

JOSEF DONNER UND GERALD MAYER:

# DIE ABHÄNGIGKEIT DER FORTPFLANZUNGSRATE VOM LEBENSALTER BEI DER KOHLMEISE

Mit einer Abbildung und zwei Texttafeln

## E i n l e i t u n g

Der ungewöhnlich lange und harte Winter 1962/63 ließ ganz gefühlsmäßig den Eindruck entstehen, daß in der Vogelwelt schwere Verluste eingetreten seien. Wir waren daher überrascht, als wir in der Brutperiode 1963 in den Versuchsflächen der Vogelschutzstation Steyregg feststellten, daß die Zahl der Kohlmeisenbrutpaare gegenüber dem Vorjahr gleichgeblieben war. Da es aber durchaus möglich wäre, daß Tiere aus der Umgebung nach größeren Winterverlusten die freigewordenen Höhlen beziehen und so geringere Verluste vortäuscht werden, ist der Wert dieser Feststellung von vornherein recht fraglich.

Wesentlich mehr sagt die Untersuchung der Mortalität der Weibchen aus, die in diesem Fall leicht bestimmt werden konnte, da alljährlich alle brütenden Tiere kontrolliert wurden. Eine allgemeine Bearbeitung der Mortalität wurde von MAYER (1963) veröffentlicht und es seien hier nur die Verhältnisse in der Periode 1962/63 betrachtet. Von den 1962 brütenden 19 Weibchen wurden 11 in der Brutzeit 1963 wieder nachgewiesen. Dies entspricht einer Mortalität von 36,8 Prozent, während im Durchschnitt 1957 bis 1962 die jährliche Mortalität adulter Tiere 56,1 Prozent betrug.

Diese trotz des strengen Winters außergewöhnlich geringe Mortalität konnte nicht ohne Einfluß auf den Altersaufbau der Population geblieben sein. Es sei daher der Altersaufbau 1963 den Durchschnittswerten gegenübergestellt:

Altersstufe	1963	Durchschnitt
Einjährige	34,5 %	45,6 %
Zweijährige	41,5 %	28,0 %
Dreijährige	20,7 %	17,4 %
Vierjährige	3,1 %	8,7 %

Es zeigt sich hier vor allem ein Defizit bei den einjährigen Tieren, während die Altersklassen 3 und 4 etwa den gleichen Anteil an der Population ausmachen und die Unterschiede im Bereich normaler Schwankungen liegen.

Da nun die Möglichkeit besteht, daß allfällige Winterverluste vor allem die juvenilen Tiere betrafen, wurde auch die Mortalität dieser Altersklasse untersucht; zur Berechnung verwendeten wir die Methode von KLUJVER (1951). Als Ausgangswert wird dabei die Zahl der im Vorjahr ausgeflogenen Jungen benutzt. Da im vorliegenden Fall nur die brütenden Weibchen berücksichtigt werden, mußte diese Zahl halbiert werden. Als Zahl der Überlebenden gilt jene der im folgenden Jahr erstmals brütenden Tiere, wobei angenommen wird, daß sich Zu- und Abwanderung die Waage halten. Auf die Schwächen dieser Berechnungsmethode hat MAYER (1963) bereits hingewiesen. — 1962 flogen in Steyregg 102 Junge aus, 1963 traten acht erstmals brütende Weibchen auf. Es ergibt sich daraus eine Mortalität von 84,3 Prozent, während der Durchschnitt bei 84,5 Prozent liegt. Die Winterverluste waren also auch während des ersten Lebensjahres nicht größer als normal.

Das Defizit bei den einjährigen Tieren kann daher nicht durch Winterverluste hervorgerufen sein. Nun war die Witterung des Jahres 1962 für den Brutverlauf ausgesprochen ungünstig. Während bereits Ende März die ersten Föhntage verzeichnet wurden und die Temperatur bis Ende April auf 20 und 25 Grad anstieg, erfolgte am 2. Mai der erste Kaltluft einbruch mit Schneefällen bis ins Tal. Der ganze Mai war kalt und naß, die Schneefallgrenze lag bei 1000 Meter, am 2. Juni fiel Schnee in den Alpentälern. Erst am 21. Juni trat wieder warmer Wetter ein. Es ist verständlich, daß diese ungewöhnliche Witterung nicht ohne Einfluß auf den Brutfolg bleiben konnte. In diesem Jahr brachten nur 29,3 Prozent aller Eier ausgeflogene Junge. Der besseren Übersicht halber seien die Werte des Gesamtbruterfolges (ausgeflogene Junge pro 100 Eier) für die Jahre 1957 bis 1963 hier angeführt:

1957 . . . . . . . . . . . .	81,8
1958 . . . . . . . . . . . .	56,6
1959 . . . . . . . . . . . .	68,6
1960 . . . . . . . . . . . .	67,2
1961 . . . . . . . . . . . .	36,5
1962 . . . . . . . . . . . .	29,3
1963 . . . . . . . . . . . .	61,9

Die Aufstellung zeigt deutlich, daß der geringe Bruterfolg 1962 eine Ausnahmeerscheinung war. Nur das Jahr 1961 zeigt einen ähnlich niederen Wert, auch in diesem Jahr waren die Witterungsverhältnisse im Mai außergewöhnlich schlecht. Sicher scheint aber, daß die Verschiebungen im Altersaufbau nicht auf den strengen Winter, sondern auf den schlechten Bruterfolg im Jahre 1962 zurückzuführen sind. Es kann angenommen werden, daß dadurch eine geringere Populationsdichte im Winter und in Folge davon eine geringere Sterblichkeit der Altvögel hervorgerufen wurde. Allerdings hätte dies auch eine geringere Mortalität der Tiere des Jahrganges 1962 bedingen müssen, als sie dem Durchschnitt entspräche. Da dies nicht der Fall war, könnte hier von erhöhten Winterverlusten gesprochen werden.

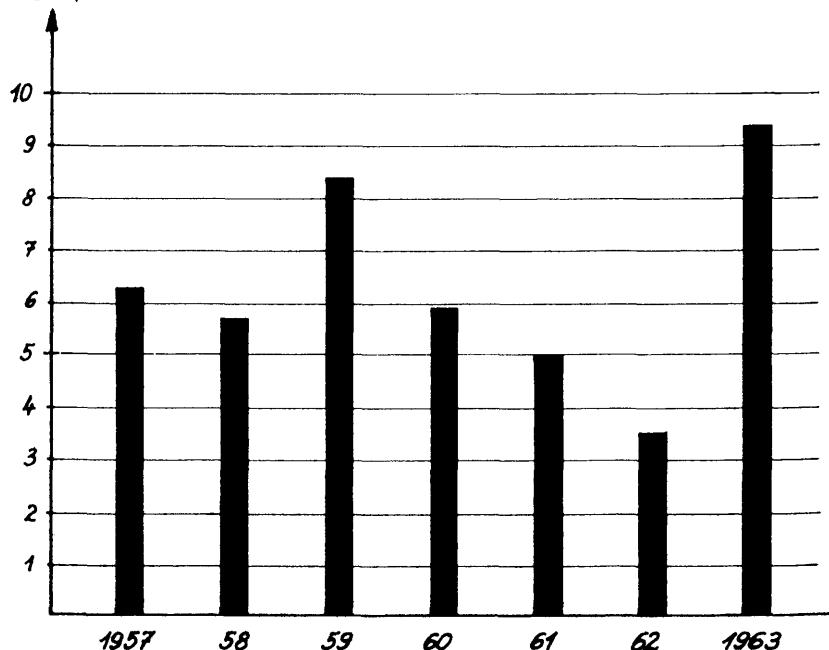
Während der Bearbeitung des Manuskriptes zu der vorliegenden Untersuchung erschienen einige Berichte über Verluste während des harten Winters 1962/63 bei Kohlmeisen. BERNDT et FRANTZEN (1964) berichten über eine Abnahme des Höhlenbrüterbestandes von 1962 auf 1963 und schreiben die festgestellte Abnahme ohne weitere Untersuchung der tatsächlichen Mortalität dem strengen Winter zu. Dieses Vorgehen scheint mir unberechtigt, da eine Abnahme des Brutbestandes ohne weiteres auch auf einen extrem schlechten Bruterfolg im Jahre 1962 zurückgeführt werden könnte. Auch WEINZIERL et HOLLENBACH (1964) verfallen auf den selben Fehler. Ihre Feststellung, daß in der Brutzeit 1962 infolge schlechterer Witterungsverhältnisse die Anzahl der Nistkästen von 73 Prozent auf 45 Prozent absank, entbehrt jeder Grundlage, da die schlechte Witterung wohl den Bruterfolg, aber nicht die Größe der Population beeinflussen kann. Es müßte also bei ihm, so wie auch in Steyregg, der Bruterfolg bereits 1961 sehr gering gewesen sein. Daß sie dann 1963 trotz „bestem Witterungsverlauf“ während der Brutperiode erneut auf 39 Prozent absank, ist nach dem schlechten Bruterfolg einer ohnedies schwachen Population 1962 gar nicht verwunderlich und braucht nicht auf Winterverluste zurückgeführt werden. Die beiden Beispiele zeigen hinreichend, daß Winterverluste nur durch Feststellung der Mortalität zu beweisen sind.

Nach den vorstehenden Ausführungen darf es wohl als sicher betrachtet werden, daß nach außergewöhnlich hohen Brutausfällen die Mortalität der adulten Tiere sinkt und im folgenden Jahr die zweijährigen und älteren Tiere einen höheren Anteil an der Brutpopulation stellen. LACK (1954) wies darauf hin, daß bei einer Reihe von Vogelarten die einjährigen Weibchen kleinere Gelege haben als die älteren;

für die Kohlmeise wurde dies von KLUJVER (1951) festgestellt. Wenn angenommen wird, daß größere Gelege auch eine höhere Zahl ausgeflogener Junge zur Folge haben, so wäre hier ein Regulationsmechanismus gegeben. Ein geringerer Bruterfolg in einem Jahr hätte eine geringere Mortalität der Alttiere und eine höhere Beteiligung von diesen an der nächsten Brut zur Folge. Dadurch würde aber in diesem Jahr die Zahl der ausgeflogenen Jungen größer und ein gewisser Ausgleich der Verluste des Vorjahres wäre gegeben. Leider wurde bisher dieser Frage noch keine Aufmerksamkeit geschenkt, die Überlegungen gingen nicht über die Feststellung der größeren Gelegestärken bei adulten Tieren hinaus.

Schon eine recht oberflächliche Betrachtung der Zahlen der ausgeflogenen Jungen und der Zahlen der ausgeflogenen Jungen pro Paar aus den letzten Jahren in Steyregg stützt die obige Arbeitshypothese. Die folgende Aufstellung ist nicht ganz korrekt, da während des in Frage stehenden Zeitraumes die Versuchsflächen verändert werden mußten, wobei aber die Zahl der Nisthöhlen und die Flächengrößen gleichblieben.

*Junge pro Paar*



	Ausgeflogene Jungen	Junge pro Paar
1957	150	6,3
1958	137	5,7
1959	242	8,4
1960	199	5,9
1961	125	5,0
1962	83	3,5
1963	216	9,4

Die durchschnittliche Zahl der ausgeflogenen Jungen pro Paar beträgt für diese Jahre 6,31; MAYER (1961) errechnete für die Jahre 1957 bis 1960 einen Mittelwert von 6,86.

Diese Aufstellung macht den schlechten Bruterfolg im Jahre 1962 mit 3,5 Jungen pro Paar, aber auch den geforderten außergewöhnlich guten Erfolg 1963 mit 9,4 Jungen pro Paar sehr deutlich. Ähnliches scheint auch in den Jahren 1958/59 der Fall gewesen zu sein, doch war es in diesen Jahren noch nicht möglich, den Altersaufbau der Brutpopulation sicher zu bestimmen.

Nach diesen sehr deutlichen Hinweisen erschien es uns notwendig, den ganzen Komplex des höheren Bruterfolges einer Population mit einem größeren Anteil an mehrjährigen Tieren genauer zu untersuchen. Dazu waren folgende Feststellungen zu treffen:

1. Unterschiede in den Gelegestärken bei den einzelnen Altersgruppen,
2. Unterschiede in der Zahl der ausgeflogenen Jungen,
3. Unterschiede in der Zahl der verlassenen Gelege und Bruten,
4. Unterschiede in der Zahl der Ersatzbruten nach verlorenen Erstbruten,
5. Unterschiede in der Zahl der Zweitbruten nach erfolgreichen Erstbruten,
6. Unterschiede in der Gesamtzahl der abgelegten Eier bei Erst- und Ersatz- bzw. Zweitbruten,
7. Unterschiede in der Zahl der ausgeflogenen Jungen bei Ersatzbruten,
8. Unterschiede in den Summen der ausgeflogenen Jungen aus Erst- und Zweitbruten.

Zur Klärung dieser Fragen standen uns die Daten aus den Jahren 1957 bis 1963 zur Verfügung. Aus diesem Material wurden jene Tiere ausgewählt, bei denen das Alter zweifelsfrei feststand. Es handelte sich dabei um 69 einjährige, 37 zweijährige, 18 dreijährige und 8 vier-

jährige Kohlmeisen. Diese Verteilung entspricht dem durchschnittlichen Altersaufbau der Population (MAYER 1963). Da die vorhandenen Daten für Drei- und Vierjährige schon recht gering sind, wurden diese Altersgruppen nur am Rande berücksichtigt und das Hauptaugenmerk auf die Feststellung von Unterschieden zwischen den beiden ersten Altersgruppen gelegt. Im übrigen zeigte es sich, daß die Unterschiede zwischen zwei-, drei- und vierjährigen Tieren sehr gering und in keinem Fall signifikant sind. Die Feststellung der Streuungsmaße (Standardabweichung) und die Untersuchungen auf Signifikanz wurden nach WEBER (1961) durchgeführt. Die vorliegende Arbeit kann als weitere Folge der Steyregger Kohlmeisenuntersuchungen gelten (DONNER et HÖNINGER 1961, MAYER 1961, 1962, 1963), die alle von den gleichen Versuchsflächen stammen. Die Umweltfaktoren wurden zuletzt von MAYER (1961 a) beschrieben.

### Gelegestärken bei Erstbruten

Die mittlere Gelegestärke der ersten Bruten beträgt bei den einzelnen Altersklassen:

Einjährige . . . . .	9,50 ± 1,59 Eier
Zweijährige . . . . .	10,43 ± 1,19 Eier
Dreijährige . . . . .	10,11 ± 1,45 Eier

Während zwischen den Gelegestärken bei zwei- und dreijährigen Tieren kein Unterschied besteht, ist die Differenz von 0,825 Eiern zwischen den Gelegestärken von ein- und zweijährigen Kohlmeisen signifikant ( $t = 3,08$ ,  $t > t_{0,01}$  bei  $f_D = 104$ ). Es darf also als erwiesen angesehen werden, daß einjährige Tiere kleinere Erstgelege haben. Die stärksten Gelege enthielten in allen Altersklassen zwölf Eier, und zwar bei Einjährigen in 10,1 Prozent, bei Zweijährigen in 21,7 Prozent und bei Dreijährigen in 27,7 Prozent aller Gelege. Der häufigste Wert betrug bei den Einjährigen neun und zehn Eier bei den Zweijährigen elf Eier und bei den Dreijährigen zehn Eier.

KLUJVER (1951) stellte Unterschiede in der Gelegestärke für neun Jahre fest. In acht Jahren war die Gelegestärke der älteren Tiere größer, jedoch nur in drei Fällen signifikant. Die durchschnittliche Gelegestärke der einjährigen Tiere betrug hier 8,43 Eier, die der älteren 9,02 Eier.

### Jungenzahlen bei Erstbruten

Die mittleren Zahlen der ausgeflogenen Jungen bei Erstbruten verteilen sich wie folgt auf die einzelnen Altersklassen:

Einjährige . . . . .	$7,78 \pm 2,30$	Junge
Zweijährige . . . . .	$7,61 \pm 2,64$	Junge
Dreijährige . . . . .	$8,58 \pm 1,93$	Junge

Die Unterschiede — soweit hier von solchen überhaupt gesprochen werden kann — sind in keinem Fall signifikant. Das bedeutet, daß die mehrjährigen Tiere trotz größerer Gelege in den ersten Bruten nicht mehr Junge zum Ausfliegen bringen als die einjährigen. Die Verluste während der Aufzucht der erfolgreichen ersten Bruten betragen bei den Einjährigen 16,67 Prozent der abgelegten Eier, bei den Zweijährigen jedoch 30,83 Prozent. Dieser Unterschied ist signifikant ( $t = 3,827$ ,  $t > t_{0,01}$  bei  $f_D = \infty$ ). Die größere Gelegestärke der älteren Tiere wird durch größere Verluste während der Aufzucht wieder ausgeglichen und wirkt sich in der Nachwuchsraten der Population nicht aus. Es zeigt sich also, daß die Untersuchung der Gelegestärken allein keinerlei Rückschlüsse auf die Fortpflanzungsrate zuläßt.

Die größte Jugendzahl war bei den Einjährigen 11, bei den Zweijährigen 12 und bei den Dreijährigen ebenfalls 12.

### Verlassene Gelege und Bruten

Der im vorhergehenden Abschnitt festgestellte Ausfliegeerfolg bezog sich nur auf die erfolgreichen Bruten. Eine — in manchen Jahren nicht kleine — Zahl von Gelegen oder Bruten geht jedoch zur Gänze verloren. Es wäre nun durchaus denkbar, daß diese Zahl der Totalverluste von Gelegen oder Bruten bei einjährigen Tieren größer ist als bei mehrjährigen. Die Totalverluste, bezogen auf die Zahl der begonnenen Bruten, betrugen bei Einjährigen 47,97 Prozent, bei Zweijährigen 37,83 Prozent und bei Dreijährigen 33,33 Prozent; die Unterschiede sind in keinem Fall signifikant.

Unter der Annahme, daß die einjährigen Tiere keinen größeren Anteil von Totalverlusten aufweisen, müßte gefordert werden, daß die Aufzuchtverluste, bezogen auf die Gesamtzahl der abgelegten Eier

— also einschließlich der verlorenen Bruten — bei den älteren Tieren ebenfalls höher sind. Tatsächlich aber betragen diese Verluste bei den Einjährigen 57,32 Prozent, bei den Zweijährigen aber nur 54,67 Prozent; diese Werte sind praktisch gleich. Das bedeutet aber, daß, nach der im vorigen Kapitel gemachten Feststellung der größeren Brutverluste bei mehrjährigen Tieren, bei den Einjährigen doch eine größere Zahl von Gelegen oder Bruten zur Gänze verlorengehen muß und so der Ausgleich im Bruterfolg hergestellt wird. Die hier errechneten Verlustquoten sind sicher etwas zu hoch, es dürften sich die beiden Jahre 1961 und 1962 mit ihren extrem schlechten Bruterfolgen ausgewirkt haben. Unter Ausschluß dieser beiden witterungsmäßig so ungünstigen Jahre liegen die entsprechenden Verlustquoten bei 48,49 Prozent (Einjährige) und 32,94 Prozent (Zweijährige). Diese Differenz ist signifikant ( $t = 3,8$ ,  $t > t_{0,01}$  bei  $f_D = \infty$ ). Dies bedeutet also, daß in Jahren mit normaler Maiwitterung die einjährigen Tiere doch größere Totalverluste an Gelegen und Bruten aufweisen und somit hier ein Einfluß des Alters auf die Nachwuchsraten der Population gegeben ist.

### Ersatzbruten

Die relativ hohe Zahl von Totalverlusten an Gelegen oder Bruten legt die Frage nahe, in welchem Verhältnis zur Zahl dieser Totalverluste Ersatzbruten getätigt werden. Bei den einjährigen Tieren kommen auf 100 verlorene Erstbruten 39,39 Ersatzbruten, bei den Zweijährigen jedoch 92,85. Der Unterschied zwischen diesen beiden Werten ist signifikant ( $t = 205$ ,  $t < t_{0,01}$  bei  $f_D = 85$ ). Bei den Einjährigen ist also der Anteil der Fälle, in denen der Verlust des ersten Geleges durch ein Ersatzgelege wenigstens teilweise wieder ausgeglichen wird, recht gering, während bei den Zweijährigen ein solcher Ausgleich die Regel ist. Die geringe Zahl von Fällen, in denen ältere Tiere keine Ersatzgelege hervorbringen, kann wohl damit erklärt werden, daß hier das Weibchen im Verlauf der ersten Brut zugrundeging. TINBERGEN (1946 laut LACK 1954) stellt fest, daß im Mai 5,7 Prozent einer Kohlmeisenpopulation allein durch den Sperber getötet wurden, während in unserem Fall 2,7 Prozent aller zweijährigen Tiere nach erfolgloser Erstbrut nicht zu einer Ersatzbrut schritten. Dieser Wert liegt also durchaus in der Größenordnung der möglichen natürlichen Verluste an Altvögeln. Die Tatsache, daß ältere Tiere im

Gegensatz zu den einjährigen den Verlust des ersten Geleges bzw. der ersten Brut durch ein Nachgelege ausgleichen, ist bei einem höheren Anteil dieser Tiere an der Brutpopulation für die Fortpflanzungsrate von Bedeutung.

### Zweitbruten

In jeder Kohlmeisenpopulation schreitet eine wechselnde Anzahl von Tieren nach erfolgreichem Abschluß der ersten Brut zu einer zweiten. KLUJVER (1951) macht deutlich, daß der Anteil der zweiten Bruten von einer Reihe von Faktoren wie Biotop, Legebeginn bei den Erstbruten, Populationsdichte und auch vom Alter der Tiere abhängig ist. Für die vorliegende Fragestellung interessiert nur der Einfluß des Alters auf die Zahl der Zweitbruten. Bei KLUJVER schreiten 21 Prozent der einjährigen und 33 Prozent der älteren Tiere nach erfolgreicher erster Brut zu einer Zweitbrut. In Steyregg wurden hier bedeutend größere Differenzen ermittelt. Auf 100 erfolgreiche Erstbruten kamen bei den einjährigen Tieren nur 8,33 Zweitbruten, bei den Zweijährigen jedoch 39,13 und bei den Dreijährigen 50,0. Der Unterschied zwischen Ein- und Zweijährigen ist signifikant ( $t = 3,38$ ,  $t > t_{0,01}$  bei  $f_D = 69$ ). Grob ausgedrückt muß also festgestellt werden, daß sich die einjährigen Tiere kaum an einer zweiten Brut beteiligen. Es bleibt dabei offen, ob ihre Fähigkeit zur Eiproduktion zu gering ist oder ob sie infolge ihres späteren Legebeginnes (KLUJVER 1951) aus zeitlichen Gründen zu keiner zweiten Brut mehr kommen. Jedenfalls liegt auch in der größeren Zahl von Zweitbruten ein Einfluß der älteren Tiere auf die Fortpflanzungsrate vor.

### Gesamtzahl der abgelegten Eier

Bei den Erstbruten wurden in Steyregg eine maximale Eizahl von 12 festgestellt. Damit ist aber die Fähigkeit zur Produktion von Eiern nicht erschöpft, es ist noch eine Reserve für Ersatz- und Zweitbruten vorhanden. Wie in den beiden vorhergehenden Abschnitten gezeigt werden konnte, ist die Zahl der Zweit- und Ersatzbruten bei einjährigen Tieren geringer und es kann daher vermutet werden, daß auch die Fähigkeit zur Eiproduktion geringer ist. Es ist jedoch auch durchaus möglich, daß hier individuelle Unterschiede in größerem Maß

aufreten. Bei einer Untersuchung der maximalen Eizahlen muß zwischen Ersatz- und Zweitbruten unterschieden werden. Im ersten Fall wurde ja keine Brut aufgezogen, das Weibchen ist daher körperlich weniger belastet worden, anderseits ist die Zeitspanne, in der die beiden Eiserien der ersten und der Ersatzbrut produziert werden mußten, kürzer. GIBB (1950) stellte fest, daß Ersatzgelege größer waren als Zweitgelege.

In allen Fällen, in denen Ersatzbruten nach Verlust des ersten Geleges oder der ersten Brut beobachtet wurden, betrug die Gesamtzahl im Mittel:

Einjährige . . . . .	$17,08 \pm 3,95$ Eier
Zweijährige . . . . .	$19,32 \pm 2,62$ Eier

Bei Dreijährigen Tieren wurde keine Ersatzbrut beobachtet. Eine Untersuchung auf Signifikanz wurde in diesem Fall nicht vorgenommen, da — wie bereits gezeigt wurde — Unterschiede in den Gelegestärken für die Fortpflanzungsrate bedeutungslos sein können. Die größten beobachteten Eizahlen waren bei den Einjährigen 25 und bei den Zweijährigen 24 Eier. Bei der großen Zahl von 25 Eiern handelt es sich jedoch um zwei Ersatzbruten, von denen die erste ebenfalls verlorenging.

Bei echten Zweitbruten, das sind jene Fälle, in denen die erste Brut zumindest teilweise ausflog, sind die Gesamteizahlen etwas geringer. Die Mittel sind:

Einjährige . . . . .	15,60 Eier
Zweijährige . . . . .	$18,70 \pm 1,31$ Eier
Dreijährige . . . . .	$18,70 \pm 1,31$ Eier

Zu den vorstehenden Werten ist zu bemerken, daß die mittlere Gesamteizahl von den einjährigen Tieren nur aus drei Werten ermittelt wurde (14 — 18 — 15). Die höchste beobachtete Eizahl bei den zweijährigen Tieren war 21.

Der Unterschied zwischen den Gesamteizahlen aus Erst- und Ersatzbruten und aus Erst- und Zweitbruten ist nicht signifikant. Immerhin ist das vorliegende Material nicht sehr groß; es wäre interessant, diese Frage an einem umfangreichen Datenmaterial zu untersuchen.

### Ausgeflogene Jungen bei Ersatzbruten

Wesentlich bedeutsamer für die Beurteilung des Einflusses des Altersaufbaues auf die Fortpflanzungsrate einer Meisenpopulation als die Unterschiede in den Gesamteizahlen ist die Feststellung der Zahlen der ausgeflogenen Jungen. Im Falle der Ersatzbruten stellen sie ja einen gewissen Ausgleich für die Verluste in der ersten Brut dar. Die Mittel der Jungenzahlen bei Ersatzbruten sind:

Einjährige . . . . .	$5,20 \pm 2,34$	Junge
Zweijährige . . . . .	$7,42 \pm 2,04$	Junge

Der Unterschied zwischen diesen beiden Werten ist signifikant ( $t = 2,41$ ,  $t > t_{0,05}$  bei  $f_D = 20$ ). Bei den Dreijährigen wurden keine Ersatzbruten festgestellt. Der Unterschied in den Zahlen der ausgeflogenen Jungen zwischen beiden Altersgruppen ist der Nachweis eines weiteren Einflusses der älteren Tiere auf die Fortpflanzungsrate der Population. Die zweijährigen (und älteren) Kohlmeisen schreiten nicht nur in einem viel höheren Prozentsatz zu einer Ersatzbrut als die einjährigen, der Erfolg dieser Bruten ist zudem noch deutlich größer.

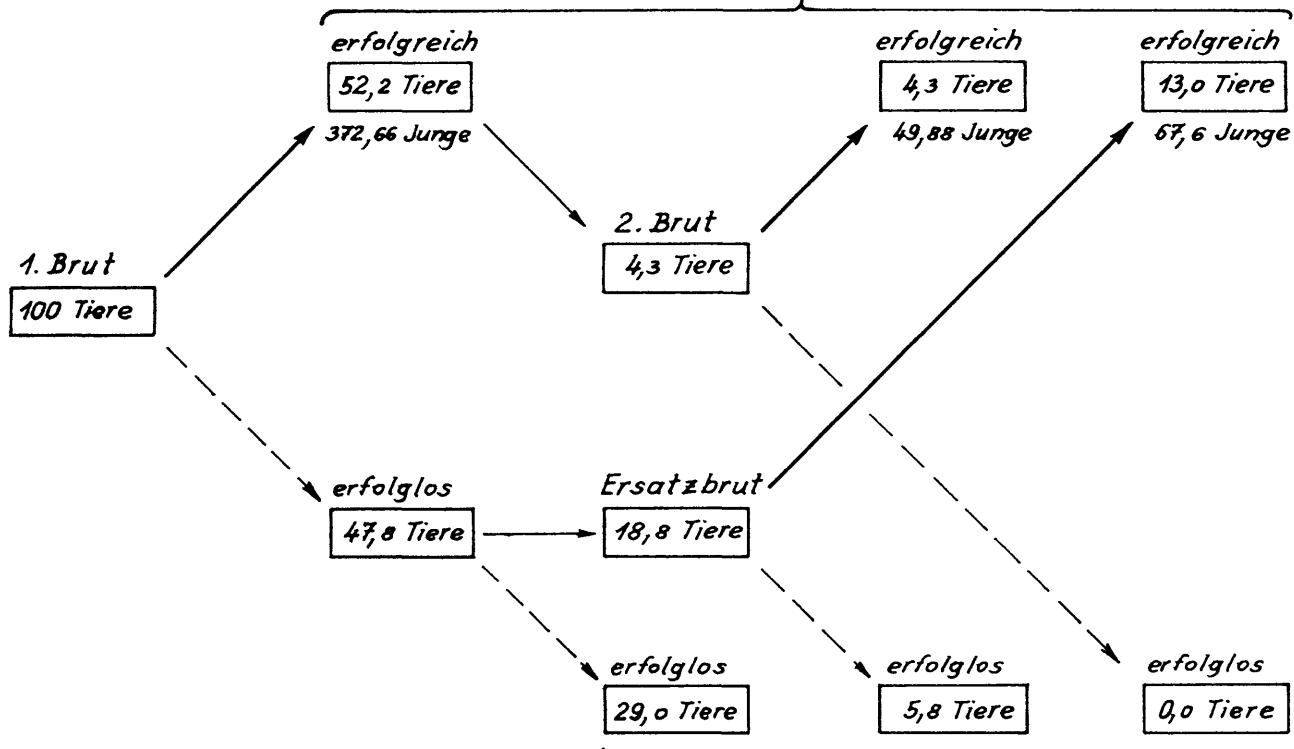
### Ausgeflogene Jungen bei Zweitbruten

Einen bedeutenden Einfluß auf die Fortpflanzungsrate muß auch den Zweitbruten zugeschrieben werden. Es wurde bereits in einem vorhergehenden Abschnitt der vorliegenden Arbeit festgestellt, daß neben einer Reihe anderer Faktoren auch das Alter für die Zahl der Zweitbruten von Bedeutung ist. Weiter wurde bereits auf die höhere Gesamteizahl bei zweimal brütenden älteren Tieren hingewiesen. Es bleibt nun noch zu untersuchen, wie groß im Mittel die Gesamtzahlen der ausgeflogenen Jungen aus Erst- und Zweitbrut sind, das heißt, welche Anzahl von Jungen eine Kohlmeise in einer Brutperiode aufziehen kann und welchen Einfluß das Alter des Weibchens auf diese Zahl hat. Die entsprechenden Mittelwerte sind:

Einjährige . . . . .	$11,60$	Junge
Zweijährige . . . . .	$14,67 \pm 2,94$	Junge
Dreijährige . . . . .	$14,67 \pm 2,94$	Junge

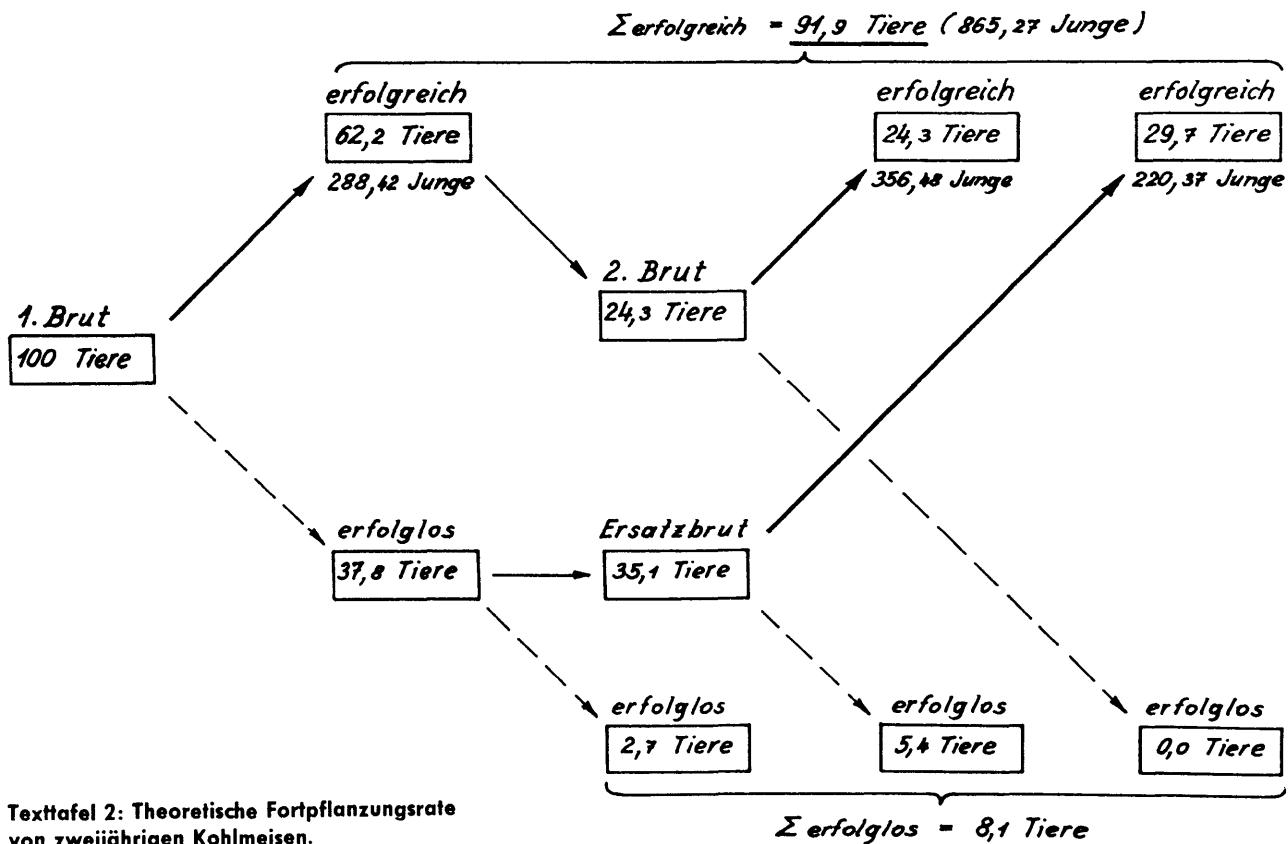
Die mittlere Gesamtjungenzahl der einjährigen Tiere wurde wieder aus nur drei Werten errechnet (5 — 16 — 14), eine Prüfung auf Signifikanz wäre daher sinnlos. Bei den mehrjährigen Tieren betrug der maximale Wert 18 ausgeflogene Jungen.

$$\Sigma \text{ erfolgreich} = \underline{\underline{65,2 \text{ Tiere}}}(490,14 \text{ Jungen})$$



Texttafel 1: Theoretische Fortpflanzungsrate von einjährigen Kohlmeisen.

$$\Sigma \text{ erfolglos} = \underline{\underline{34,8 \text{ Tiere}}}$$



Texttafel 2: Theoretische Fortpflanzungsrate von zweijährigen Kohlmeisen.

## Diskussion

Faßt man die vorstehenden Untersuchungen zusammen, so ergibt sich folgendes Bild: Die höhere Gelegestärke der mehrjährigen Tiere bei Erstbruten bleibt infolge größerer Aufzuchtverluste ohne Wirkung auf die Fortpflanzungsrate. In Jahren mit normaler Witterung sind jedoch die Totalverluste an Gelegen oder Bruten bei den mehrjährigen Tieren geringer. Weiter ist hier die Zahl von Ersatzbruten nach verlorenem Erstgelege und auch die Zahl der Zweitbruten nach erfolgreicher erster Brut größer. Im Falle der Ersatzbruten ist auch die Jungenzahl der älteren Tiere höher, im Falle der Zweitbruten kann dies aus Mangel an Material nicht signifikant nachgewiesen werden, ist jedoch anzunehmen. Diese Unterschiede bedingen also den eingangs vermuteten Einfluß der mehrjährigen Tiere auf die Fortpflanzungsrate einer Kohlmeisenpopulation.

Um diesen Einfluß, der ja auf sehr komplexe Art zustande kommt, genauer erfassen zu können, wurde die Errechnung einer theoretischen Fortpflanzungsrate von je 100 Tieren einer Altersgruppe versucht; die Ergebnisse sind für ein- und zweijährige Tiere in den beiden folgenden Texttafeln dargestellt. Auf eine solche Rechnung und Darstellung für die dreijährigen Tiere wurde verzichtet, da einerseits die Unterschiede zwischen zwei- und dreijährigen sehr gering sind, anderseits das vorhandene Datenmaterial gemäß dem allgemeinen Altersaufbau unserer Kohlmeisenpopulation gering ist.

Die Jungenwerte dieser Tafeln wurden so ermittelt, daß der Prozentsatz der Tiere, die eine erste Brut, Ersatzbrut oder Zweitbrut zum Ausfliegen brachten, mit der entsprechenden mittleren Jungenzahl multipliziert wurde. Im Falle der ersten Bruten war allerdings in dem Prozentsatz der erfolgreichen Tiere die Zahl der an der zweiten Brut beteiligten schon enthalten und mußte daher vor dieser Rechenoperation abgezogen werden.

Überblickt man die Endresultate der beiden Aufstellungen, so ergibt sich, daß bei den zweijährigen Tieren von 100 Weibchen im Durchschnitt 865,27 Junge zum Ausfliegen gebracht werden, von 100 einjährigen Weibchen jedoch nur 490,14 Junge. Umgekehrt bleiben von 100 zur Brut schreitenden zweijährigen Weibchen nur 8,1 überhaupt ohne Junge, während bei den einjährigen dieser Anteil bei 34,8 liegt.

Der Anteil von 8,1 Prozent erfolgloser zweijähriger Tiere kommt der natürlichen Verlustquote recht nahe. Es sei auf die bereits zitierte

Angabe TINBERGEN's verwiesen, nach der die Verlustquote allein durch den Sperber im Mai 5,7 Prozent der Population beträgt. Bei den einjährigen Tieren dürften die natürlichen Verluste während der Brut kaum 34,8 Prozent betragen, und so kann angenommen werden, daß ein nicht unerheblicher Teil der Kohlmeisen in ihrem ersten Lebensjahr ohne Brut bleibt. Diese Tatsachen sind ohne Zweifel der Grund, daß nach einem Jahr mit großen Verlusten an Gelegen oder Bruten im folgenden Jahr die Nachwuchsrate größer wird, da dann der Anteil von mehrjährigen Tieren an der Brutpopulation größer als normal ist.

### Z u s a m m e n f a s s u n g

1. Bei der Überprüfung der Mortalität während des harten Winters 1962/63 wurde eine Verschiebung des Altersaufbaues der Steyregger Kohlmeisenpopulation zugunsten der zweijährigen Tiere festgestellt. Es wird die Frage aufgeworfen, wie weit sich diese Verschiebung auf die Nachwuchsrate auswirkt.
2. Zweijährige und ältere Tiere haben eine größere Gelegestärke als einjährige. Durch größere Verluste während der Aufzucht wird dies jedoch wieder ausgeglichen.
3. Die Zahl der Totalverluste an Gelegen und Bruten ist bei älteren Tieren geringer als bei einjährigen.
4. Im Falle eines totalen Verlustes von Gelegen oder Bruten schreiten ältere Tiere in einem bedeutend höheren Prozentsatz zu einer Ersatzbrut, wobei sowohl Gelegestärken als die Zahl der ausgeflogenen Jungen höher sind als bei den Einjährigen.
5. Nach erfolgreicher erster Brut schreiten ältere Tiere in einem bedeutend höheren Prozentsatz zu einer zweiten Brut. Auch hier ist wiederum die Zahl der ausgeflogenen Jungen größer als wie bei anderen.
6. Die Auswirkung dieser Erscheinungen auf die Fortpflanzungsrate der Population wird diskutiert. Die Errechnung einer theoretischen Fortpflanzungsrate für ein- und zweijährige Tiere ergibt einen bedeutend höheren Erfolg und eine bedeutend geringere Zahl von erfolglos bleibenden Weibchen bei den zweijährigen gegenüber den einjährigen Tieren.

- Berndt R. et Frantzen M., 1964: Vom Einfluß des strengen Winters 1962/63 auf den Brutbestand der Höhlenbrüter bei Braunschweig. Ornithologische Mitteilungen 16.
- Donner J. et Höninger W., 1961: Ergebnisse eines Vogel-Ansiedlungsversuches im Auwald bei Steyregg. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1961.
- Gibb J., 1950: The breeding biology of Great and Blue Titmice. Ibis 92.
- Kluyver H. N., 1951: The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Ardea 39.
- Lack D., 1954: The natural regulation of animal numbers. Oxford.
- Mayer G., 1961: Gelege- und Brutstärken von Steyregger Kohlmeisen. Egretta 4.
- Mayer G., 1961 a: Aktivitätsdichte und Aktivitätsdominanz von Vögeln in einem Aubestand bei Steyregg. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1961.
- Mayer G., 1962: Untersuchungen an einer Kohlmeisenpopulation im Winter. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1962.
- Mayer G., 1963: Altersaufbau, Lebenserwartung und Mortalität einer Kohlmeisenpopulation. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1963.
- Tinberger L., 1946: De Sperwer as roofvijand van Zangvogels. Ardea 34.
- Weber E., 1961: Grundriß der biologischen Statistik. Jena.
- Weinzierl H. et Hollenbach H., 1964: Untersuchungen über Altersaufbau, Schwankungen und Wanderungen einer Kohlmeisen- und Blaumeisenpopulation des Donau-Auwaldes. Ornithologische Mitteilungen 16.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz \(Linz\)](#)

Jahr/Year: 1964

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Donner Josef, Mayer Gerald

Artikel/Article: [Die Abhangigkeit der Fortpflanzungsrate vom Lebensalter bei der Kohlmeise 337-352](#)