkästen. Im Jahr 1983 befanden sich im Kontrollgebiet anfangs ebenfalls 29 Nistkästen, von denen jedoch 8 gestohlen bzw. zerstört wurden.

Die Nistkästen wurden sowohl freischwebend in 2 bis 5 m Höhe, als auch direkt am Stamm in 1,8 bis 2,5 m Höhe angebracht. Der Fluglochdurchmesser beträgt 28 bis 32 mm, die Öffnung des Einflugloches weist nach Nordosten, Osten und Südosten. Die Nistkästen wurden durchgehend nummeriert.

3.2 Einrichtung eines maximalen Futterplatzes

Im März 1982 wurde im Zentrum des Untersuchungsgebietes eine Futterstelle für Vögel eingerichtet. Ein im Winter 1981/82 aufgehängter Futterautomat, der nur wenig Vögel anlockte, wurde entfernt. Um den genauen Einzugsbereich der den Futterplatz besuchenden Vögel exakt feststellen zu können, wurde nur ein Futterhaus aufgestellt. Diese zentrale Futterstelle sollte einen natürlichen „Nahrungsfleck“ simulieren (vgl. WIEHE 1981). Sie war entscheidender Ausgangspunkt für alle Untersuchungen.

Das Futterhaus

Auf einem etwa 1,20 m hohen Holzpfosten wurde ein Futterhaus mit den Maßen 60×45×45 cm, Giebel 60 cm, installiert. Das Dach wurde so konstruiert, daß immer noch gute Beobachtungsmöglichkeiten gegeben waren. Da das Futterhaus genau in der Mitte des Pfostens befestigt ist und an den Seiten übersteht, sind die Vögel vor Katzen, Mäusen und anderen Kleinsäugetern sicher. Zusätzlich zu den visuellen Beobachtungen am Futterhaus wurden von Juni bis August 1984 Aktivitätsmessungen mit einer frequenzmodulierten Infrarotlichtschranke durchgeführt.

Verabreichtes Futter

Das ganzjährig dargebotene Futter bestand aus folgenden Komponenten: Sonnenblumenkerne, fester Rindertalg, Mehlkäferlarven und einer Fettfuttermischung, bestehend aus 30% Pflanzenfett, 10% Rindertalg, 30% Weizenkleie und Haferflocken, 10% Magerquark oder Joghurt, 10% Rosinen, 5% Hasel- oder Erdnüsse und 5% rohem Ei.

Sonnenblumenkerne und Fettfuttermischung wurden während des ganzen Jahres, fester Rindertalg nur im Winter, Mehlkäferlarven nur im Sommer angeboten. Die Fettfuttermischung erwies sich als besondere Lieblingsspeise (vgl. LÖHRL 1981).

Um Nahrungslücken zu vermeiden, wurde der Futterverbrauch ständig kontrolliert und bei Bedarf aufgefüllt.

3.3 Vogelfang und individuelle Markierung mit Farbringen

Zum Fang der Vögel wurden pro Saison jeweils 3 Japannetze von 6 bis 9 m Länge und ca. 2,50 m Höhe benutzt. Eine dreiecksförmige Anordnung der Netze nahe des Futterhauses erwies sich bezüglich des Vogelfanges als äußerst effektiv. Die lichtabsorbierenden Japannetze werden in der Regel nicht von den Vögeln gesehen, wobei sie sich anschließend im Netz verheddern.

Um die gefangenen Vögel nach ihrer Freilassung individuell unterscheiden zu können, ist die Verwendung von farbigen Zellhornringen unentbehrlich.

Es wurden im wesentlichen englische Farbringe verwendet und beim Umgang mit diesen den Empfehlungen von SCHÜZ (1948), SUNKEL (1961, 1971) und BUB & OELKE (1980), Folge geleistet.

Nach einem bestimmtem Kombinationssystem wurden im Untersuchungsgebiet insgesamt 594, im Kontrollgebiet 73 Vögel (Jungvögel z. T. in den Nistkästen) farblich markiert.

Auf die Verwendung von Metallringen wurde verzichtet. Die Populationsuntersuchungen wurden in der Hauptsache an der Kohlmeise *Parus major* durchgeführt.

Mit einem Spektiv 30×75 und einem Fernglas 10×50 konnten die Farbringkombinationen innerhalb der Reviere und am Futterplatz problemlos abgelesen werden.

3.4 Brutvogelbestandsaufnahme im Untersuchungs- und Kontrollgebiet in den Jahren 1982, 1983 und 1984

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, den genauen Vogelbestand eines Gebietes zu erfassen. Aufgrund der enormen Mobilität der Vögel ist dies jedoch oft eine schwierige Aufgabe.

PETERS (1965) teilt die quantitative Bestandserfassung in drei Typen ein: Die Nestzählung, die Zählung singender Männchen und die Linientaxierung. Die von SCHIERMANN (1930) eingeführte Nestzählung gilt dabei als die exakteste Methode.

Aus Zeitgründen habe ich mich auf die Kontrolle singender Männchen beschränkt (vgl. DIERCKSEN & HÖNER 1963, PUCHSTEIN 1970, WAGNER 1975), wobei darauf zu achten war, daß nicht alle, durch die gesamte Brutsaison hindurch singenden Männchen, auch verpaart sind.

In der Hauptbrutsaison wurden frühmorgens ca. 15, mittags 8 und abends 10–12 Kontrollgänge durchgeführt.

Singende Männchen, die auch nach letztem Kontrollieren noch anwesend waren, galten als feste Revierinhaber und wurden als solche registriert. Die Anzahl der Reviere einer Art wurde nach Abschluß einer jeden Brutsaison auf 10 ha berechnet (= Abundanz).

Neben den singenden Männchen wurden alle revieranzeigenden Merkmale (Kämpfe, Kopulationen, futtertragende Tiere, Nestfunde usw.) ermittelt. Hinzu kamen regelmäßige Kontrollen der Nistkästen.

Somit war die Siedlungsdichte der Vögel einigermaßen genau zu bestimmen.

3.5 Revierkartierung der Kohlmeise *Parus major* im Untersuchungsgebiet

Von Januar bis Ende April wurden alle markanten Gesangeswarten beringter Kohlmeismännchen auf eine großmaßstäbliche Karte (1:2000) eingetragen. Die äußeren Singwarten (Bäume, Büsche, Pfosten usw.) wurden miteinander verbunden und ergaben so die Umgrenzung eines jeweiligen Reviers. Hierdurch war es möglich, genaue Revierstrukturen, intra- und interspezifische Überlappungen und Flächengrößen zu ermitteln. Bei diesen Untersuchungen zeigte sich die große Flexibilität der Kohlmeisenreviere, die meist erst nach fester Partnerbindung stabil werden (vgl. HINDE 1952, 1958).

4. Ergebnisse

4.1 Vergleich des Brutvogelbestandes zwischen dem Untersuchungs- und Kontrollgebiet

Der Vergleich des Brutvogelbestandes beider Gebiete (im Kontrollgebiet kein Zusatzfutter), machte eine exaktere Beurteilung der Auswirkungen des ganzjährig bestehenden künstlichen Nahrungsangebotes auf den Vogelbestand des Untersu-

chungsgebietes möglich. Alle Vogelarten wurden in ihrer Häufigkeit (Abundanz) miteinander verglichen.

4.1.1 Bestandsvergleich aller Brutvogelarten in den Jahren 1982, 1983 und 1984

Im Untersuchungsgebiet brüteten 1982 44 Vogelarten mit 104 Revieren, 1983 59 Arten mit 220 Revieren und 1984 waren es bereits 257 Reviere bei 53 Arten. Die Abundanz erreichte 1984 mit 135,26 Revieren pro 10 ha einen hohen Wert. Im Kontrollgebiet veränderte sich die Artenzahl von 1982 nach 1983 überhaupt nicht (in beiden Jahren brüteten 41 Arten) und die Revierzahl aller Arten stieg von 143 auf 155 Reviere nur leicht an. Ein deutlicherer Anstieg war von 1983 nach 1984 zu verzeichnen. In diesem Jahr brüteten 46 Arten mit insgesamt 180 Revieren. Dies waren genau 77 Reviere weniger als im selben Jahr im Untersuchungsgebiet. Im Kontrollgebiet betrug der effektive Anstieg der Revierzahlen von 1982 bis 1984 insgesamt 37 Reviere, während er in derselben Zeit im Untersuchungsgebiet mit Zusatzfutter immerhin 153 Reviere ausmachte. Noch deutlicher werden die Veränderungen, wenn man sich die Bestandsentwicklung der Höhlen- und Freibrüter vor Augen hält, die regelmäßig von der Zusatzfutterstelle Gebrauch machten (vgl. Tabelle 1).

4.1.2 Vergleich der Revieranzahlen bei den wichtigsten Höhlen- und Freibrütern von 1980 bis 1984

Es wurden nur die Reviere der Arten berücksichtigt, die mehr oder weniger regelmäßig an der Futterstelle im Untersuchungsgebiet erschienen. Der maximale Futterplatz wurde erst im März 1982 eingerichtet, obwohl in der Tabelle 1 auch Daten von 1980 und 1981 erscheinen. Diese sind auf regelmäßige Revierkartierungen im selben Gebiet und im Kontrollgebiet zurückzuführen. So wird die Bedeutung der Zusatzfutterstelle auf die Populationsdynamik der Vögel im Untersuchungsgebiet noch deutlicher und ermöglicht darüber hinaus auch einen besseren Vergleich zu den Daten der Kontrollfläche, wo niemals zugefüttert wurde.

Erläuterungen zu Tabelle 1

Beim Vergleich dieser Daten fällt der starke Anstieg der Revieranzahlen und Abundanzen im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1984 sofort ins Auge. Auffallend war der Einbruch im Jahre 1981 in beiden Gebieten. Dies war auf die nassen Witterungsverhältnisse im Frühjahr desselben Jahres zurückzuführen. Anfänglich siedelten zwar viel mehr Arten, die aufgrund der schlechten Witterung und dem einhergehenden Mangel an Nahrung nicht zur Brut schritten. Schlechtes Wetter bedingt oft infertile Eier oder tote Embryonen (vgl. HOWARD 1935). Bei der Kohlmeise *Parus major* wirkt sich ein unzureichendes Insektenangebot negativ auf den Bruterfolg aus (vgl. SCHMIDT & STEINBACH 1983). Die zusätzliche Fütterung begann erst im März 1982, so daß diese sich nicht bei allen relevanten Arten auswirken konnte. Bei der Kohlmeise verdoppelte sich der Bestand im Untersuchungsgebiet, aber auch im Kontrollgebiet stieg er um 3 Brutpaare an. Die Unterschiede in der Populationsentwicklung in beiden Gebieten werden am ehesten deutlich, wenn man die Jahre 1982 bis 1984 betrachtet. Hier schien sich die zusätzliche Fütterung positiv auf den Brutbestand aller relevanten Höhlenbrüter, aber auch auf den Bestand von Grünling *Carduelis chloris*, Kernbeißer *Coccothraustes coccothraustes* und Eichelhäher *Garrulus glandarius* auszuwirken. Drastisch stieg die Siedlungsdichte bei der Kohlmeise. Brüteten 1980 nur 5 Paare, so waren es 1984 bereits 29, während der Bestand im Kontrollgebiet von 10 Paaren im Jahr 1980 auf nur 12 Paare im Jahr 1984 anstieg, von 1983 auf 1984 sogar um 1 Paar zurückging.

Tabelle 1: Revieranzahlen der wichtigsten Höhlen- und Freibrüter. – *Number of territories of the most important hole and open nesting birds.*

	Untersuchungsgebiet / study site					Kontrollgebiet / control site				
	1980	1981	1982	1983	1984	1980	1981	1982	1983	1984
<i>Picus canus</i>	1	1	1	2	2	–	–	–	–	–
<i>Picoides major</i>	1	–	1	1	6	1	–	1	1	1
<i>Parus ater</i>	7	1	3	8	8	9	4	8	9	8
<i>Parus major</i>	5	3	6	22	29	10	5	8	13	12
<i>Parus caeruleus</i>	3	3	2	5	6	4	3	2	3	4
<i>Parus palustris</i>	2	–	1	3	4	1	–	1	1	1
<i>Parus montanus</i>	1	–	1	1	1	1	–	–	–	1
<i>Sitta europaea</i>	1	1	2	2	3	4	2	2	4	2
<i>Passer domesticus</i>	5	2	4	6	9	5	2	4	2	6
<i>Passer montanus</i>	–	1	–	9	11	–	–	–	–	–
<i>Sturnus vulgaris</i>	3	1	3	5	6	1	–	1	–	1
<i>Carduelis chloris</i>	1	1	1	2	6	1	–	–	–	1
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	1	1	1	2	3	2	1	2	2	2
<i>Garrulus glandarius</i>	1	1	1	2	4	1	–	–	–	1
<i>Corvus c. corone</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Summe Arten	13	11	13	14	15	12	6	9	8	12
Summe Reviere	32	16	27	70	99	40	17	29	35	40
Abundanz	16,84	8,42	14,21	36,84	52,11	21,05	8,95	15,26	18,42	21,05

Ebenso deutlich war der Siedlungsdichteanstieg beim Feldsperling *Passer montanus*, der im Winter 1982/83 regelmäßig an die Futterstelle kam und im darauf folgenden Frühjahr bereits mit 9 Paaren siedelte, 1980 und 1982 hingegen völlig fehlte, nur 1981 kam ein Brutpaar vor, und dies, obwohl genügend natürliche Bruthöhlen und einige Nistkästen zur Verfügung standen (vgl. WILHELMI 1982).

4.2 Bestandsentwicklung ausgewählter Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1987

Über einen Zeitraum von 8 Jahren wurden die Veränderungen im Brutvogelbestand ausgewählter Höhlenbrüter untersucht. Auch hierbei ist zu beachten, daß die ganzjährige Fütterung im März 1982 begann und gegenwärtig noch durchgeführt wird. Ein Vergleich zum Kontrollgebiet (vgl. Tabelle 1) ist nur bis 1984 möglich gewesen, da danach dort keine Revierkartierungen mehr durchgeführt wurden.

Bei den Untersuchungen im Gebiet mit Zusatzfutter wurden nach 1984 die Höhlenbrüterarten berücksichtigt, die auch in Tabelle 1 aufgeführt sind. Diese Arten machten bis dato regelmäßig Gebrauch vom zusätzlich verabreichten Futter. In Tabelle 2 werden die Bestandsveränderungen dieser Arten von 1980 bis 1987 angegeben:

Tabelle 2: Revieranzahlen ausgewählter Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1987. – *Number of territories of selected hole nesters in the study area.*

	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
<i>Picus canus</i>	1	1	1	2	2	1	1	2
<i>Picoides major</i>	1	–	1	1	6	6	5	5
<i>Parus ater</i>	7	1	3	8	8	7	3	3
<i>Parus major</i>	5	3	6	22	29	31	25	24
<i>Parus caeruleus</i>	3	3	2	5	6	7	4	8
<i>Parus palustris</i>	2	–	1	3	4	2	2	1
<i>Parus montanus</i>	1	–	1	1	1	–	–	1
<i>Sitta europaea</i>	1	1	2	2	3	1	2	4
<i>Passer domesticus</i>	5	2	4	6	9	5	5	5
<i>Passer montanus</i>	–	1	–	9	11	11	8	7
<i>Sturnus vulgaris</i>	3	1	3	5	6	7	7	8
Summe Arten	10	8	10	11	11	10	10	11
Summe Reviere	29	13	24	64	85	78	62	68
Abundanz	15,26	6,84	12,63	33,68	44,74	41,05	32,63	35,79

Erläuterungen zu Tabelle 2

Die hier ausgewählten Arten finden sich auch in Tabelle 1 bis zum Jahr 1984. Interessant sind demnach die Werte nach 1984 bis incl. 1987. Es zeigte sich, daß trotz regelmäßiger Zusatzfütterung die Abundanz aller Höhlenbrüterarten nicht weiter gesteigert werden konnte. Dennoch liegt der Wert des Jahres 1987 noch etwas über dem von 1983, in dem sich die Fütterung erstmals sehr deutlich bemerkbar machte.

Ziemlich konstante Verhältnisse ergeben sich bei Grau- *Picus canus* und Buntspecht *Picoides major* sowie bei Weidenmeise *Parus montanus* und Haussperling *Passer domesticus*. Deutliche Schwankungen ergeben sich bei der Blaumeise *Parus caeruleus*, die im Jahr 1987 mit 8 Revieren ihren bisher höchsten Wert erreicht. Rückläufig sind die Bestandszahlen bei Tannen- *Parus ater* und Sumpfmeise *P. palustris* sowie bei der Kohlmeise, wobei diese Art noch bis 1985 einen Dichteanstieg verzeichnete. Beim Feldsperling liegen die Verhältnisse ähnlich, während beim Kleiber *Sitta europaea* und beim Star *Sturnus vulgaris* wiederum ein Bestandsanstieg in den letzten Jahren zu verzeichnen ist.

Offensichtlich spielen Nistplatzkonkurrenz oder die Regulation der Dichte durch Feinde (Pub. in Vorber.) eine reduzierende Rolle bei der Gesamtdichte.

4.3 Die Revierstrukturen und deren Veränderungen bei der Kohlmeise

Im allgemeinen sichern Reviere den Vögeln Nahrung und Unterschlupf, erleichtern die Paarbildung, vermeiden meist Störungen durch Artgenossen und andere Arten, und letztlich gewähren Reviere eine günstige Verteilung der Brutvögel einer Population im Wohnareal.

Die Reviere der Kohlmeisen sind am ehesten mit denen der Goldammer *Emberiza citrinella* zu vergleichen (HINDE 1952). Sie sind im allgemeinen 2 bis 3 ha groß; in günstigen Habitaten können sie jedoch 0,5 ha und noch kleiner sein (KLUYVER 1951). Es sind selbst Fälle bekannt geworden, in denen mehrere Kohlmeisen im selben Baum nisteten (LÖHRL mündl.).

Wie instabil und flexibel die Reviere sind, zeigten die Untersuchungen von März bis Anfang Mai im Jahre 1982 und von Januar bis Mitte April in den Jahren 1983 und 1984.

Revierverschiebungen können aber auch unter natürlichen Bedingungen stattfinden (HINDE 1952).

4.3.1 Die Territorien der Brutsaison 1982

In den Abbildungen 1 bis 3 sind die Revierstrukturen von 4 Kohlmeisenmännchen dargestellt.

Abb. 1 zeigt die Reviersituation Ende März, Abb. 2 Mitte April und Abb. 3 Anfang Mai.

Es wurden folgende Reviergrößen ermittelt (Abb. 1): Km = Kohlmeise (*Parus major*)

Km Nr. 4 = 0,80 ha

Km Nr. 6 = 0,75 ha

Km Nr. 7 = 0,74 ha

Km Nr. 11 = 0,74 ha

Auffallend war die annähernd gleiche Größe, aber völlig verschiedene Struktur der Reviere. Der Beginn einer Ausdehnung in Richtung Futterstelle war hier schon erkenntlich.

Mitte April (Abb. 2) lagen die Reviergrößen bei: Km Nr. 4 = 0,79 ha, Km Nr. 6 = 0,82 ha, Km Nr. 7 = 0,60 ha und Km Nr. 11 = 0,52 ha.

Bei 3 Kohlmeisen nahm die Reviergröße etwas ab, nur bei Kohlmeise Nr. 6 war eine leichte Vergrößerung der Fläche zu verzeichnen. Die Ausdehnung der Reviere in Rich-

tung Futterstelle war bei Km Nr. 4 und 11 am deutlichsten. Außerdem trat bei allen Revieren eine auffallende Strukturveränderung ein. Anfang Mai konnten folgende Reviergrößen festgestellt werden:

Km Nr. 4 = 0,7 ha

Km Nr. 6 = 0,63 ha

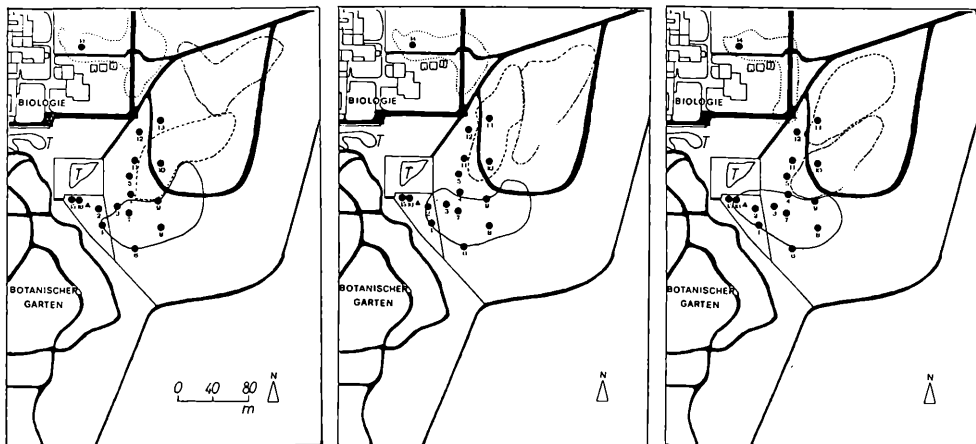
Km Nr. 7 = 0,8 ha

Km Nr. 11 = 0,47 ha

Mit Bebrütung der ersten Eier blieben die Reviere für wenige Tage ziemlich konstant (vgl. auch HINDE 1952). Vier wichtige Aspekte fallen auf:

1. Fast alle Reviere hatten in ihrer Größe abgenommen
2. Es erfolgte eine mehr oder minder deutliche Ausrichtung zur Futterstelle
3. Bei Km Nr. 4 wurde die Futterstelle in deren Revier miteinbezogen
4. Es erfolgte ein annähernder Revieraustausch bei Km Nr. 6 und 7, wobei Km Nr. 7 sogar den Höhlenbaum von Km Nr. 6 übernahm!

Möglicherweise spielte hier direktes menschliches Einwirken eine Rolle. Das Weibchen von Km Nr. 7 hatte in Nistkasten Nr. 10 bereits Eier abgelegt, mußte diesen Nistkasten aber aufgrund zu starker Störungen durch Menschen aufgeben (vgl. hierzu WIEHE 1973).



Legende zu den Abbildungen 1 bis 3:

Reviere der Kohlmeisen (*Parus major*) im Jahr 1982 / *Great Tit territories 1982*

T = Teich / pond

Schwarzes Dreieck = Futterstelle / feeder

Schwarzer Punkt und Zahl = numerierter Nistkasten / nesting box

————— = Revier von Km Nr. 4 (Brut in Kasten Nr. 8)

- - - - - = Revier von Km Nr. 6 (Brut in Kasten Nr. 9)

..... = Revier von Km Nr. 7 (Brut in Naturhöhle)

- · - · - = Revier von Km Nr. 11 (Brut in Kasten Nr. 14)

(weitere Erläuterungen s. Pkt. 3.1)

Alle nahe der Futterstelle brütenden Kohlmeisen, aber auch weiter entfernt nistende, mußten pro Aufsuchen des Futterhäuschens mindestens 1 Revier zweimal durchfliegen, ohne auf nennenswerte Aggressionen zu stoßen. Eine totale Auflösung der Reviergrenzen, wie sie WIEHE (1981) bei ganzjährig angebotenen Futter bereits nach Ablage der ersten Eier beobachten konnte, erfolgte zumindest während der Saison 1982 noch nicht.

4.3.2 Die Territorien der Brutzeit 1983

Exakte Revierstrukturkontrollen wurden bereits Ende Januar/Anfang Februar (Abb. 4 und 7) sowie Ende Februar/Anfang März (Abb. 5 und 8) und Ende März bis Mitte April (Abb. 6 und 9) durchgeführt.

Schon im Januar kam es zu ausgeprägten Revierüberlappungen von Km Nr. 64 und Nr. 21 (Abb. 4).

Beide hatten die Futterstelle in ihre Reviere miteinbezogen.

Es wurden folgende Reviergrößen ermittelt: Km Nr. 64 = 0,29 ha, Km Nr. 28 = 0,51 ha und Km Nr. 21 = 0,25 ha. Diese Reviere waren nicht nur durch ihre relativ geringe Größe, sondern auch durch ihre starke Ausrichtung zur Futterstelle gekennzeichnet.

Ende Februar/Anfang März (Abb. 5) zeigten sich geringfügige Veränderungen der Reviergrenzen und -größen. Im Bereich der Futterstelle kam es immer noch zur Überlappung der Territorien von Km Nr. 64 und Nr. 21.

Ende März bis ca. Mitte April (Abb. 6) veränderten sich die Revierstrukturen nur wenig. Km Nr. 28 dehnte ihr Revier in Richtung Futterplatz aus und überlappte sich dabei mit dem Territorium von Km Nr. 21. Letzteres Revier überlagerte sich aber immer noch mit dem von Km Nr. 64. Bemerkenswert war dabei die Überlappung nahe der Futterstelle.

In dieser Konstellation blieben die Territorien bis etwa Ende April ziemlich konstant, während die Reviergrößen eine mehr oder minder starke Flächenabnahme zeigten: Km Nr. 64 = 0,19 ha, Km Nr. 28 = 0,47 ha, Km Nr. 21 = 0,23 ha.

Die Abbildungen 7 bis 9 zeigen die Revierstrukturen weiterer Kohlmeisen.

Auch hier traten bereits im Januar die ersten intraspezifischen Revierüberlappungen auf (Abb. 7).

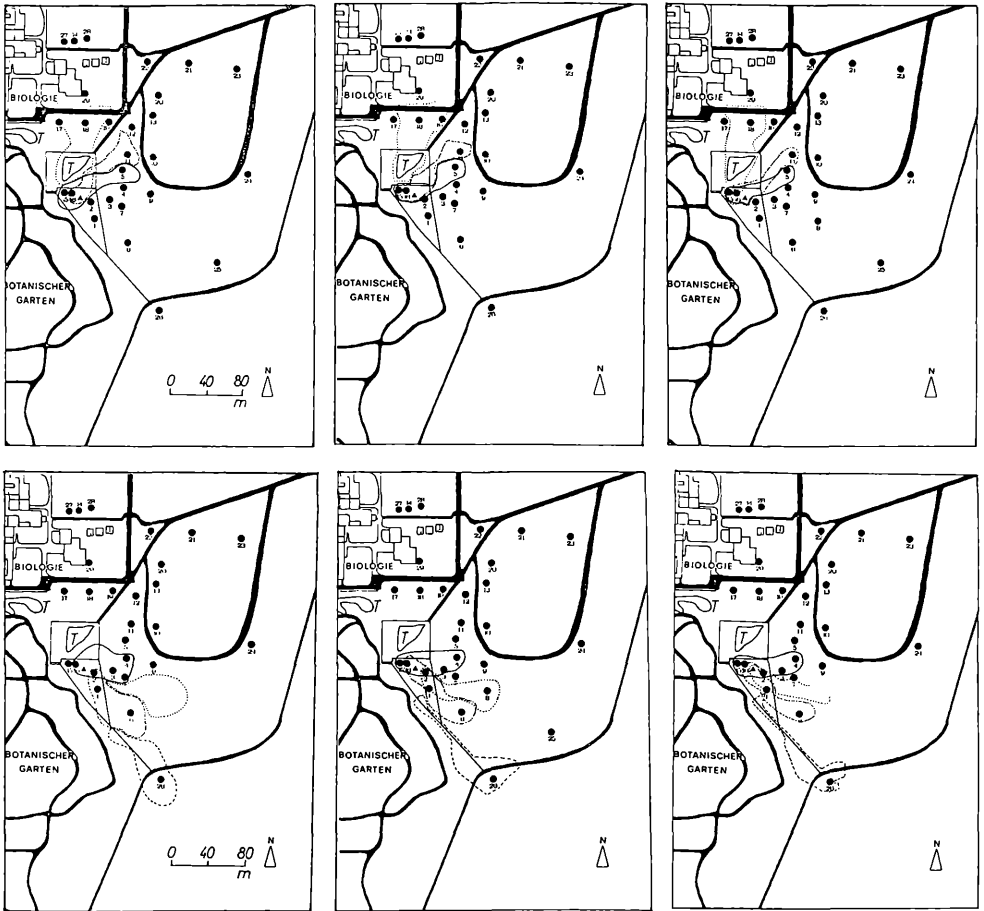
Ende Februar/Anfang März (Abb. 8) überlagerten sich nahe der Futterstelle mit den bereits beschriebenen von Kohlmeise Nr. 21 und Nr. 64 insgesamt 5 Reviere.

Bis kurz vor Ablage der ersten Eier veränderten sich die Reviergrenzen nur wenig; es blieb zum einen bei den innerartigen Überlappungen, zum anderen bei einer deutlichen Ausrichtung zum Futterplatz mit einhergehender Größenabnahme (Abb. 9).

4.3.3 Die Territorien der Brutzeit 1984

In diesem Jahr wurden die genauen Revierstrukturkontrollen ebenso wie im Vorjahr im Januar/Februar (Abb. 10 und 12) und im Februar/März (Abb. 11 und 13) durchgeführt.

Eine spätere Kontrolle erübrigte sich, weil bereits ab Mitte März eine Auflösung einzelner Strukturen zu verzeichnen war, die schließlich Anfang April zur völligen Eliminierung der Reviergrenzen (zumindest bei den nahe der Futterstelle nistenden



Legende zu den Abbildungen 4 bis 9:

Reviere der Kohlmeisen (*Parus major*) im Jahr 1983 / *Great Tit territories 1983* (cf. figs 1–3)

T = Teich / pond

Schwarzes Dreieck = Futterstelle / feeder

Schwarzer Punkt und Zahl = numerierter Nistkasten / nesting box

Abb. 4 bis 6: ————— = Km Nr. 64 (Brut in Kasten Nr. 5)
 - - - - - = Km Nr. 21 (Brut in Kasten Nr. 11)
 = Km Nr. 28 (Brut in Kasten Nr. 18)

Abb. 7 bis 9: ————— = Km Nr. 4 (Brut in Kasten Nr. 4)
 - - - - - = Km Nr. 110 (Brut in Kasten Nr. 6)
 = Km Nr. 34 (Brut in Kasten Nr. 26)
 = Km Nr. 13 (Brut in Kasten Nr. 8)

Kohlmeisen) führte. Diese Situation setzte bereits lange vor Ablage der ersten Eier ein. WIEHE (1981) konnte eine Revierauflösung bei Kohlmeisen, die ebenfalls ganzjährig gefüttert wurden, erst nach Ablage der ersten Eier feststellen. In den Abbildungen 10 bis 13 sind exemplarisch die Territorien von 8 Kohlmeismännchen dargestellt.

Alle Reviere der Kohlmeisen, deren Brutplätze nahe des Futterplatzes lagen, zeichneten sich einerseits durch Überlappungen und andererseits durch ihre Ausrichtung zur Futterstelle mit einhergehender Größenabnahme im Laufe der Brutsaison aus. Von den dargestellten Territorien bezogen 3 Kohlmeisen den Futterplatz mit in deren Revier ein.

Die Unterschiede zu den Jahren 1982 und 1983 liegen in der geringeren Reviergröße (\varnothing 0,19 ha) und der völligen Strukturauflösung ca. 3 Wochen vor Ablage der ersten Eier.

Je weiter die Reviere vom Futterplatz entfernt lagen, um so größer waren sie (1984 \varnothing ca. 0,50 ha). Diese Durchschnittsgröße liegt aber immer noch unter den Werten von 1982. Relativ weit entfernte Reviere zeigten keine eindeutigen Veränderungen in Abhängigkeit von der zusätzlichen Nahrung (nicht dargestellt).

Die Reviergrößen im Kontrollgebiet ohne Zusatzfutter lagen in den Untersuchungsjahren 1983 und 1984 bei \varnothing 2 ha (vgl. KLUYVER 1951).

Im Untersuchungsgebiet mit Zusatzfutter befanden sich die meisten Brutplätze der Kohlmeise nicht im Zentrum der Territorien, sondern in deren Randbereich, was u. a. auch auf Nistplatzkonkurrenz anderer Arten zurückzuführen war. Während der Zeit, in der die Revierstrukturen durch entsprechendes Verhalten der jeweiligen Revierinhaber genau festgelegt werden konnten, wurden viele Territorien auch von nicht verpaarten Kohlmeisen regelmäßig durchflogen, ohne daß es zu nennenswerten Streitigkeiten kam.

4.4 Revierstrukturen und Brutplätze anderer Höhlenbrüter

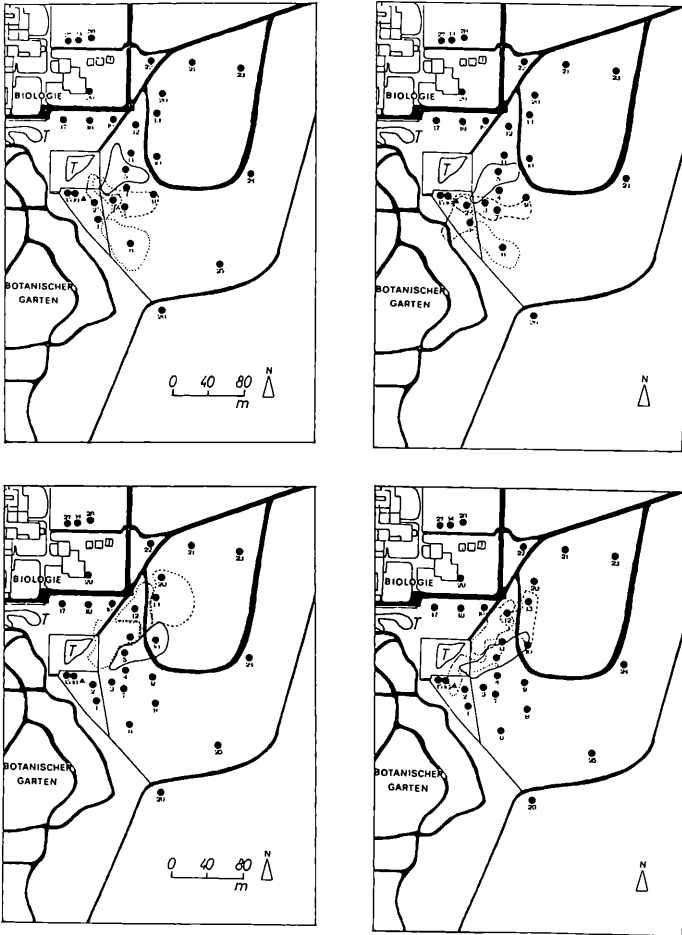
Die ganzjährig bestehende Futterstelle lockte neben Kohlmeisen auch Blaumeisen *P. caeruleus*, Tannenmeisen *P. ater*, Kleiber *Sitta europaea*, Feldsperlinge *Passer montanus* und Stare *Sturnus vulgaris* an, deren Territorien und Brutplätze sich ebenfalls veränderten.

Bei Tannen- und Blaumeise sowie beim Kleiber konnte in allen drei Untersuchungsjahren wie bei der Kohlmeise eine Ausrichtung der Territorien zur Futterstelle und eine starke Reduzierung der Reviergröße festgestellt werden.

Zu einer völligen Auflösung der Reviere kam es bei diesen Arten offenbar nicht.

Blau- und Tannenmeise versuchten alljährlich nahe der Futterstelle zu brüten, wurden aber in der Regel vom Feldsperling vertrieben, so daß sie auf etwas weiter entfernte Brutplätze auswichen. Beim Kleiber war eine sehr deutliche Reduzierung der Reviergröße im Laufe der Balz- und Brutsaison zu verzeichnen (vgl. ENOKSSON & NILSSON 1983).

Die Feldsperlinge und Stare zeigten eine starke Tendenz der Ansiedelung nahe des Futterplatzes. Während erstere das ganze Jahr über im Gebiet blieben (vgl. DECKERT 1962), nutzten die Stare das künstliche Nahrungsangebot im wesentlichen zur Brutzeit.



Legende zu den Abbildungen 10 bis 13:

Reviere der Kohlmeisen (*Parus major*) im Jahr 1984 / *Great Tit territories 1984* (cf. figs 1–3)

T = Teich / pond

Schwarzes Dreieck = Futterstelle / feeder

Schwarzer Punkt und Zahl = numerierter Nistkasten / nesting box

Abb. 10 und 11: ————— = Km Nr. 12 (Brut in Kasten Nr. 5)
 - - - - - = Km Nr. 181 (Brut in Kasten Nr. 7)
 - - - - - = Km Nr. 4 (Brut in Kasten Nr. 9)
 = Km Nr. 212 (Brut in Kasten Nr. 6)

Abb. 12 und 13: ————— = Km Nr. 21 (Brut in Kasten Nr. 10)
 - - - - - = Km Nr. 170 (Brut in Kasten Nr. 12)
 - - - - - = Km Nr. 32 (Brut in Kasten Nr. 13)
 = Km Nr. 211 (Brut in Kasten Nr. 11)

Beim Feldsperling stieg die Zahl der Brutpaare von 0 im Jahre 1982 auf 11 im Jahre 1984, wovon 8 Paare nahe der Futterstelle (geringste Distanz ca. 5 m) nisteten. Hier kam es zu einer deutlichen Koloniebildung rings ums Futterhaus.

Auch beim Star stieg die Anzahl der Brutpaare 1982 von 3 auf 6 Paare im Jahre 1984 an, die alle in unmittelbarer Umgebung des Futterplatzes in Naturhöhlen siedelten.

Bei allen genannten Arten wurden die Jungvögel mit dem Zusatzfutter versorgt. Nach dem Ausfliegen saßen sie bettelnd auf oder im Futterhaus, um von ihren Eltern gefüttert zu werden. Selbst nachdem sie schon lange selbständig waren, wurden sie regelmäßig am Futterplatz beobachtet.

Beim Star ergaben die Untersuchungen ebenso wie bei Bunt- und Grauspecht *Picoides major* und *Picus canus*, daß die jeweiligen Brutplätze bis mehr als 2 km vom Futterplatz entfernt lagen.

4.5 Beobachtungen zum Territorialverhalten bei der Kohlmeise (*Parus major*) in den Jahren 1982, 1983 und 1984

Um die Auswirkungen der ganzjährig bestehenden Zusatzfutterquelle besser beurteilen zu können, wurde neben der bereits beschriebenen Kartierung der Revierstrukturen, eine Kontrolle des Revierverhaltens der Kohlmeise durchgeführt. Hierbei wurden tageszeitliche und monatliche Gesangesaktivitäten markierter Vögel sowie deren intra- und interspezifische Auseinandersetzungen inner- und außerhalb der Territorien und an der Futterstelle registriert.

4.5.1 Tageszeitliche und monatliche Gesangesaktivitäten

Die Singaktivitäten bei Vögeln sind in der Regel von einem bestimmten Helligkeitsgrad, der morgens und abends unterschiedlich ist, beeinflusst (ASCHOFF & WEVER 1962), aber auch das Wetter kann eine maßgebliche Rolle spielen, worauf schon früh hingewiesen wurde (SCHWAN 1920).

Bei den vorliegenden Untersuchungen stellte sich die Frage nach dem Einfluß des maximalen Nahrungsangebotes auf die Gesangesaktivitäten der Kohlmeise.

Zur Registrierung einzelner Gesänge bei beringten Vögeln im Untersuchungsgebiet und unberingten im Kontrollgebiet wurde die Methode der Strichliste (= 1 Strich pro Strophe) angewandt (vgl. auch BERGMANN & ZUCCHI 1980).

Im Jahr 1982 wurde erst ab Ende März und nicht vor Sonnenaufgang insgesamt an sechs wettergünstigen Tagen jeweils morgens, mittags und abends 10 Minuten lang gezählt.

1983 und 1984 wurden von Januar bis Juli regelmäßige Registrierungen der Gesangesaktivitäten durchgeführt. Bei allen Zählungen wurde der Sonnenstand mit berücksichtigt, um einen besseren Vergleich zu gewährleisten. Im Schnitt wurden pro Monat bis zu 30 Messungen durchgeführt.

Es wurde jeweils 2 Stunden nach Sonnenaufgang, zum Zeitpunkt des Sonnenhöchststandes und 2 Stunden vor Sonnenuntergang gemessen. Dadurch wurden pro Zähltag 3 Meßeinheiten zu je 10 Minuten erreicht.

Im Untersuchungsgebiet wurden 1982 6, 1983 14 und 1984 16 markierte Kohlmeisen hinsichtlich ihrer Gesangesaktivitäten kontrolliert. Im Gebiet ohne Zusatzfutter

Tabelle 3: Durchschnittliche Anzahl der Gesangesstrophen bei markierten Kohlmeisen im Untersuchungsgebiet 1983 (exemplarisch; weitere Ergebnisse s. KRAFT 1986). – *Average number of song units in banded Great Tits in 1983 (study site).*

I = 2 Std. nach Sonnenaufgang

II = Sonnenhöchststand

III = 2 Std. vor Sonnenuntergang

Individuum Nr.	Januar			Februar			März			April			Mai			Juni			Juli		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	23,4	10,9	26,2	29,9	12,8	24,2	34,5	14,4	36,7	37,5	17,9	43,1	23,7	10,1	30,7	17,6	4,1	13,2	2,0	0,0	0,0
4 ⁺)	20,2	6,5	17,2	19,7	7,5	14,0	18,0	9,2	10,6	17,7	8,7	8,5	15,7	6,9	7,7	9,6	2,1	4,5	2,0	0,0	0,0
7 ⁺)	23,5	10,0	28,6	29,2	10,4	30,3	30,4	11,3	38,7	31,1	13,1	41,0	29,7	10,6	22,9	19,9	3,6	14,8	3,3	2,0	2,3
11	27,0	9,3	19,2	32,0	11,0	32,3	30,4	12,3	38,6	30,4	11,6	39,7	27,1	10,1	21,1	17,9	4,3	14,0	4,3	0,0	3,0
12	27,0	12,5	19,8	33,9	12,6	21,3	34,0	15,1	37,3	33,3	12,7	42,1	27,0	9,9	28,4	23,9	5,3	16,2	2,3	3,0	2,5
13 ⁺)	24,4	8,9	19,8	23,7	8,4	18,7	27,4	11,6	18,1	22,3	11,3	11,5	19,4	9,0	9,4	14,0	4,0	7,8	2,5	0,0	0,0
21 ⁺)	25,6	9,6	17,2	20,5	8,9	19,5	19,3	10,0	14,6	20,3	10,1	9,5	19,6	7,7	9,3	12,3	2,9	7,4	2,3	0,0	0,0
28 ⁺)	21,4	8,7	21,1	21,8	7,7	17,6	22,0	11,3	15,3	24,8	10,8	8,1	20,4	9,0	9,0	15,2	2,4	6,5	3,0	0,0	0,0
32	28,4	11,3	29,2	31,8	13,1	33,4	37,9	15,3	39,6	38,1	18,7	52,4	42,4	17,4	33,6	25,1	8,1	16,4	3,4	0,0	2,3
34	29,5	12,8	35,5	33,6	11,0	33,4	37,9	12,5	40,1	39,1	14,3	40,9	30,3	14,9	35,7	18,6	6,1	12,6	3,7	0,0	0,0
64 ⁺)	23,3	8,5	19,5	20,3	8,3	15,2	19,2	9,6	12,4	19,3	9,4	9,2	17,1	7,9	9,1	9,7	2,8	6,6	2,5	0,0	0,0
75	30,1	11,1	33,5	33,6	17,0	29,4	37,4	17,2	39,9	42,6	20,5	43,0	48,5	16,4	33,7	23,1	9,1	16,7	4,0	2,8	4,8
80	28,0	9,4	31,6	33,3	14,6	29,3	37,8	14,8	37,4	36,9	17,4	40,8	30,6	13,3	34,7	26,0	7,0	17,7	4,0	3,5	2,6
110 ⁺)	23,2	8,6	20,3	21,2	8,8	18,6	20,0	9,4	15,6	19,1	8,1	10,3	19,4	8,5	8,7	10,6	2,6	7,5	0,0	0,0	0,0

⁺) = Kohlmeisenmännchen, deren Reviere nahe der Futterstelle waren bzw. diese ins Revier einbezogen

wurden 1983 6 und 1984 5 Individuen (alle unberingt) bezüglich ihrer Gesänge untersucht.

Beim Vergleich der durchschnittlichen Strophenanzahlen (Tabellen 3 und 4) ergibt sich zum einen eine deutlich geringere Gesangesaktivität bei den Kohlmeisen, die nahe der Futterstelle nisteten, zum anderen sangen die Kohlmeisen im Gebiet ohne Zusatzfutter insgesamt häufiger. Die Untersuchungen der Jahre 1982 und 1984 (nicht dargestellt) entsprechen mehr oder minder denen des Jahres 1983.

Im Untersuchungsgebiet ergab sich bei einigen Individuen, die die Futterstelle regelmäßig nutzten, nicht nur eine drastische Reduzierung der Gesangesaktivitäten innerhalb einer Brutsaison, sondern auch von 1982 bis 1984, wobei der Höhepunkt des Singens in den Winter vorrückte.

Offenbar scheint die Gesangesaktivität der Kohlmeisen neben anderen Faktoren auch vom Nahrungsangebot abhängig zu sein (KRAFT 1983 und 1986).

Aus den Untersuchungen von WIEHE (1981) geht nicht hervor, ob das Auflösen der Revierstrukturen bei ganzjährig angebotenen Futter, auch mit einer Reduktion der Singaktivitäten bei Kohlmeisen einhergeht.

Tabelle 4: Durchschnittliche Anzahl der Gesangesstrophen unberingter Kohlmeisen im Kontrollgebiet 1983. – *Average number of song units of unbanded Great Tits in 1983 (control site).*

I = 2 Std. nach Sonnenaufgang
 II = Sonnhöchststand
 III = 2 Std. vor Sonnenuntergang

Individuum Nr.	April			Mai			Juni			Juli		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	51,4	21,3	45,5	58,4	18,3	42,4	47,2	11,9	27,3	11,3	2,3	3,0
2	56,0	20,0	45,3	66,3	17,6	48,7	46,1	9,8	37,8	10,0	3,0	0,0
3	43,7	19,9	44,1	41,1	18,4	43,6	40,3	8,6	40,7	9,8	2,0	2,0
4	66,8	19,4	44,8	52,5	20,8	44,6	41,6	9,0	35,1	5,2	2,0	0,0
5	76,5	25,1	53,4	61,6	20,0	53,6	40,5	10,3	40,3	5,8	0,0	3,5
6	75,6	17,1	43,9	61,7	11,8	43,4	42,9	6,4	36,7	3,0	2,0	3,0

4.5.2 Intra- und interspezifische Interaktionen innerhalb der Territorien

Bei der Reviergründung der Vögel, die zu unterschiedlichen Jahreszeiten stattfinden kann, spielen Kämpfe und Drohungen eine große Rolle. Neben der verfügbaren Nahrung können auch Wohnlöcher, Eiablageplätze, Sitzbäume und Weibchen als umstrittene Objekte gelten. Kohlmeisen üben erste Revierkämpfe bereits im Herbst vor dem nächsten Brutjahr aus (HINDE 1952, KLUYVER & TINBERGEN 1954).

Im Frühling werden die Reviergrenzen durch immer wieder auftretende Aggressionshandlungen endgültig festgelegt (KLUYVER 1951).

Bei maximalem Nahrungsangebot können die Grenzen der Territorien sehr instabil sein, bedingt durch eine bereits im Spätwinter einsetzende Reduktion der Gesangesaktivitäten und der Aggressionen (KRAFT 1983 und 1986).

Soweit es möglich war wurden während der Balzzeiten alle im Untersuchungsgebiet beobachteten intra- und interspezifischen Revierauseinandersetzungen registriert.

Um einen guten Vergleich der Daten über die territorialen Aggressionshandlungen zu gewährleisten, wurde nur im Zentrum des Versuchsgebietes auf einer Fläche von etwa 4 ha, im Schnitt 25 Stunden pro Woche, beobachtet. Aufgrund des enormen Zeitaufwandes nur für diesen Teilaspekt der Untersuchungen konnten gleiche Kontrollen im Gebiet ohne Zusatzfutter nicht durchgeführt werden.

Trotz der für die Fragestellung aufgewendeten Zeit, war es nicht auszuschließen, daß außerhalb der Beobachtungszeiten weitere Revierauseinandersetzungen auftraten, was somit bei der Analyse der Ergebnisse nicht berücksichtigt werden konnte.

Während der Beobachtungszeiten wurde wie schon bei den Gesangskontrollen eine starke Reduzierung der intra- und interspezifischen Territorialkämpfe und Aggressionen, sowohl innerhalb der einzelnen Monate, wie auch im Verlaufe der Untersuchungsjahre, festgestellt. Gab es bei der Kohlmeise im März 1982 noch mindestens 41 intraspezifische Revierauseinandersetzungen, so waren es um die gleiche Zeit im Jahr 1983 nur 12 und 1984 gar nur noch 7.

Auch die interspezifischen Aggressionshandlungen zeigten einen ähnlichen Verlauf der Ergebnisse.

Da der Rückgang von intra- und interspezifischen Angriffen und Drohungen hauptsächlich bei den nahe des Futterplatzes nistenden oder diesen regelmäßig aufsuchenden Individuen zu verzeichnen war, sind die Ursachen dafür wohl im nicht limitierten Nahrungsangebot zu suchen. Das zusätzliche Futter war jederzeit und in solcher Menge vorhanden, daß die Vögel es offenbar nicht mehr nötig hatten, diese Ressource durch entsprechendes Revierverhalten zu sichern.

4.6 Beobachtungen an der Futterstelle

Alle am Futterplatz auftretenden Aktionen wurden viermal täglich je 1/2 Stunde (im Winter je 1/4 Stunde) mit Hilfe eines Spektivs und eines Fernglases registriert, wobei der jeweilige Sonnenstand nicht berücksichtigt werden konnte, weil dieser Aspekt bei den Untersuchungen der Gesangesaktivitäten die wichtigste Rolle spielte und daher während dieser Zeiten nicht gleichzeitig am Futterhaus beobachtet werden konnte.

Zusätzlich zu den visuellen Kontrollen an der Futterstelle wurde während der Brut-saison 1984 eine frequenzmodulierte Lichtschranke eingesetzt, welche die täglichen Aktivitäten aufzeichnete (vgl. 4.6.3).

4.6.1 Präsenz der einzelnen Vogelarten am Futterhaus

In den 3 Beobachtungsjahren wurden insgesamt 84 Wirbeltierarten direkt am Futterhaus nachgewiesen. Der Hauptanteil entfällt mit 61 Arten auf die Vögel. Als Beutegreifer gehörten der Mäusebussard *Buteo buteo* und der Sperber *Accipiter nisus* zu den regelmäßigen Arten. Ganzjährig vertreten waren Grauspecht, Buntspecht, Amsel *Turdus merula*, Kohl-, Blau- und Tannenmeise, Kleiber, Buchfink *Fringilla coelebs*, Grünling, Gimpel *Pyrrhula pyrrhula*, Kernbeißer *Coccothraustes coccothraustes*, Haus- und Feldsperling, Star und Eichelhäher. Ziemlich regelmäßig traten Baumpie-

per *Anthus trivialis*, Bachstelze *Motacilla alba*, Heckenbraunelle *Prunella modularis*, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Sumpf- und Weidenmeise und Goldammer auf.

Zu den selteneren Arten zählten Rotmilan *Milvus milvus*, Habicht *Accipiter gentilis*, Türkentaube *Streptopelia decaocto*, Grünspecht *Picus viridis*, Mittel- und Kleinspecht *Picoides medius* und *P. minor*, Heidelerche *Lullula arborea*, Neuntöter *Lanius collurio*, Gartengrasmücke *Sylvia borin*, Fitis *Phylloscopus trochilus*, Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* und Karmingimpel *Carpodacus erythrinus*.

4.6.2 Monatliche Anflugszahlen und Prozentanteil markierter juveniler und adulter Kohlmeisen am Futterplatz

In der Abb. 14 sind die Anflüge markierter Kohlmeisen pro halbe Beobachtungsstunde für die jeweilige Brutsaison dargestellt. Während der Aufzuchtzeit der Jungen sind die Anflüge am höchsten; der Rückgang im Juli und der erneute Anstieg im August ist auf das Umherwandern der Jungmeisen zurückzuführen.

Bei dieser graphischen Darstellung ist zu berücksichtigen, daß hier nur die Anflüge beringter Kohlmeisen gezeigt sind! (Weitere Ergebnisse s. KRAFT 1986.)

Aus Tabelle 5 wird der prozentuale Anteil markierter Kohlmeisen am Futterhaus während der gesamten Beobachtungszeit ersichtlich.

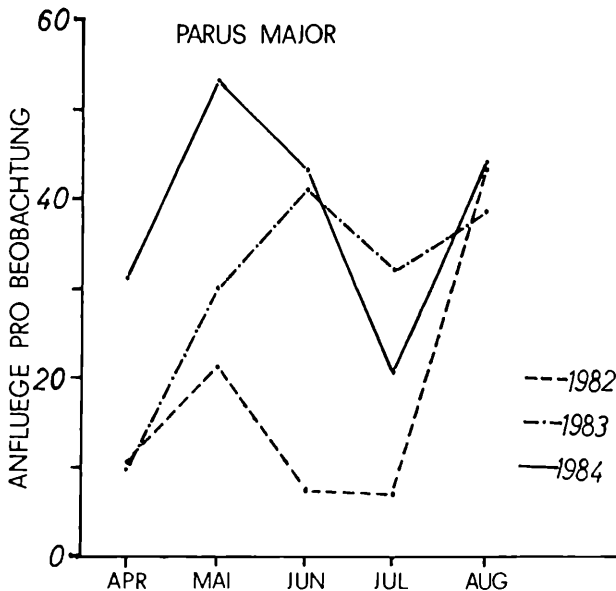


Abb. 14

4.6.3 Aktivitätsregistrierung durch eine frequenzmodulierte Infrarotlichtschranke

Während der vier Meßeinheiten pro Tag fiel bereits im Jahr 1982 in den späten Vormittags- und Mittagszeiten ein deutliches Aktivitätsmaximum am Futterhaus auf. Dieses Ergebnis bestätigte sich auch in den Folgejahren. Da bei den Anflugskontrollen einerseits der Sonnenstand nicht berücksichtigt werden konnte und zum anderen die vier Meßeinheiten pro Tag lediglich einen Ausschnitt eines Tagesrhythmus reflek-

Tabelle 5: Prozentanteil markierter juveniler (= jünger als 1 Jahr) und adulter (einjährige bis mehrjährige) Kohlmeisen am Futterhaus. – *Percentage of banded juvenile (age less than one year) and adult (more than one year) Great Tits at the feeder.*

Monat/months	1982			1983			1984		
	n	% juv.	% ad.	n	% juv.	% ad.	n	% juv.	% ad.
Januar	–	–	–	52	71,15	28,85	66	43,94	56,06
Februar	–	–	–	46	67,39	32,61	99	49,49	50,51
März	–	–	–	38	47,37	52,63	82	51,21	48,79
April	3	0,00	100,00	31	51,61	48,39	71	50,70	49,30
Mai	7	0,00	100,00	38	0,00	100,00	50	0,00	100,00
Juni	16	43,75	56,25	49	32,65	67,35	70	32,86	67,14
Juli	30	80,00	20,00	103	64,08	35,92	87	49,43	50,57
August	60	80,00	20,00	124	62,10	37,90	99	55,56	44,44
September	11	54,55	45,45	32	46,88	53,12	70	44,29	55,71
Oktober	22	68,18	31,82	20	25,00	75,00	69	42,03	57,97
November	41	63,42	36,58	49	51,02	48,98	92	51,08	48,92
Dezember	53	71,70	28,30	78	43,59	56,41	127	48,82	51,18
insgesamt beringt	65			224			294		
davon am Jahresende anwesend	53	= 81,54 %		78	= 34,82 %		127	= 43,20 %	

– = keine Kontrolle

tierten, war die Überprüfung dieser Ergebnisse sowie die exakte Feststellung der jeweiligen Tagesrhythmen mit Hilfe einer frequenzmodulierten Lichtschranke unabdingbar, zumal ganztägige visuelle Aktivitätskontrollen aus Personal- und Zeitmangel unterbleiben mußten.

Die Infrarotlichtschranke wurde an einer Seite des Futterhauses angebracht. Da alle vier Seiten des Vogelhäuschens ziemlich gleichmäßig angefliegen wurden, konnte die Aktivitätsregistratur an nur einer Seite durchaus als repräsentativ gelten. Die Lichtschranke wurde mit einem Akkumulator betrieben und war mit einem Miniscript verbunden, so daß jeder Ein- und Ausflug aufgezeichnet wurde. Sie wurde nur während der Sommermonate 1984 eingesetzt.

In der Abbildung 15 sind die durchschnittlichen Aktionen von 3.00 bis 22.00 Uhr für die Monate Juni bis August 1984 dargestellt.

Aus der Graphik wird ersichtlich, daß die Aktivitäten der Vögel am Futterhaus zur Zeit der Jungenaufzucht im Juni am größten waren. Die Aktivitätsmaxima lagen in allen drei Monaten nicht in den frühen Morgen- und späten Abendstunden, sondern eher um die Mittagszeit!

4.6.4 Durchschnittlicher Futtermittelverbrauch pro Tag

Von März 1982 bis Dezember 1984 wurde der durchschnittliche Netto-Futtermittelverbrauch pro Tag ermittelt.

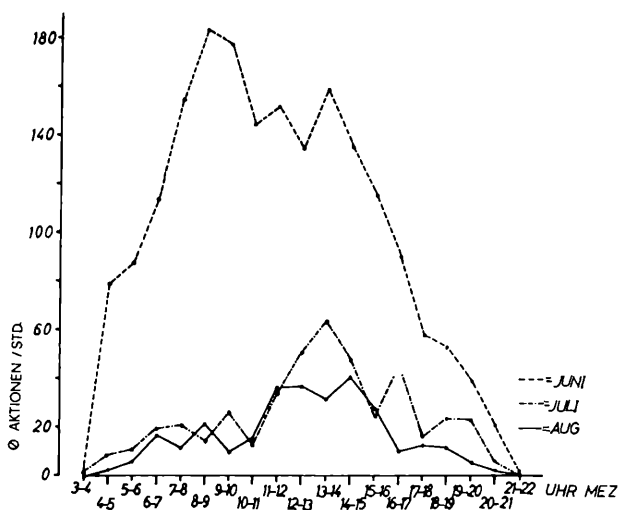


Abb. 15

In allen Untersuchungsjahren lag der höchste Tagesverbrauch in den Sommermonaten, also in der Zeit der Jungenaufzucht. Die künstliche Futterstelle war so attraktiv, daß sie auch in den warmen Sommern 1982 und 1983 mit einem reichlichen Angebot von Insekten und Spinnen, regelmäßig frequentiert wurde. Die Attraktivität von Futterstellen im Winter, wie sie von SCHMIDT (1966), LÖHRL (1981) und VON FRISCH (1983) beschrieben wird, geht auch trotz eines ausreichenden natürlichen Nahrungsangebots nicht verloren (KRAFT 1983 und 1986). 1982 lag der höchste durchschnittliche Tagesverbrauch im Monat August bei 455,6 g, 1983 im Juni bei durchschnittlich 1 269,6 g und 1984 ebenfalls im Juni bei durchschnittlich etwas mehr als 2 000 g.

ELZANOWSKI (1979) ermittelte in den Monaten Oktober bis März bei durchschnittlich ca. 40 Individuen in 207 Tagen einen Futtermittelverbrauch von 6,5 kg (= 31,4 g/Tag). Damit liegt dieses Ergebnis deutlich unter denen der vorliegenden Untersuchungen, wo während des Sommers etwa 70×, im Winter etwa 10× soviel Futter verbraucht wurde.

Die Untersuchungen zur Territorial- und Individualbiologie im Untersuchungs- und Kontrollgebiet beliefen sich auf die Jahre 1982 bis 1984, während die Siedlungsdichtekartierungen (vgl. Tabelle 2) von 1980 bis 1987 und die Futtermittelverbrauchskontrollen auch nach 1984 durchgeführt wurden. Die Ergebnisse zu letzterem werden noch ausgewertet und später publiziert (KRAFT in Vorber.).

In der graphischen Darstellung in Abb. 16 sind daher die durchschnittlichen Futtermittelverbrauchswerte pro Tag von 1982 bis 1984 dargestellt:

4.6.5 Konkurrenz und Rangordnung am Futterplatz

An Winterfutterstellen sind Konkurrenz und Rangordnungen allgemein bekannt (vgl. SCHMIDT 1966, ELZANOWSKI 1979, LÖHRL 1981, VON FRISCH 1983). Das ganzjährig dargebotene Zusatzfutter stellte für die beteiligten Vögel eine optimale Ressource dar, um die, je nach Jahreszeit; zum Teil heftig konkurriert wurde. Je limitierter die Nahrung in der Umgebung war, um so deutlicher traten, besonders im Winter, intra- und interspezifische Aggressionshandlungen auf. In der Folge entwickelte sich eine Rangordnungshierarchie, die vielen Individuen und Arten ein gleichzeitiges Fressen am

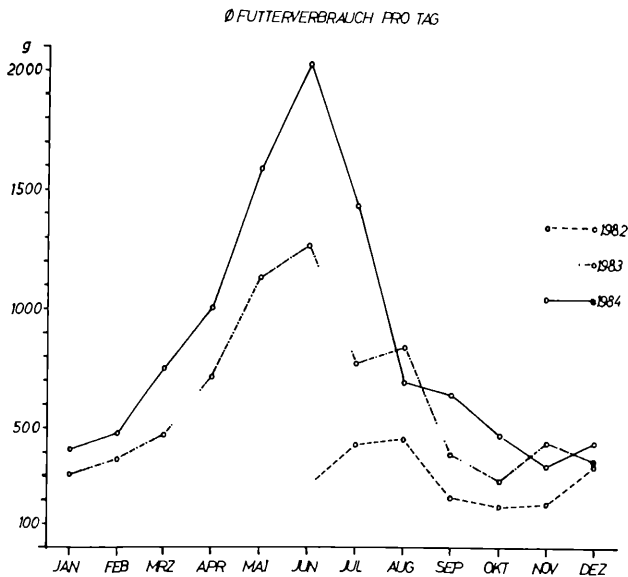


Abb. 16

Futterhaus ermöglichte. Auch an natürlichen, nahrungsreichen Stellen können immer wieder soziale Hierarchien auftreten (REMMERT 1979, 1980).

4.6.5.1 Intra- und interspezifisches Konkurrenzverhalten

Soweit es zeitlich möglich war, wurden alle zu beobachtenden intra- und interspezifischen Auseinandersetzungen unberingter und beringter Individuen am Futterplatz registriert. 1982 wurden 127,5, 1983 204,3 und 1984 158,5 Stunden für diesen Teilaspekt der Untersuchungen aufgewendet.

Die jeweils dominanten Individuen (Arten) vertrieben in der Regel rangniedere Tiere, wobei der Aggressionsgrad vom jeweiligen Bekanntheits- und Sättigungsgrad bestimmt war (KRAFT 1983 u. 1986). Für die Auswertung der Aggressionshandlungen am Futterhäuschen kamen nur erfolgreiche Angriffe in Frage. Im interspezifischen Bereich wurden bei 14 beteiligten Arten 1982 195 Interaktionen, 1983 bei 22 Arten 534 und 1984 245 Auseinandersetzungen bei 21 Arten festgestellt. In Tabelle 6 sind die intraspezifischen Verhältnisse dargestellt:

4.6.5.2 Intra- und interspezifische Rangordnungshierarchie

Bei Kohlmeisen trat eine Hierarchie am Futterplatz auf, doch nicht in jedem Falle spielte Status und Gewicht des jeweiligen Individuums die entscheidende Rolle bei der Dominanz (vgl. LEISLER et al. 1983). Meistens waren jedoch die kräftigeren Kohlmeisenmännchen ihren Weibchen und Jungvögeln überlegen (s. auch LÖHRL 1981).

Unabhängig von der gesamten Hierarchie zwischen Alt- und Jungvögeln, trat auch eine ausgeprägte Rangfolge nur unter den jungen Kohlmeisen auf, wobei junge Männchen sowohl ihren weiblichen Geschwistern als auch anderen weiblichen Jungmeisen überlegen waren (KRAFT 1983, 1986). Im folgenden Frühjahr waren junge Männchen zum Teil auch über adulte Weibchen dominant.

Nach SVOBODA in MÜLLER (1974) wurden intra- und interspezifische Rangordnungsindizes als Grundlage für eine Hierarchie ermittelt.

Tabelle 6: Intraspezifische Interaktionen am Futterhaus. – *Intraspecific interactions at the feeder.*

Art	1982			1983			1984		
	n = 127,5 h			n = 204,3 h			n = 158,5 h		
	mind. beteil. Individ.	erfolgreiche Angriffe		mind. beteil. Individ.	erfolgreiche Angriffe		mind. beteil. Individ.	erfolgreiche Angriffe	
		beringt	unber.		beringt	unber.		beringt	unber.
<i>Picus canus</i>	2	0	1	4	5	2	4	3	1
<i>Picoides major</i>	4	0	14	9	15	22	11	16	18
<i>Turdus merula</i>	–	–	–	2	0	2	5	0	21
<i>Parus major</i>	46	112	12	59	131	20	38	91	16
<i>P. caeruleus</i>	2	4	0	4	4	5	2	1	4
<i>Sitta europaea</i>	4	34	0	3	7	4	3	2	1
<i>Carduelis spinus</i>	–	–	–	?	0	5	–	–	–
<i>C. chloris</i>	10	24	584		0	1932	?	0	632
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	–	–	–		0	7		0	3
<i>Passer domesticus</i>	3	2	3	2	0	3	–	–	–
<i>P. montanus</i>	–	–	–	2	0	3	2	0	2
<i>Sturnus vulgaris</i>	–	–	–	?	0	69	?	0	114
<i>Garrulus glandarius</i>	–	–	–	2	0	3	2	0	2
Summe	71	168	614	86	162	2077	67	113	814
Angriffe/Beobachtungsstunde		1,3	4,8		0,8	10,2		0,7	5,1

Tabelle 7 enthält die intraspezifischen Indizes der bedeutendsten Individuen innerhalb der drei Untersuchungsjahre:

Tabelle 7: Intraspezifische Rangordnungsindizes. – *Intraspecific dominance indices.*

Art	1982 R. Index	1983 R. Index	1984 R. Index
<i>Parus major</i>			
Nr. 4 (m)	+ 15,00	+ 26,00	+ 16,00
8 (w)	+ 8,00	+ 3,67	– 3,44
11 (m)	+ 7,60	+ 1,00	+ 1,00
12 (m)	+ 6,30	+ 1,00	+ 1,00
21 (m)	– 3,00	+ 5,50	– 2,80
	(hier noch juv.)		
64 (m)	– 1,00	+ 2,08	+ 5,00
70 (w)	– 5,00	– 4,00	+ 5,00
181 (m)	—	– 2,00	+ 10,29
		(hier noch juv.)	
<i>P. caeruleus</i>			
Nr. 1 (m)	+ 5,00	+ 3,38	—
2 (w)	– 5,00	—	—
15 (m)	—	– 1,00	+ 1,00
23 (w)	—	– 2,00	– 1,00
<i>Sitta europaea</i>			
Nr. 1 (m)	+ 6,00	+ 4,00	+ 3,00
2 (w)	– 3,00	– 1,00	– 1,00
<i>Picoides major</i>			
Nr. 2 (w)	—	± 0,00	+ 0,43
3 (m)	—	+ 3,38	+ 4,00
4 (m)	—	± 0,00	+ 1,00
5 (w)	—	± 0,00	± 0,00

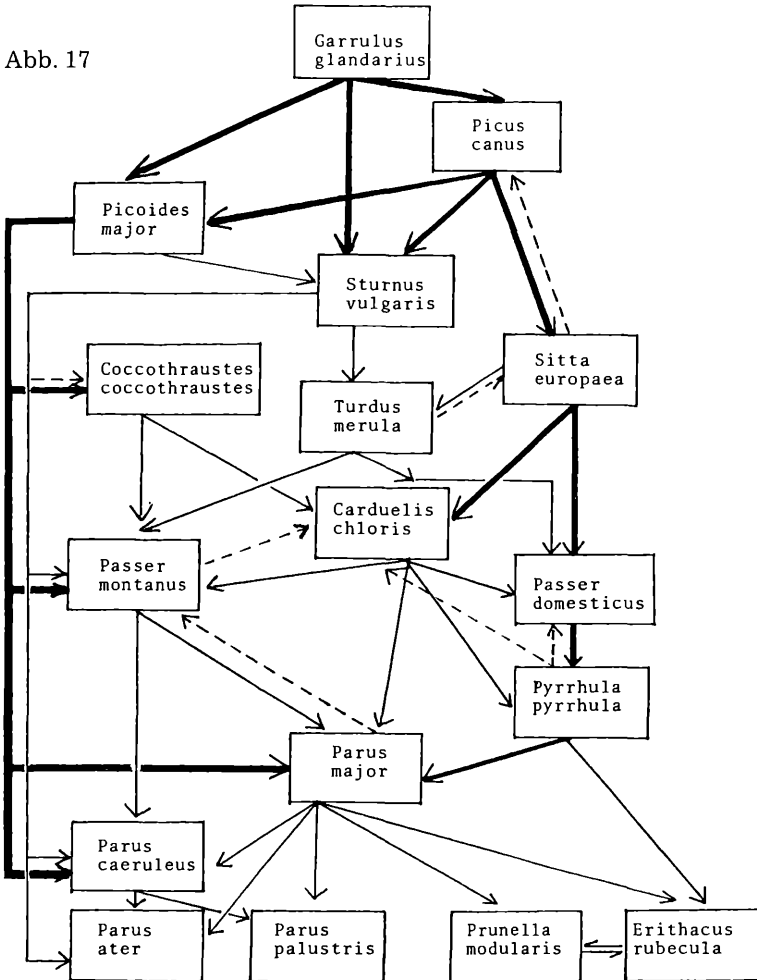
Bei der Kohlmeise ergab sich für ein altes Männchen (Nr. 4), das die Futterstelle mit ins Revier einbezogen hatte, der höchste Rangordnungsindex. Sein Weibchen (Nr. 8) hatte ebenfalls einen hohen Index aufzuweisen. Im Jahr 1984 fiel der Index dieses Weibchens auf –3,44 zurück, was auf ein „Umverpaaren“ zurückzuführen sein konnte. In der Brutsaison 1984 war es bereits mit Männchen Nr. 4 verpaart (wie auch in den Jahren zuvor), trennte sich aber während der Nestbauphase von ihm und verpaarte sich mit einem jüngeren, ebenfalls sehr ranghohen Männchen. Dennoch fiel es in der Hierarchie ab, stand aber immer noch über den Normalwerten anderer adulter Kohlmeisen.

Gleichzeitig verpaarte sich das alte Männchen Nr. 4 mit Weibchen Nr. 70, welches dann in der Hierarchie aufstieg (Index +5,0). Möglicherweise handelte es sich um ähnliche Phänomene wie bei Dohlen *Corvus monedula*, bei denen rangniedrige Weibchen durch „Heirat“ eines ranghohen Männchens die gleiche Rangordnungsstufe einnehmen können (LORENZ 1963, IMMELMANN 1979).

Die Ergebnisse der intraspezifischen Indizes der anderen Arten zeigten in allen Fällen eine Dominanz der Männchen über die Weibchen.

Die Beurteilung der Hierarchie im interspezifischen Bereich wurde dadurch erschwert, daß nicht jede Art gegen jede kämpfte.

In der Abbildung 17 sind die jeweiligen interspezifischen Rangordnungsstufen in einem Schema dargestellt:



5. Diskussion

In der Regel ist die Siedlungsdichte von Vögeln dort am größten, wo das Nahrungsangebot am besten ist. In alten Eichen-Hainbuchenbeständen können 110 bis 270 Brutpaare pro 10 ha auftreten (z. B. REMMERT 1980). Darüber hinaus kann durch Anbringen von Nistkästen die Siedlungsdichte künstlich gesteigert werden, was aber

im Normalfalle nur in höhlenarmen Stangenholz-Forsten möglich ist (z. B. PFEIFER 1953, KEIL & PFEIFER 1958, GIBB & BETTS 1963 u. a.).

Bei den vorliegenden Untersuchungen spielte aber offenbar die stets verfügbare Zusatznahrung die entscheidende Rolle bei der Siedlungsdichteerhöhung. War mit Beginn der Fütterungsversuche im Untersuchungsgebiet im Jahr 1982 mit 104 Revieren (54,7 Rev./10 ha) noch eine mittlere Dichte zu verzeichnen, so brüteten im Jahr 1984 bei unveränderter Nistkastenzahl gegenüber dem Vorjahr immerhin schon 135,3 Paare/10 ha. Im Kontrollgebiet ging der Siedlungsdichtestatus mit etwa 95 Revieren pro 10 ha nicht über eine mittlere Dichte im letzten Untersuchungsjahr (1984) hinaus. Vergleicht man die Ergebnisse der wichtigsten Höhlen- und Freibrüter (s. Tabelle 1), so stieg die Revierzahl im Gebiet mit Zusatzfutter um etwas mehr als das Dreifache in 5 Jahren an, während sie im Kontrollgebiet 1980 und 1984 denselben Wert zeigte. Die geringste Abundanz lag bei knapp 9 Revieren/10 ha im Jahr 1981. Auch im Untersuchungsgebiet war 1981 eine niedrige Abundanz (8,4 Reviere/10 ha) zu verzeichnen. Das Jahr 1981 war überhaupt ein sehr schlechtes Brutjahr.

So kam es infolge eines nassen Frühjahres zu geringen Revierbildungen und außerdem zu einem schlechten Bruterfolg. Das natürliche Nahrungsangebot war einhergehend mit dem kühlen Sommer sehr gering. So starben viele Jungvögel in ihren Nestern frühzeitig ab.

Die in den Folgejahren auf das Zusatzfutter zurückzuführende Siedlungsdichteerhöhung wurde am ehesten bei der Kohlmeise deutlich. Wichtig sind dabei die Jahre 1982 bis 1984 im Vergleich zum Kontrollgebiet. Dort stieg die Siedlungsdichte trotz 21 aufgehängten Nistkästen nur um 4 Paare, während sie im gleichen Zeitraum im Gebiet mit Zusatzfutter um immerhin 23 Paare anstieg. Dies war auch bei weiteren Höhlenbrütern, die regelmäßig zum Futterhaus kamen, zu beobachten.

Während der Untersuchungsjahre konnte im Gebiet ohne zusätzlich verabreichtes Futter keine Brut des Feldsperlings nachgewiesen werden, obwohl Nistkästen hingen und der Lebensraum insgesamt geeignet war. Im Untersuchungsgebiet hingegen brütete 1981 bei 7 Nistkästen und zahlreichen Naturhöhlen (vgl. WILHELMI 1982) nur 1 Paar, 1982 bei 18 Nistkästen kein Paar, 1983 und 1984 bei jeweils 29 Nistkästen jedoch 9 bzw. 11 Paare. Die Feldsperlinge hatten die Futterstelle erst im Winter 1982/83 entdeckt und nutzten sie in der Folgezeit regelmäßig. Rings ums Futterhaus kam es zu einer kleinen Koloniebildung des Feldsperlings.

Die Untersuchungen im Kontrollgebiet ohne Zusatzfutter wurden 1984 abgeschlossen, während die Fütterungsversuche im Untersuchungsgebiet gegenwärtig noch durchgeführt werden. In der Tabelle 2 sind die Revieranzahlen ausgewählter Höhlenbrüter angegeben. Es standen sowohl Daten vor der Fütterung (1980, 1981), wie auch nach 1984 bis inklusive 1987 zur Verfügung. So ließ sich die Siedlungsdichteentwicklung in Abhängigkeit von der zusätzlichen Fütterung im Versuchsgebiet gut verfolgen. Zu einem Dichteanstieg kam es bei Buntspecht, Kohl- und Blaumeise, Kleiber, Feldsperling und Star. Die Kohlmeise erreichte im Jahr 1985 mit 31 Revieren pro 19 ha ihre höchste Dichte. Danach sinkt die Siedlungsdichte etwas ab, liegt aber immer noch viel höher als vor den Fütterungsversuchen. Bei der Siedlungsdichte ist weiterhin zu berücksichtigen, daß das Untersuchungsgebiet zwar 19 ha umfaßte, aber in der Vegetations- und Landschaftsstruktur so heterogen ist, daß das eigentlich mögliche Brutareal (die Waldbereiche) wesentlich kleiner sind. So brüteten alle Höhlenbrüter auf etwa 8 ha Fläche.

Es konnte demnach eine recht große Siedlungsdichte durch das Zusatzfutter erreicht werden, aber sie scheint sich in den letzten Jahren bei einigen Arten zu stabilisieren oder sie ist wieder leicht rückläufig. Eine unbegrenzte Siedlungsdichtesteigerung ist auch bei maximalem Futterangebot nicht möglich. Natürliche Regulationsmechanismen wie Nistplatzkonkurrenz und Nesträuber spielten dabei eine große Rolle. Die Auswirkungen des Zusatzfutters auf die Brutbiologie, Brut- und Geburtsortstreuung und die Verwandtschaftsverhältnisse sowie die einsetzende Dichteregulation durch Beutegreifer wie Eichhörnchen, Waschbär, Steinmarder und Buntspecht werden noch veröffentlicht (KRAFT in Vorber.).

WIEHE (1981) konnte bei Kohl- und Blaumeisen ebenfalls eine Dichtesteigerung bei ganzjährig dargebotenem Futter nachweisen. Doch führte er den geringen Anstieg der Siedlungsdichte auf das Vorhandensein der Nistkästen zurück.

Neben dem zusätzlichen Futter, was bei meinen Untersuchungen ausschlaggebender Faktor für die Siedlungsdichteerhöhung war, dürfen natürliche Populationschwankungen (vgl. BERNDT 1949, BERNDT & HENSS 1967, BERNDT & WINKEL 1981 u. a.) nicht außer acht gelassen werden, die hier sicher eine bedingte, aber keineswegs entscheidende Rolle gespielt haben dürften.

In vielen Untersuchungen konnte eine positive Korrelation von verfügbarem Nahrungsangebot und der Populationsdichte bei Vögeln nachgewiesen werden (z. B. GIBB 1960, NEWTON et al. 1977, GRANT & GRANT 1980). Siedlungsdichtesteigerungen infolge von Winterfütterungen konnten KREBS (1971) für die Blaumeise und BERNDT (1941), ELZANOWSKI (1979), VAN BALEN (1980) und KÄLLANDER (1981) auch für die Kohlmeise nachweisen.

VAN BALEN (1980) und KÄLLANDER (1981) ermittelten höhere Siedlungsdichten bei der Kohlmeise durch zusätzliches Winterfutter bei niedrigem natürlichem Nahrungsangebot. O'CONNOR (1980) stellte bei *Parus major* in Jahren mit hohem Futterstellenbesuch eine geringere Winterüberlebensrate fest. Ähnliche Ergebnisse erzielten SCHMIDT & WOLFF (1985) bei Zufütterung von Sonnenblumenkernen von August bis März.

In den meisten Untersuchungen wurden in großem Maße Sonnenblumenkerne als Zusatzfutter eingesetzt, die m. E. nur einen geringen Effekt auf die Populationsdichte von Meisen haben dürften. Von weitaus größerer Bedeutung ist die Zufütterung eiweißreicher Nahrung wie Mehlkäferlarven und Fett-Quark-Eiermischungen, die ich in meinen Untersuchungen verwendete (KRAFT 1983 und 1986).

So konnten JONES (1972), KÄLLANDER (1974) und BRÖMSEN & JANSSON (1980) durch eiweißreiche Zusatzfütterung frühere Eiablagetermine bei Kohl-, Weiden- und Hau-
benmeisen erreichen.

Aber nicht immer bedingt eiweißhaltige Zusatznahrung eine Beeinflussung der Siedlungsdichte von Vögeln. So konnte beispielsweise YOM-TOV (1974) bei der Rabenkrähe *Corvus c. corone* lediglich einen früheren Beginn der folgenden Brutsaison nachweisen. SAMPSON & LEWIS (1979) boten amerikanischen Meisen *Parus atricapillus* und *P. bicolor* Sonnenblumenkerne und Mehlwürmer an und erreichten nur bei *Parus atricapillus* einen geringen Anstieg der Populationsdichte.

Eine erhebliche Steigerung der Siedlungsdichte sowie eine deutliche Vorverlegung der Eiablagetermine konnten SMITH et al. (1980) bei einer Inselpopulation der Singammer *Melospiza melodia* durch Zufütterung von Mais während des Winters nachweisen.

Leider wurden die meisten Untersuchungen zur Bedeutung des Nahrungsangebotes bei Vögeln lediglich im Winter oder im Herbst und Winter nach einer Brutsaison durchgeführt, so daß die Ergebnisse mit meinen nur bedingt verglichen werden können.

Neben der deutlichen Siedlungsdichtesteigerung konnte ich auch eine erhebliche Beeinflussung der gesamten Territorialbiologie abhängig vom Zusatzfutter nachweisen.

Bei vielen markierten Kohlmeisen zeigte sich eine frühzeitige Ausrichtung der Reviere zur Futterstelle hin oder eine Einbeziehung derselben bei gleichzeitiger, mehr oder minder ausgeprägter Größenabnahme des jeweiligen Territoriums. Neben dieser Revierverkleinerung kam es bei einigen Kohlmeisen in den Jahren 1983 und danach zu deutlichen intraspezifischen Überlappungen oder gar zu einer totalen Auflösung der Reviere bis zu drei Wochen vor Ablage der ersten Eier. Je weiter dabei die Reviere von der Futterstelle entfernt lagen, um so länger existierten sie und um so größer wurden sie.

Im Gebiet ohne Zusatzfutter hatten die Territorien der Kohlmeisen in beiden Untersuchungsjahren eine deutlich größere Flächenausdehnung. Innerartliche Revierüberlappungen konnten hier nicht registriert werden (vgl. 4.3.3).

Die in der Literatur beschriebenen Fluktuationen bezüglich der Territorialstruktur und -größe (KLUYVER 1951, HINDE 1952) oder die Ergebnisse hinsichtlich der Mechanismen zur Populationsregulation (KLUYVER & TINBERGEN 1954, DHONDT & HUBLÉ 1968b, DHONDT 1970 und 1971, KREBS 1971 und 1977, KLONP 1980) sind offenbar maßgeblich vom Nahrungsangebot abhängig.

Nach der vorliegenden Untersuchung beeinflusste die ganzjährig verabreichte Zusatznahrung Dauer, Struktur und Größe der Territorien im Laufe einer Balzsaison in besonderem Maße. Adulte, ranghöhere Kohlmeisen hatten oft kleinere Reviere als rangniedrige, meist juvenile Individuen (vgl. dagegen DHONDT & HUBLÉ 1968b). Kleine Reviere sind meist die mit der besten Nahrungsbasis (z. B. MÜLLER 1974, ELLENBERG 1974, 1978, REMMERT 1980).

Zwar wurden zu Anfang einer Balzsaison im Spätwinter neue Reviere ausgebildet, die aber noch kleiner als im Vorjahr waren und noch kürzer überhaupt existierten. Eine Bildung von herbstlichen Revieren entfiel völlig (vgl. hierzu KLUYVER 1951, HINDE 1952).

Die deutliche Reduktion der Reviergrößen bis hin zur völligen Auflösung der Revierstrukturen wurde durch eine einhergehende Verminderung der Gesangesaktivitäten sowie der intra- und interspezifischen Territorialkämpfe induziert (s. Tabellen 3 und 4 und 4.5.2). Dies wurde besonders deutlich beim Vergleich der Ergebnisse zwischen dem Untersuchungs- und Kontrollgebiet.

Die Reduzierung der Gesangesintensitäten sowie die Vorverlegung der deutlich geringeren Gesangesmaxima (im Vergleich zum Vorjahr) in die Wintermonate Januar/Februar lassen den Schluß zu, daß die Triebkraft hierzu im nicht limitierten, zusätzlichen Nahrungsangebot zu suchen ist. Eine der Hauptfunktionen des Gesanges, Reviere abzugrenzen, zu verteidigen und die Nahrungsressource zu sichern (z. B. HINDE 1952, THIELCKE 1970, REMMERT 1980, BERGMANN & HELB 1982), verlor nun offenbar an Bedeutung. Daß dennoch ein Gesangeshöhepunkt im Spätwinter mit weniger Strophen vorlag, könnte an dem im Winter knapperen Nahrungsangebot in der Umgebung liegen, denn neben dem Zusatzfutter wurden auch natürliche Nahrungsquellen mehr

oder minder intensiv genutzt. Die Tatsache der Reduzierung der Gesangesaktivitäten infolge des maximalen Nahrungsangebotes ist um so bemerkenswerter, als nach PODARNEVA & DAVIDOVA (1967) zit. bei THIELCKE (1970) um so mehr Männchen einer Vogelart singen, je größer die Populationsdichte ist. Im Normalfall ist dies sicher richtig, denn eine hohe Populationsdichte bedingt nicht immer ein ausreichendes Nahrungsangebot, oft muß um eine limitierte Ressource heftig gekämpft werden (REMMERT 1979, 1980).

Ein weiterer Faktor, der die normalen Revierverteidigungsmechanismen verringert, könnte das gegenseitige Kennen und Tolerieren der Nachbarn und deren Verhaltensweisen sein, wobei nicht nur die Gesänge einer jeweiligen Art, sondern auch die Lautäußerungen der betreffenden Individuen erkannt wurden. Dadurch war es vielen Vögeln möglich, die bequem erreichbare Zusatzressource sehr gut zu nutzen. Nur im Winter, wenn natürliche Nahrungsquellen nur schlecht oder gar nicht verfügbar waren, kam es nahe der Futterstelle zu vorübergehenden Wechselgesängen oder Drohgebärden. Ernsthafte Kämpfe waren dabei selten zu beobachten. In der Regel wurden entweder die Reviergrenzen toleriert oder zwecks Aufsuchen der Futterstelle mehrmals am Tage durchflogen. Gesangeswarten direkt am Futterplatz ermöglichten intraspezifische Revierüberlappungen, innerhalb dieser eventuelle Eindringlinge meist vollends toleriert wurden. Die Reduktion der intra- und interspezifischen Revierverteidigungsmechanismen während einer Balzseason und von Jahr zu Jahr war offensichtlich auf das maximale Nahrungsangebot zurückzuführen, wodurch eine insgesamt größere Populationsdichte möglich wurde.

Am Futterplatz selbst trat mit 61 Vogelarten, die entweder direkt von der Zusatznahrung Gebrauch machten, oder, wie viele Beutegreifer, indirekt von dieser Nahrungsquelle profitierten indem sie ihrerseits Vögel oder Kleinsäuger verzehrten, eine hohe Anzahl auf. Als Ausnahmeerscheinung muß das Auftreten eines Karminimpel-♂ *Carpodacus erythrinus* am Sommerfutterplatz im Jahr 1982 gelten. Je ein Männchen hielt sich in den Sommermonaten 1980/81/82 und 1984 im Untersuchungsgebiet auf (TAMM & KRAFT 1982, KRAFT 1983 und 1984).

Von 16 Vogelarten, die sich nahe der Futterstelle aufhielten, fehlte ein direkter Nachweis an derselben. Des weiteren schienen viele Arten im Zusatzfutter nur eine gelegentliche Ersatznahrung zu finden (z. B. Grasmücken, Laubsänger und andere Weichfresser). Aussagen über die Auswirkungen des Zusatzfutters auf die Populationsdynamik solcher Arten sind daher nicht möglich gewesen. Die hohe Anflugfrequenz am Futterhaus der ein- bzw. mehrjährigen Kohlmeisen und anderer Vogelarten während der Brutsaison sowie die Nutzung des Zusatzfutters durch juvenile Meisen nach der Brutzeit ist um so bemerkenswerter, als es sich 1982 und 1983 um ausgezeichnete Insektenjahre handelte (BERGER 1983, MÖLLER 1983). Es herrschte also kein Mangel an natürlicher Nahrung und dennoch wurde gerade zu dieser Zeit enorm viel Zusatzfutter verbraucht (vgl. dagegen SCHMIDT & WOLFF 1985). Bei ihren Untersuchungen konnten SCHMIDT & WOLFF (1985) ebenfalls einen hohen Anteil an Jungmeisen nachweisen, die von August bis März bestehende Futterstellen mit Sonnenblumenkernen besuchten. Dieses Faktum erklären die Autoren damit, daß Jungmeisen offensichtlich wegen ihrer geringen Ortskenntnis und damit geringeren Fähigkeit, die natürlichen Nahrungsressourcen zu erschließen, stärker auf Ersatznahrung angewiesen sind. Nach meinen Untersuchungen spielte die geringere Ortskenntnis keine entscheidende Rolle, denn sofort nach dem Flüggewerden wurden die jungen Meisen von ihren

Eltern an die Futterstelle herangeführt und dort auch gefüttert, wodurch ein Kennenlernen der optimalen Ressource möglich wurde. Es entfiel somit die Notwendigkeit, natürliche Nahrungsquellen stärker in Anspruch zu nehmen.

Die durch das Zusatzfutter stark manipulierte tagesrhythmische Aktivitätsverteilung mit den jeweiligen Anflugmaxima in den späten Vormittags- und Mittagsstunden, steht im Widerspruch zu den normalen Aktivitätsphasen bei Vögeln (vgl. ASCHOFF 1955, LÖHRL 1958, ASCHOFF & WEVER 1962, STIERHOF 1963, WIEDORN 1965 u. a.). Lediglich SCHMIDT (1966) ermittelte bei Anflugskontrollen am Winterfutterplatz während der Mittagszeiten die höchsten Aktivitäten. Diese Ergebnisse lassen sich durchaus mit den vorliegenden Befunden während der Aufzuchtzeit vergleichen.

Die Gründe der höheren mittäglichen Anflugsaktivitäten und das Verfüttern der aufgenommenen Zusatznahrung an die Jungvögel könnten darin zu suchen sein, daß die meisten Kohlmeisen und andere Vogelarten nach dem Wachwerden zunächst in unmittelbarer Nestumgebung Futter suchten und erst später die bequemere Nahrungsquelle frequentierten. Aus diesem Grunde scheidet auch ein aktives Vermeiden interspezifischer Konkurrenz am Futterplatz aus. Eventuell könnte die weniger energiezehrende Nahrungsaufnahme am Futterplatz gerade zur wärmsten Tageszeit eine Rolle gespielt haben. Durch die Menge der angebotenen Nahrung war es überdies möglich, pro Zeiteinheit mehr Futter aufzunehmen und damit wurde zum einen die tägliche Aktivitätszeit reduziert, während andererseits mehr Zeit für Baden, Gefiederpflege und Ruhen, aber auch für Gesang (nicht bei Kohlmeisen) zur Verfügung stand. Die große Ansammlung von Vögeln an der Futterstelle ließ eine Konkurrenz um diese Ressource nicht ausbleiben, wobei intra- und interspezifische Auseinandersetzungen hauptsächlich in den Wintermonaten vorkamen (s. auch KLUYVER 1951, SCHMIDT 1966, ELZANOWSKI 1979, LÖHRL 1981, VON FRISCH 1983, SCHMIDT & WOLFF 1985). Im Verlaufe einer Aktivitätsperiode am Futterplatz wurden jedoch einerseits alle Kurzangriffe meist ganz, seltener bis auf Drohungen, reduziert, andererseits bildeten sich Rangordnungen aus, die einer Vielzahl von Arten und Individuen ein simultanes Fressen ermöglichten. Die Gründe hierfür könnten zum einen in der speziellen Zusammensetzung und Menge des Futters liegen (Sämereien, Eiweiß-, Fett- und Kohlehydratmischung), welches eine nahrungsökologische Konkurrenz wegen unterschiedlicher Ansprüche ohnehin limitiert, zum anderen in gegenseitigem Kennen und zum Teil aggressionsfreien Akzeptieren eines artfremden oder arteigenen Fraßpartners.

Diese Faktoren machten die Nutzung einer optimalen Nahrungsressource im Biotop möglich, ohne daß es zu nennenswerten Schädigungen der beteiligten Arten bzw. Individuen kam.

Zusammenfassung

In einem 19 ha großen Eichen-Buchen-Fichten-Mischwald mit angrenzenden freien und bebauten Flächen wurden die Auswirkungen von ganzjährig verabreichtem Futter auf die Siedlungsdichte und Territorialbiologie freilebender Vögel untersucht und mit einer ähnlich strukturierten ebenfalls 19 ha großen Kontrollfläche (ohne Zusatzfutter) verglichen.

Im Gebiet mit zusätzlichem Futter wurden farbige Beringungen an Vögeln durchgeführt. Die Untersuchungen wurden im wesentlichen an der Kohlmeise *Parus major* gemacht.

Im Kontrollgebiet wurden nur Jungvögel farbig beringt. Vergleichsuntersuchungen zwischen

dem Kontroll- und Untersuchungsgebiet fanden nur in den Jahren 1983 und 1984 statt, um die Auswirkungen des Zusatzfutters zu beurteilen.

Siedlungsdichteuntersuchungen fanden im Kontrollgebiet von 1980 bis 1984, im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1987 statt. Die Fütterungsversuche werden in letzterem bis dato noch durchgeführt und konnten in der vorliegenden Untersuchung bis inklusive 1987 bewertet werden.

Folgende Ergebnisse wurden erzielt:

- die Abundanz aller Arten stieg im Untersuchungsgebiet von 1982 54,7 Rev./10 ha auf 135,3 Rev./10 ha im Jahr 1984
- im Kontrollgebiet betrug sie im Jahr 1984 94,7 Rev./10 ha
- bei der Kohlmeise stieg die Siedlungsdichte im Gebiet mit Zusatzfutter deutlich an, während sich der Bestand auf der Kontrollfläche nur unwesentlich veränderte
- zu einem deutlichen Dichteanstieg kam es im Untersuchungsgebiet auch bei den wichtigsten Höhlen- und Freibrütern, so stieg sie in fünf Jahren um mehr als das Dreifache an, während die Siedlungsdichte derselben Arten im Kontrollgebiet 1980 und 1984 denselben Wert aufwies
- trotz geeigneten Lebensraumes siedelten auf der Kontrollfläche keine Feldsperlinge, während im Untersuchungsgebiet die Siedlungsdichte von 1 Paar 1981 auf 11 Paare im Jahr 1984 anstieg
- im Untersuchungsgebiet erreichte die Siedlungsdichte ausgewählter Höhlenbrüter im Jahr 1984 ihren höchsten Wert, bis 1986 fiel sie wieder ab, stieg aber 1987 wieder leicht an
- die Kohlmeise erreichte im Jahr 1985 mit 31 Rev./19 ha ihren höchsten Wert, wobei zu beachten ist, daß das eigentlich mögliche Brutareal nur etwa 8 ha umfaßt. In den Jahren 1986 und 1987 sank die Dichte etwas ab, lag aber noch weit über den Werten vor Fütterungsbeginn
- eine unbegrenzte Siedlungsdichtesteigerung ist offenbar auch bei maximalem Futterangebot nicht zu erreichen. Nistplatzkonkurrenz und Dichteregulation von Räubern spielen hierbei eine entscheidende Rolle (KRAFT in Vorber.)
- viele Territorien der Kohlmeise zeigten im Untersuchungsgebiet eine starke Ausrichtung zur Futterstelle hin, mit gleichzeitiger Reduktion der Reviergrößen (1982); in den Folgejahren kam es frühzeitig in der Brutsaison zu intraspezifischen Revierüberlappungen und schließlich zur völligen Auflösung der Grenzen
- je weiter die Kohlmeisenreviere vom Futterplatz entfernt waren, um so größer waren sie und um so länger existierten sie überhaupt
- im Kontrollgebiet waren alle Reviere deutlich gegeneinander abgegrenzt und erreichten viel größere Flächenausdehnungen
- die im Untersuchungsgebiet nahe der Futterstelle nistenden Kohlmeisen zeigten nur geringe Gesangesintensitäten und intra- und interspezifische Territorialauseinandersetzungen, wobei Aggressionshandlungen und Gesänge von Jahr zu Jahr seltener wurden
- die Anflugszahlen markierter Kohlmeisen am Futterhaus waren in allen Untersuchungsjahren zur Brut- und Aufzuchtzeit der Jungvögel am höchsten
- daraus resultierte ein hoher täglicher Futterverbrauch, der mit durchschnittlich 2 kg pro Tag im Juni 1984 seinen höchsten Wert erreichte
- der Anteil der Jungmeisen an allen markierten Kohlmeisen am Futterhaus betrug am jeweiligen Jahresende 1982 71,7%, 1983 43,6% und 1984 48,8%
- die Auswirkungen der Zusatzfutterquelle auf die Brutbiologie und die Verwandtschaftsverhältnisse waren sehr deutlich (KRAFT in Vorber.)
- bei der Aktivitätsregistrierung mittels einer frequenzmodulierten Lichtschranke waren in den Monaten Juni bis August 1984 jeweils um die Mittagszeit sehr hohe Aktivitäten am Futterplatz zu verzeichnen
- aus der Konkurrenz an der Futterstelle, die im Winter größer war, entwickelte sich eine intra- und interspezifische Rangordnung, die neben dem Bekanntheitsgrad ein simultanes Fressen ermöglichte

Summary

Studies on the Effects of Additional Food Provision on the Breeding Density and Territorial Behaviour of Woodland Birds

The effects of additional food provision all over the year on the breeding density and territorial biology of some bird species was studied in a 19 hectare oak-beech-spruce mixed forest with adjacent open areas near Marburg/West Germany. A control site of similar size and structure was taken for comparison, where no extra food was available.

In the study area with additional food the birds have been marked by colour banding. In the control site only fledglings have been marked. The investigation centered on the Great Tit *Parus major*.

For judging the effects of the extra food supply comparative studies have been made only in the years of 1983 and 1984. In the site with extra food the studies could be extended up to 1987, the results of which are included in this paper.

The most prominent results are:

- The abundance of all species increased in the extra food site (EFS) from 54.7 territories per 10 hectares to 135.3 t/10 ha in 1984.
- For the control site (CS) the results were 94.7 t/10 ha.
- Great Tit's density increased markedly in the EFS whereas it remained virtually unchanged in the CS.
- A marked increase was found in the EFS also for the most numerous hole and free nesting bird species, the combined breeding density of which tripled in five years. By comparison the value for the CS remained unchanged with respect to 1980 in 1984.
- Despite an obviously suitable habitat no Tree Sparrows nested in the CS, but in the EFS the number of breeding pairs increased from one in 1981 to 11 in 1984.
- Abundance of the hole nesting guild attained its peak value in 1984 and decreased up to 1986 but showed a slight increase again in 1987.
- Great Tit's breeding density attained its highest value with 31 territories per 19 hectares in 1985. The density value is even higher if one takes the real potential for breeding into account which comprises only 8 of the 10 hectares. Breeding density decreased somewhat in 1986 and 1987 but remained far above the level before the beginning of the extra food supply experiment.
- A virtual unlimited increase in breeding density is not possible, obviously, even with maximal food availability. Breeding performance is influenced by competition for nesting holes and natural enemies may exert some density regulation (KRAFT in prep.).
- In the EFS study many territories were oriented somewhat towards the feeder and showed a simultaneous reduction in size (situation 1982). In the course of the next years an early overlapping of territories took place which led to a complete breakdown of intraspecific territoriality later on in the breeding season.
- Great Tit territory size increased with increasing distance from the feeder and distant territories proved to be more stable than near ones.
- Territories in the CS generally were much larger and well defended.
- Great Tits breeding in the EFS near the feeder showed quite low levels of song intensity and intraspecific as well as interspecific aggression. Aggression and song intensity decreased over the years following the onset of the extra food supply.
- Visit frequencies of banded Great Tits at the feeder reached highest values in all years during the feeding periods of the nestlings.
- The daily food consumption, consequently, was maximal with an average of 2 kg per day in June 1984.

- The percentage of Juveniles visiting the feeder was 71.7% by the end of 1982, 43.6% and 48.8% by the end of 1983 and 1984 respectively. Percentage is calculated on the basis of all marked Great Tits.
- The extra food supply greatly influenced the breeding performance and kinship relations within the local population (KRAFT in prep.).
- From June to August 1984 registration of activity at the feeder measured by a frequency modulated sensor gave high values around noon.
- An inter- and intra-specific dominance hierarchy developed over time which enabled the birds to take food from the feeder with low levels of aggressive display. Personal acquaintance was important in this process, obviously.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1955): Die Aktivität gekäfigter Grünfinken im 24-Stunden-Tag bei unterschiedlich langer Lichtzeit mit und ohne Dämmerung. *Z. Tierpsych.* 12: 254–265.
- & R. WEVER (1962): Beginn und Ende der Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* 103: 2–27.
- BAHRMANN, U. (1937): Begünstigt die Fütterung freilebender Vögel die Standorttreue? *Orn. Beob.* 34: 73–76.
- BALEN, J. H. VAN (1980): Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143–164.
- BERGER, M. (1983): Ökologische Untersuchungen an Grashüpfern – Populationsökologie und Nahrung. – Diplomarbeit am FB Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- BERGMANN, H. H. & H. W. HELB (1982): Stimmen der Vögel Europas BLV München.
- & H. ZUCCHI (1980): Ein Tag im Leben eines Buchfinken – zugleich ein biologiedidaktisches Experiment. Aus der Schulpraxis. Osnabrück.
- BERNDT, R. (1941): Über die Einwirkung der strengen Winter 1928/29 und 1939/40 und den Einfluß der Winterfütterung auf den Brutbestand der Meisen. *Gef. Welt* 70: 7–12.
- (1949): Zwölf Jahre Kontrolle des Höhlenbrüterbestandes eines nordwestsächsischen Parkes. *Beitr. Vogelkunde*: 1: 1–20.
- & M. HENS (1967): Die Kohlmeise, *Parus major*, als Invasionsvogel. *Vogelwarte* 24: 1.
- & W. WINKEL (1981): Bestandsentwicklung höhlenbrütender Waldvögel. *Umschau* 12: 374–375.
- BROMSSEN, A. VON & C. JANSSON (1980): Effects of food addition to Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *P. cristatus* at the time of breeding. *Ornis. Scand.* 11: 173–178.
- BUB, H. & H. OELKE (1980): Markierungsmethoden für Vögel. Neue Brehm-Bücherei.
- O'CONNOR, J. R. (1980): Pattern and process in Great Tit (*Parus major*) populations in Britain. *Ardea* 68: 165–183.
- DECKERT, G. (1962): Zur Ethologie des Feldsperlings (*Passer m. montanus* L.). *J. Orn.* 103: 428–486.
- DHONDT, A. A. (1970/71): De regulatie der aantallen in Gentse Koolmeespopulaties (*Parus m. major* L.), Dissertation Rijksuniv. Gent.
- & J. HUBLÉ (1968b): Age and territory in the Great Tit (*Parus m. major* L.), *Angewandte Ornithologie* 3: 20–24.
- DIERCKSEN, R. & P. HÖNER (1963): Quantitative ornithologische Bestandsaufnahmen im Raum Ravensburg-Lippe. *Abh. Landesm. Naturkunde Münster* 25: Heft 3.
- ELLENBERG, H. (1974): Beiträge zur Ökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L. 1758), Daten aus dem Stammhamer Versuchsgehege. Dissertation Kiel.
- (1978): Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa. *Spixiana/München Suppl.* 2: 1–211.

- ELZANOWSKI, A. (1979): Próba ustalenia wpływu zimowego dokarmiania na liczebnośćsikor w borach sosnowych, Ermittlungsversuch des Einflusses der Winterfütterung auf den Meisenbestand in Kiefernwäldern, Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Warszawa 551: 43–61.
- ENOKSSON, B. & G. NILSSON (1983): Territory size and population density in relation to food supply in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves), *J. Animal Ecol.* 52: 927–935.
- FRISCH, O. VON (1983): Vögel als Wintergäste, Gräfe und Unzer München.
- GIBB, J. A. (1960): Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis* 102: 163–208.
- & M. M. BETTS (1963): Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland Pine. *J. Animal Ecol.* 32: 489–533.
- GILBERT, B. S. & C. J. KREBS (1981): Effects of extra food on *Peromyscus* and *Clethrionomys* populations in the southern Yukon. *Oecologia* 51: 326–331.
- GRANT, P. R. & B. R. GRANT (1980): annual variation in finch numbers, foraging and food supply on Isla Daphne Major, Galápagos. *Oecologia* 46: 55–62.
- GREENWOOD, P. J., HARVEY, P. H. & C. M. PERRINS (1978): Inbreeding and dispersal in the Great Tit. *Nature* 271: 52–54.
- HINDE, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour Suppl.* 2: 1–201.
- (1956): The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340–369.
- HOWARD, H. E. (1935): Territory and food. *British Birds* 28: 285–287.
- IMMELMANN, K. (1979): Einführung in die Verhaltensforschung, Berlin und Hamburg.
- JANSSON, C., EKMAN, J. & A. VON BRÖMSSSEN (1981): Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp.. *Oikos* 37: 313–322.
- JONES, P. J. (1972): Food as a proximate factor regulating the breeding season of the Great Tit (*Poarus major*), *Proc. Int. Orn. Congr.* 15: 657–658.
- KÄLLANDER, H. (1974): Advancement of laying of Great Tits by the provision of food. *Ibis* 116: 365–367.
- (1981): The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and Blue Tit *P. caeruleus*. *Ornis. Scand.* 12: 244–248.
- KEIL, W. & S. PFEIFER (1958): Versuche zur Steigerung der Siedlungsdichte höhlen- und freibrütender Vogelarten und ernährungsbiologische Untersuchungen an Nestlingen einiger Singvogelarten in einem Schadgebiet des Eichenwicklers (*Tortrix viridina* L.) im Osten von Frankfurt am Main. *Biol. Abhandl.* 15/16: 1–49.
- KLOMP, H. (1980): Fluctuations and stability in great tit populations. *Ardea* 68: 205–224.
- KLUYVER, H. N. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1–135.
- & L. TINBERGEN (1954): Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. Nederl. Zool.* 10: 265–289.
- KRAFT, M. (1983): Territorialität und Rangordnung bei freilebenden Vögeln. Diplomarbeit am FB Biologie der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- (1983): Schwanzmeise bis Kolkrabe in: Vogelkundliche Jahresberichte Kreis Marburg-Biedenkopf 1: 51–61.
- (1984): Erneute Beobachtungen von Karmingimpeln (*Carpodacus erythrinus*) in Marburg 1982 und 1984. *Vogel und Umwelt* 3: 178–182.
- (1984): Schwanzmeise bis Kolkrabe in: Vogelkundliche Jahresberichte Marburg-Biedenkopf 2: 76–88.
- (1986): Die Bedeutung eines maximalen Nahrungsangebotes für die Populationsdynamik bei freilebenden Vögeln. Dissertation am FB Biologie der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- KREBS, J. R. (1971): Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology* 52: 2–22.
- (1977): Optimal foraging: theory and experiment. *Nature* 268: 583–584.

- & K. T. DELONG (1965): A microtus population with supplemental food. *J. Mammal.* 46: 566–573.
- LACK, D. (1954): *The natural regulation of animal numbers.* Oxford, Clarendon Press.
- (1955): British Tits (*Parus spp.*) in nesting boxes. *Ardea* 43: 50–84.
- (1964): A long-term study of the Great Tit (*Parus major*), *J. Animal Ecol.* 33. Suppl.: 159–173.
- (1966): *Population studies of birds.* Oxford, Clarendon Press.
- LEISLER, B., HEINE, G. & K. H. SIEBENROCK (1983): Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmätzer (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pleschanka*) in Kenia, *J. Orn.* 124: 393–413.
- LÖHRL, H. (1958): Das Verhalten des Kleibers. *Z. Tierpsychol.* 15: 191–252.
- (1981): Vogel am Futterplatz – Vogelverhalten im Winter beobachtet. Stuttgart.
- LORENZ, K. (1963): *Das sogenannte Böse.* Wien.
- MÖLLER, K. H. (1983): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an den Libellen der Lahnberge. Diplomarbeit am FB Biologie der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- MÜLLER, F. J. (1974): Territorialverhalten und Siedlungsstruktur einer mitteleuropäischen Population des Auerhuhns *Tetrao urogallus major* C. C. Brehm. Dissertation Universität Marburg/Lahn.
- NEWTON, J., MARQUISS, M., WEIR, D. N. & D. MOSS (1977): Spacing of sparrow hawk nesting territories. *J. Animal Ecol.* 46: 425–441.
- NICE, M. M. (1933): The theory of territorialism and its development. *Vogelzug* 2: 104.
- PETERS, D. S. (1965): Methoden qualitativer Bestandsaufnahmen bei Vögeln. *J. Orn.* 106: 398–399.
- PFEIFER, S. (1953): Vorläufiger Bericht über Versuche zur Steigerung der Siedlungsdichte höhlen- und buschbrütender Vogelarten auf forstlicher Kleinfläche. *Biol. Abhandl.* 6: 3–20.
- PUCHSTEIN, K. (1966): Zur Vogelökologie gemischter Flächen. *Vogelwelt* 87: 161–176.
- REMMERT, H. (1978): Forschungsziel und Forschungsmethodik. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 17: 1–7.
- (1979): Elefanten haben Vortritt. *Nationalpark*: 18–20.
- (1980): *Ökologie – Ein Lehrbuch*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- (1982): Warum und zu welchem Ende studieren wir ökologische Ornithologie? *Seevögel*, Sonderband: 83–85.
- SAMPSON, F. B. & S. J. LEWIS (1979): Experiments on population regulation in two North American parids. *Wilson Bull.* 91: 222–233.
- SCHIERMANN, G. (1930): Studien über Siedlungsdichte im Brutgebiet, *J. Orn.* 78: 137–180.
- SCHMIDT, K. H. & J. STEINBACH (1983): Niedriger Bruterfolg der Kohlmeise (*Parus major*) in städtischen Parks und Friedhöfen, *J. Orn.* 124: 81–83.
- & S. WOLFF (1985): Hat die Winterfütterung Einfluß auf Gewicht und Überlebensrate von Kohlmeisen (*Parus major*)? *J. Orn.* 126: 175–180.
- SCHMIDT, K. & E. HANTGE (1954): Studien an einer farbig beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*). *J. Orn.* 95: 130–173.
- SCHMIDT, W. (1966): Die Nahorientierung bei Vögeln, *Wiss. Hausarbeit an der J.-W.-v.-Goethe-Universität Frankfurt/Main.*
- SCHÜZ, E. (1948): Verwendungsweise von Farbringen bei der Planberingung am Nistplatz. *Vogelwarte* 15: 44–47.
- SCHWAN, A. (1920): Vogelgesang und Wetter physikalisch-biologisch untersucht. Vorläufige Mitteilung. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere* 180: 341–347.
- SMITH, J. N. M., MONTGOMERIE, R. D., TAITT, M. J. & YOM TOV, Y. (1980): A winter feeding experiment on an island song sparrow population. *Oecologia* 47: 164–170.
- STIERHOF, H. (1963): Ein Versuch zur differenzierten Fütterungsfrequenzmessung bei Kohlmeise (*Parus major*) und Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). *Angew. Orn.* 1: 164–172.
- STRESEMANN, E. (1941): Ausgabe von Farbringen. *Orn. Monatsber.* 49: 67–68.

- SULLIVAN, T. P., SULLIVAN, S. D. & C. J. KREBS (1983): Demographic responses of a chipmunk (*Eutamias townsendii*) population with supplemental food. *J. Animal Ecol.* 52: 743–755.
- SUNKEL, W. (1961): Vogelfang für die Beringung im Sommer. *Vogelring* 30: 4.
- (1971): Vogelberingung. *Vogelring* 33: 107.
- TAITT, M. J. (1981): The effect of extra food on small rodent populations: I. Deermice (*Peromyscus maniculatus*), *J. Animal Ecol.* 50: 111–124.
- & C. J. KREBS (1981): The effect of extra food on small rodent populations: II. Voles (*Microtus townsendii*). *J. Animal Ecol.* 50: 125–137.
- GIBBS, J. H. W., C. J. KREBS & Z. DUNDJERSKI (1981): The effect of extra food and cover on declining populations of *Microtus townsendii*. *Can. J. Zool.* 59: 1593–1599.
- & C. J. KREBS (1983): Predation, cover and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*. *J. Animal Ecol.* 52: 837–848.
- TAMM, J. C. & M. KRAFT (1982): Karmingimpel (*Carpodacus erythrinus*) übersommerte 1980 und 1981 in Marburg/Lahn. *Vogel und Umwelt* 2: 59–61.
- THIELCKE, G. (1970): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. *Vogelwarte* 25: 204–229.
- TINBERGEN, N. (1957): The functions of territories. *Bird Study* 4: 14–27.
- WAGNER, G. (1975): Siedlungsdichteuntersuchungen an der Sommervogelpopulation verschieden alter Bestände der Kiefer (*Pinus silvestris*) im Burgwald, Landkreis Marburg-Biedenkopf, Staatsexamensarbeit Universität Marburg/Lahn.
- WIEDORN, M. (1965): Beobachtungen an Kohl- und Blaumeisen am Futterhaus. Staatsexamensarbeit am Zool. Inst. Frankfurt/Main.
- WIEHE, H. (1973): Über die Auswirkungen von Störungen (menschlicher Einfluß) auf den Brutvogelbestand eines Bruchwaldes bei Braunschweig. *Vogelwelt* 94: 161–175.
- (1981): Auswirkungen von ganzjährig verabreichter zusätzlicher Nahrung auf Brutbiologie und Siedlungsdichte von Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*). *Orn. Mitt.* 33: 90–92.
- WILHELMI, W. (1982): Untersuchungen zur Biologie und Ökologie von höhlenbrütenden Vögeln auf den Lahnbergen. Staatsexamensarbeit am FB Biologie der Philipps-Univ. Marburg/Lahn.
- YOM TOV, Y. (1974): The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the crow (*Corvus corone* L.). *J. Animal Ecol.* 43: 479–498.
- ZINK, G. (1957): Untersuchungen an einer gekennzeichneten Population von Kohlmeisen (*Parus major*) in Möggingen-Radolfzell. *Vogelwarte* 19: 81–84.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Martin Kraft, FB Biologie (Zoologie) der Universität,
Lahnberge, D-3550 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [24 6 1988](#)

Autor(en)/Author(s): Kraft Martin

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Siedlungsdichte und Territorialbiologie freilebender Vögel bei zusätzlich verabreichtem Futter 555-590](#)