

Der Begriff des Brutbestandes am Beispiel der Kohlmeise (*Parus major*)¹

The Concept of Breeding Stock Exemplified by the Great Tit (*Parus major*)

Von Erwin Rudolf Scherner

Key Words: Great Tit (*Parus major*); Reproduction; Nestbox utilization; Breeding stock; Fluctuations in numbers; Oscillation in numbers during the breeding season; Breeding bird surveys; Comparability of census results; Line-transect method; Spot-mapping method; Bird species diversity; Carrying capacity of environment.

Zusammenfassung

Die Untersuchung der in den Nistkästen eines niedersächsischen Laubwaldgebietes brütenden Kohlmeisen erbrachte folgende Resultate:

1. Dem **Tagesbrutbestand** des Untersuchungsgebietes gehören die Vögel nur vorübergehend an (Kriterium ist der momentane Besitz von Eiern oder Nestlingen). Diese Anzahl gleichzeitig reproduktiver Paare oszilliert und erreicht allgemein im Mai ein Maximum jährlich wechselnder Größe (z.B. 1973 nur 22-24, 1977 jedoch 45-47 Paare).
2. Der **Saisonbrutbestand** des Untersuchungsgebietes umfaßt alle Vögel, welche in der betreffenden Fortpflanzungsperiode eine oder mehrere der kontrollierten Höhlen benutzt und darin wenigstens ein Ei gelegt haben. Dieses Kollektiv fluktuiert ebenfalls beträchtlich (z.B. 1973 lediglich 24, 1977 aber 52-55 Paare).
3. In wenigstens vier Untersuchungsjahren übertraf die Größe des Saisonbestandes jene des maximalen Tagesbestandes, z.B. 1976 um 13,3-17,2 und 1977 um 10,6-22,2 %. Nicht immer sind daher Individuen, welche innerhalb des Kontrollgebietes als Brutvögel nachgewiesen wurden, auch gleichzeitig reproduktiv gewesen. Der ermittelte Saisonbestand ist also ein Kollektiv, das eventuell nur sehr kurze Zeit oder gar nicht real existiert.
4. Nicht immer hat ein im Untersuchungsgebiet brütendes Paar sein erstes Ei ebenfalls hier gelegt. Neben dem **primären** Anteil des ermittelten Saisonbestandes gibt es daher eine **sekundäre** (nachträglich zugewanderte) Komponente. Sie bedingt systematische Fehler, welche die Vergleichbarkeit von Zählergebnissen mindern.
5. Die jährliche Anzahl erfolgreicher Bruten zeigt weder Verlauf noch Ausmaß von Fluktuationen des Saisonbestandes zuverlässig an.

Die am Beispiel der Kohlmeise entwickelten Definitionen besitzen allgemeine Gültigkeit, selbst wenn statt der Eiablage z.B. die Territorialität oder lediglich die Anwesenheit adulter Tiere das entscheidende Kriterium der Brutvogel-Zählung darstellt. In der Praxis werden unterschiedliche, oft sogar real nicht existente Bestandstypen erfaßt und häufig auch miteinander verglichen.

¹) Erweiterte Fassung eines anlässlich der 94. Jahresversammlung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in Marburg an der Lahn (1982) gehaltenen Vortrages.

Anschrift des Verfassers:

Dr. E. R. Scherner, Strandallee 3, D-2893 Butjadingen 3

Summary

Population data for Great Tits occupying artificial holes have been kept from 1972 to 1979 in a deciduous woodland near Göttingen (Lower Saxony). Consideration was given to features of productivity (table 1) and, in particular, seasonal changes in nestbox utilization (for an example see fig. 1). Underlying the evaluations are two definitions:

- (i) pairs having eggs or rearing nestlings in the holes under control on a given day constitute the respective **daily breeding stock** (*i.e.* number of simultaneously reproductive pairs);
- (ii) all pairs which have laid eggs in one or several of the nestboxes under control during the same season constitute the respective **season's breeding stock**.

In the study area timing of reproduction differed between one year and another (fig. 2). During May, perhaps sometimes in late April, the daily breeding stock generally reached maximum size which also showed great annual fluctuations. In 1973, for example, never more than 22-24, while in 1977 up to 45-47 pairs have been reproductive simultaneously.

The patterns of seasonal oscillation (fig. 2) indicate a tendency for breeding activity to be asynchronous within the population. There are several reasons about this, *e.g.*, adult mortality, nesting losses (often followed by replacement clutches), individual variation in the onset of egg laying, and occurrence of genuine second clutches (produced neither each year nor by all pairs; see table 1).

The season's breeding stock, being, for instance, merely 24-27 pairs in 1973, but 52-55 in 1977, changed annually (fig. 3). It exceeded the size of maximum daily breeding stock in at least four years (*e.g.*, in 1973 at 13.3-17.2, in 1977 at 10.6-22.2 %). Hence individuals found reproductive during the same period in the holes under study not always bred simultaneously.

A recorded season's breeding stock may be an aggregate which actually exists at no time. One obvious reason are resettlements attached to repeat or second clutches and transgressing the boundary of the research area. Accordingly, it is necessary to discern two fractions:

- (i) pairs laying their first eggs within the study area belong to the **primary** season's breeding stock of that site;
- (ii) pairs producing eggs initially outside, but later within the study area constitute the **secondary** (subsequently immigrated) component of the recorded season's breeding stock.

Despite its demonstrable existence (see table 2), the secondary component cannot be ascertained directly for the whole study area. Basically, the true amount of this group may vary appropriate to habitat (availability of holes), region and year (*i.e.*, frequencies and distances of resettlements during a season).

In the research area 15-36 clutches annually gave fledged juveniles (fig. 3). The comparison of standardized values confirms the expectation that number of successful broods does not provide a reliable picture of fluctuations in population size (fig. 5).

Egg laying is not always the essential criterion used in breeding bird enquiries. Commonly, other peculiarities like territoriality or merely presence of adult individuals are accepted as sufficient. However, the definitions exemplified by *Parus major* fit apparently most species and survey procedures. The type of breeding stock being represented by census data, in general, depends on number and temporal distribution of controls (visits) during a season. Hence different and often unreal categories will frequently be compared in practice.

An one-visit count, as commonly conducted in line transect techniques, is capable of describing the instantaneous situation at the chosen date only. Because of (possible) oscillations in numbers during a season, however, such a set of birds generally offers low comparability, except when the census result reflects a maximum daily breeding stock.

The spot-mapping method involves repeated visits to the study area and is therefore principally adjusted to enumeration of season's breeding stocks. Indeed, territoriality spanning a longer period of about seven or more days acts as most important criterion in this technique (the true length varies in practice). Thus, the obtained figures may incorporate a proportion of »sufficiently resident« individuals only (often being merely a combination of different daily stocks).

The occurrence of a secondary component also discounts validity and comparability of spot-mapping results, and that in particular when the primary breeding stock is small. Combining data from surveys conducted synchronously in different districts may lead to addition of systematic errors. This problem can be ignored if sufficiently large areas or isolated populations are studied.

Counting entire avian communities also bears conceptual problems. Such collections contain several or many single populations (species) which tend to oscillate independently of each other. Therefore, a season's breeding stock, for instance, may exist on few days only or never, and calculation of diversity would give inadequate values. Add to this that systematic errors arise from secondary components of interspecifically varying sizes.

Despite its implications for census planning the distinction between daily and season's breeding stocks has significance to the conceptual framework of ecology. Apparently there is reason for a refined definition of »environmental carrying capacity«. The term seems best represented by the maximum number of individuals or pairs being simultaneously reproductive or territorial respectively.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	233
2. Methoden	234
3. Tagesbrutbestand	235
4. Saisonbrutbestand	239
5. Erfolgreiche Bruten	242
6. Diskussion	244
6.1 Erfassung von Einzelpopulationen	244
6.2 Erfassung vielartiger Bestände	248
6.3 Folgerungen	249
Literatur	251

1. Einleitung

Entgegen einer verbreiteten Meinung ist die Vergleichbarkeit von Meß- und Schätzwerten nicht immer bereits dann garantiert, wenn die Befunde hinreichend exakt sind oder wenigstens auf die standardisierte Anwendung derselben Methode zurückgehen. Das gilt auch für die Ergebnisse von Brutvogel-Zählungen, denen es oft allein wegen zu geringer Größe der Kontrollflächen an Aussagekraft mangelt (SCHERNER 1981). Weitere Einschränkungen folgen hier aus der allgemeinen Ungewißheit, ob Populationen als biologisch adäquat gelten können, sofern nur ihre Erfassung nach einheitlichem Schema erfolgt. Die Beantwortung dieser Frage erfordert Klarheit über den Begriff des Brutbestandes. Eine Diskussionsgrundlage bieten die Resultate einer 1972-1979 vorgenommenen Untersuchung der Kohlmeisen eines Laubwaldgebietes am Hainberg bei Göttingen (Bez. Braunschweig, Niedersachsen).

Wesentliches Ziel der Studie waren Definition und Vergleich annähernd fehlerfrei ermittelter Bestandsgrößen. Außerdem wurde geprüft, ob die Quote erfolgreicher Bruten einen zuverlässigen Index zum Nachweis von Abundanzänderungen darstellt. Die Kohlmeise ist dafür ein günstiges Untersuchungsobjekt. Sie gehört zu jenen Arten, die bei entsprechendem Angebot lokal überwiegend oder sogar ausschließlich in Nistkästen zur Fortpflanzung schreiten. Hier gestatten wiederholte Höhleninspektionen und möglichst auch Kontrollfänge individuell markierter Altvögel die präzise Zählung der reproduktiven Paare (LACK 1966, VAN BALEN 1973). Hinsichtlich der Genauigkeit seiner Resultate gilt dieses Verfahren anderen Methoden der Populationserfassung als eindeutig überlegen (BERNDT & FRIELING 1939, MANNES & ALPERS 1975).

Die für das Vorhaben benötigten Nistkästen wurden durch die Kreisgruppe Göttingen des Deutschen Bundes für Vogelschutz zur Verfügung gestellt. Das Stadtforstamt Göttingen hat die Arbeiten auch in eingezäunten, der Öffentlichkeit unzugänglichen Teilen des Untersuchungsgebietes genehmigt und gefördert. Mein Dank gilt dabei vor allem H. WEITEMEIER sowie J. CONRAD, W. HELDIGE und D. PABEL.

2. Methoden

Das Untersuchungsgebiet umfaßt die Abteilungen 54-57 und 59-61 (0,9 km²) des Stadtforstes Göttingen (51° 31' bis 51° 32' N und 9° 59' bis 10° E; 315-360 m ü. NN). Die Nistkästen, deren Anzahl zwischen 71 (1979) und 96 (1972) schwankte, wurden regelmäßig ab Ende April oder Anfang Mai in Abständen von meist 5-8 Tagen kontrolliert, je nach Jahr bis Juli oder Anfang August. Auf dem Gelege oder beim Füttern gefangene Altvögel erhielten, falls sie nicht bereits markiert waren, Ringe der »Vogelwarte Helgoland«. Dadurch konnten 1972 mindestens 65, sonst 87-100 % der brütenden ♀ identifiziert werden.

Die Resultate der Höhlenkontrollen wurden regelmäßig protokolliert (z.B. Anzahl der Eier oder Nestlinge). Beim Schätzen des Alters der Jungvögel fanden die von WINKEL (1970) veröffentlichten Merkmale Berücksichtigung. Aus den Aufzeichnungen ließen sich Beginn und Dauer der Bruten ableiten. Dabei war die Verwendung von Durchschnittswerten oft unvermeidbar (Bebrütungsdauer 13±5, Nestlingsperiode 19±5 Tage). Als Intervall der Eiablage galten einheitlich 24 Stunden (vereinzelt bemerkte Abweichungen sind entsprechend berücksichtigt). Die Kalkulationen ergaben phänologische Tabellen, welche den Verlauf der Höhlenbesetzung darstellen (Beispiel s. Abb. 1).

Abb. 1 berücksichtigt neben 24 individuell bekannten Tieren (Ringnummern) auch Bruten, deren Urheber (A, B, C) nicht gefangen werden konnten. In den untersuchten Höhlen haben 1973 also 24-27 ♀ Eier oder Nestlinge besessen. Die Termine sind mit ● signiert (jeweils von der Ablage des ersten Eies bis zum Flüggewerden des letzten Jungvogels bzw. bis zum Verlust oder Verlassen der Brut). Die durch ○ angezeigten Unsicherheiten gehen auf ungenau datierbare Ereignisse zurück (z.B. Zerstörung von Niststätten, Tod adulter Tiere, Flüggewerden der Jungen). Oft handelt es sich um unvollendete oder schon vor der ersten Höhlenkontrolle produzierte Gelege.

Bei den Auswertungen wurde angenommen, daß ein ♀ stets ein Brutpaar repräsentiert. Möglicherweise aufgetretene Abweichungen von der Monogamie und Partnerwechsel innerhalb derselben Saison sind daher unberücksichtigt. Die Summe der nachgewiesenen ♀ ergibt den **Saisonbrutbestand** des Untersuchungsgebietes, der somit alle Paare umfaßt, welche in der betreffenden Fortpflanzungsperiode eine oder mehrere der kontrollierten Höhlen benutzt und darin wenigstens ein Ei gelegt haben. Dem **Tagesbrutbestand** gehören die Paare nur vorübergehend an (Kriterium ist der momentane Besitz von Eiern oder Nestlingen). Er folgt als Tagessumme aus dem phänologischen Register.

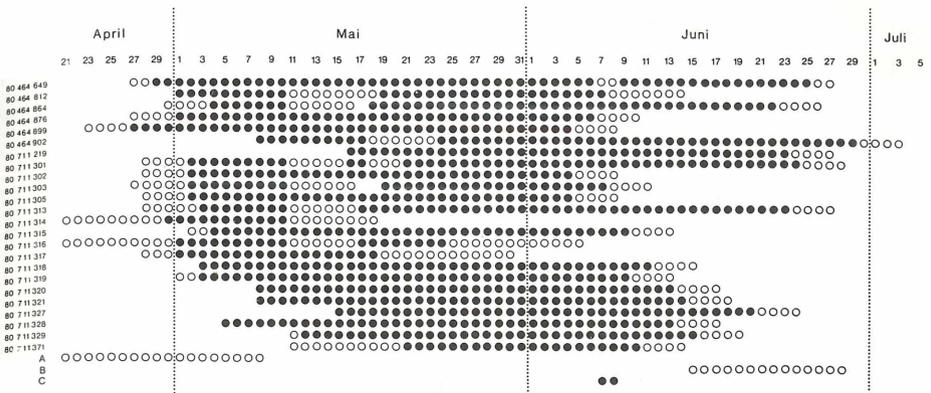


Abb. 1. Der Besitz von Eiern oder Nestlingen in den Nistkästen des Untersuchungsgebietes für 24-27 ♀ während der Fortpflanzungsperiode 1973 (s. Text).

Fig. 1. Great Tits having eggs or rearing nestlings in artificial holes under control for each day from 21 April-5 July 1973 (● confirmed, ○ possible). The diagramme covers 24 ♀ marked individually (indicated by ring numbers) and three which remained unidentified (A, B, C).

Counting each ♀ as a pair, the 1973 season's breeding stock amounted to 24-27 pairs. The daily breeding stock is the sum of signs in the respective column, so, for instance, 15-23 pairs on 15 May.

3. Tagesbrutbestand

Beginn und Dauer der Brutzeit werden zweifellos durch Umweltfaktoren beeinflusst, die in jährlich wechselndem Ausmaß und zuweilen auch gleichzeitig wirksam sind (z.B. KLUJVER 1951, LACK 1955, VAN BALEN 1973). Sie bedürfen der weiteren, detaillierten Analyse. Die Kommentierung der Untersuchungsergebnisse (Abb. 2, Tab. 1) beschränkt sich daher auf einige offenkundige oder doch sehr wahrscheinliche Zusammenhänge.

Längere Kälteperioden können die Fortpflanzung offensichtlich verzögern (z.B. 1973, 1978 und 1979). Dennoch, trotz anhaltend niedriger Lufttemperaturen, wurde 1977 das erste Ei bereits zwischen 9. und 14. April gelegt. Ursache war möglicherweise die außergewöhnliche Witterung von Ende Januar bis Ende März.

Allgemein erreicht der Tagesbestand im Mai, mitunter vielleicht schon Ende April ein Maximum, das erheblich fluktuiert. So waren 1973 nie mehr als 22-24 Paare gleichzeitig reproduktiv, 1977 jedoch zeitweise 45-47. In seinem Verlauf ebenfalls sehr variabel ist der spätestens im Juni einsetzende Rückgang der Fortpflanzungsaktivität. 1975 endete die Saison bereits in der letzten Juni-Dekade, 1974 erst zwischen 30. Juli und 3. August. Wetter und Bruterfolg sind hier wohl von erheblicher Bedeutung:

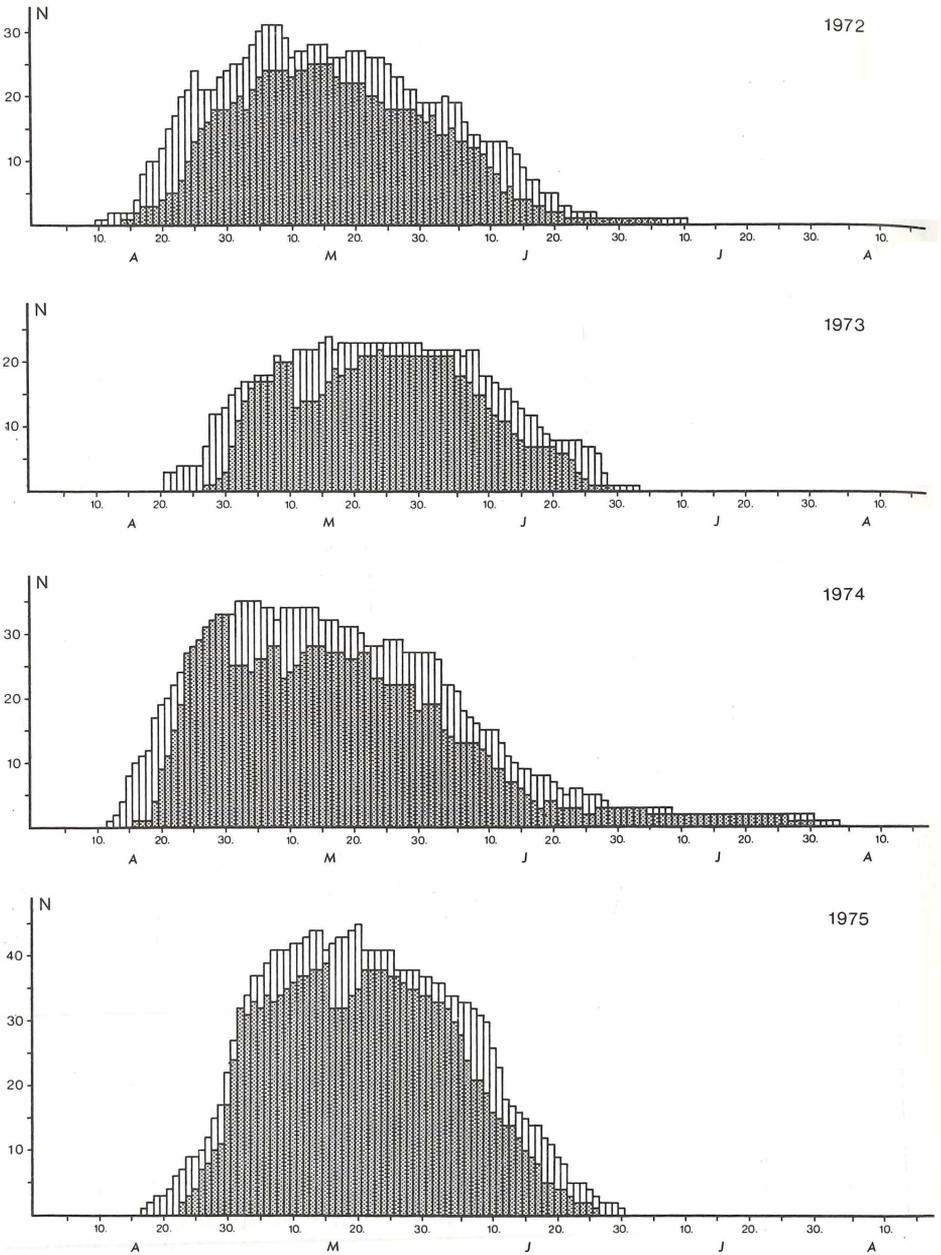


Abb. 2. Die Oszillationen des Tagesbrutbestandes in den Fortpflanzungsperioden 1972-1979 (N = Anzahl der Paare mit Eiern oder Nestlingen; weiße Säulenabschnitte repräsentieren zweifelhafte Fälle).

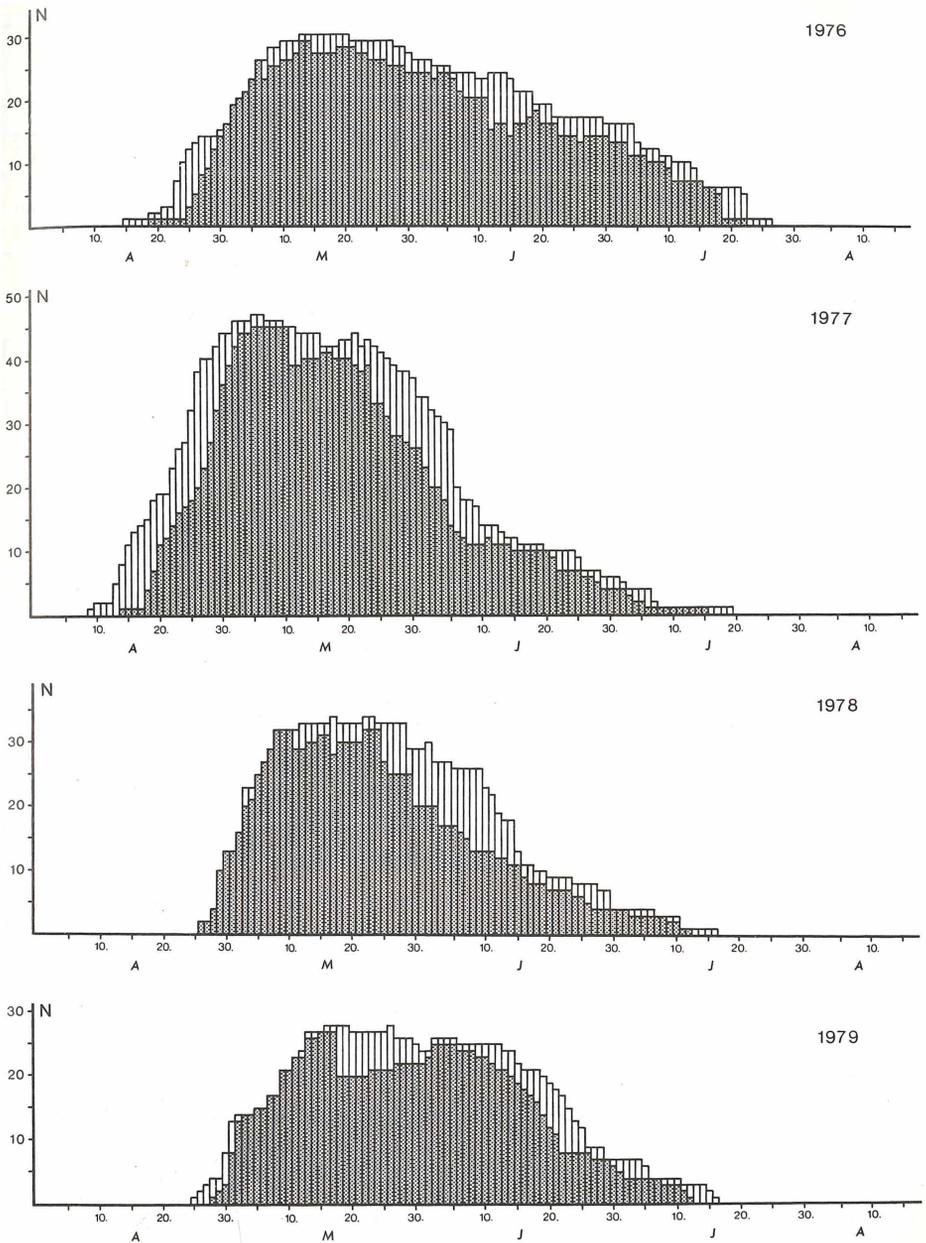


Fig. 2. Oscillations in numbers (N) of pairs having eggs or nestlings during the breeding seasons of 1972-1979 (clear column parts represent possible, unconfirmed pairs).

Tabelle 1. Produktivität der Kohlmeise in den Nistkästen des Untersuchungsgebietes 1972-1979.

Table 1. Productivity of the Great Tit in the nestboxes of the study area, 1972-79.

Jahr	begonnene Bruten	Bruten mit		nachgewiesene Zweitbruten ¹⁾
		Nestlingen	fliegen Jungen	
year	clutches started	nestlings	fledglings	second broods recorded ¹⁾
1972	47	53,1 %	46,8 %	2
1973	35	62,9 %	54,3 %	1
1974	54	55,6 %	48,1 %	2
1975	58	63,4 %	50,0 %	0
1976	51	80,4 %	66,7 %	11
1977	61	72,1 - 73,8 %	59,0 %	2
1978	45	68,9 - 75,6 %	33,3 %	0
1979	36	77,8 - 86,1 %	69,4 %	3
1972 - 1979	387	66,7 - 68,5 %	53,2 %	21

¹⁾ Erst- und Zweitbrut in Nistkästen des Untersuchungsgebietes / first and second broods both in nestboxes under control.

1972, 1974 und 1975 erlangten die Eiverluste durch Kleinsäuger wie Wald- (*Apodemus sylvaticus*) und Haselmaus (*Muscardinus avellanus*) ein größeres Ausmaß. Hinzu kamen zwei- bis dreiwöchige Perioden hoher Niederschläge und niedriger Lufttemperaturen jeweils im Mai oder Juni. Eine extreme Situation bestand 1978, als wegen hoher Nestlingsmortalität 66,7 % der begonnenen Bruten erfolglos blieben. Ursache war neben dem Buntspecht (*Dendrocopos major*) die naßkalte Witterung in der zweiten Juni-Dekade und dann erneut ab Monatsende. Ein relativ ungestörter Saisonverlauf wurde 1973, 1977 und 1979 verzeichnet, vor allem aber 1976: eine etwa vom 6. Juni bis 20. Juli dauernde Trockenperiode ermöglichte viele Zweitbruten, so daß am 30. Juni noch 14-16 Paare reproduktiv waren.

Die alljährlich beobachteten Oszillationen des Tagesbestandes zeigen an, daß in den Nistkästen des Untersuchungsgebietes nicht immer sämtliche Paare gleichzeitig reproduktiv gewesen sind (s. auch Abb. 1). Ein völlig synchroner Ablauf des Fortpflanzungsgeschehens wird verhindert besonders durch

- individuell unterschiedliche Termine des Brutbeginns, die z.B. witterungsbedingt sein oder von Körpergewicht und Alter der ♀ abhängen können (s. KLUIJVER 1951, PERRINS 1965, JONES 1972, VAN BALEN 1973, WINKEL 1975),
- Brutverluste (Tab. 1), welche etwa durch Feinde, Nistkastenkontrollen (Fang der ♀), Witterung oder Höhlenkonkurrenz bewirkt werden und die betroffenen Altvögel häufig zu Ersatzgelegen veranlassen,

- den Tod adulter Kohlmeisen während der Fortpflanzungsperiode (s. TINBERGEN 1946, NILSSON 1977, DUNN 1977, GEER in PERRINS 1979),
- die in manchen Jahren stattfindenden, gewöhnlich aber nicht von allen Paaren unternommenen Zweitbruten (Tab. 1) und
- die Ansiedlung erst nach Beginn der Brutsaison einwandernder Individuen (oft im Zusammenhang mit Ersatz- oder Zweitgelegen; s. unten).

4. Saisonbrutbestand

Der Saisonbestand umfaßte 1973 lediglich 24-27, 1977 aber 52-55 Paare. In ihrer Tendenz entsprechen die beobachteten Fluktuationen annähernd den Schwankungen des maximalen Tagesbestandes (Abb. 3). Völlige Übereinstimmung besteht dabei jedoch nicht. So wird sichtbar, daß die hier verglichenen Kategorien keineswegs identisch sein müssen.

In wenigstens vier, wenn nicht sogar sämtlichen Untersuchungsjahren übertraf die Größe des Saisonbestandes jene des maximalen Tagesbestandes, z.B. 1976 um 13,3-17,2 und 1977 um 10,6-22,2%. Nicht immer sind daher Individuen, welche während einer Fortpflanzungsperiode innerhalb des Kontrollgebietes als Brutvögel nachgewiesen wurden, auch gleichzeitig reproduktiv gewesen (vgl. STOKES 1950, SAEMANN 1975, CYR 1978).

Wie die Ergebnisse zeigen, ist der **ermittelte** Saisonbestand ein Kollektiv, das eventuell an keinem Tag der Fortpflanzungsperiode wirklich existiert. Eine mögliche Ursache dieses Phänomens sind über die Grenzen der Kontrollfläche führende Umsiedlungen etwa im Zusammenhang mit Ersatz- oder Zweitgelegen. Daher können zwei Komponenten unterschieden werden:

- Brutpaare, welche ihr erstes Ei im Untersuchungsgebiet gelegt haben. Sie bilden den **primären** Saisonbestand.
- Brutpaare, welche ihr erstes Ei außerhalb der Kontrollfläche gelegt haben, später aber in das Untersuchungsgebiet umgesiedelt sind. Sie bilden den **sekundären** (nachträglich zugewanderten) Teil des ermittelten Saisonbestandes.

Umsiedlungen während der Fortpflanzungsperiode stehen meist in Zusammenhang mit Brutverlusten, deren Ausmaß allgemein groß ist. Es betrug im Untersuchungsgebiet 47% (Tab. 1) und übertraf geringfügig die von FLEGG & COX (1975) in England ermittelte Quote von 45% (n=175; 10 Jahre). Ebenfalls Anlaß zum Ortswechsel können reguläre Folgebruten darstellen. Ihre erheblich variierenden Frequenzen sind aber zumindest auf kleineren Kontrollflächen kaum exakt zu erfassen.

²⁾ Die genannten Prozentsätze und Distanzen stellen Mindestwerte dar (s. auch WINKEL 1975: 108). Identifizierbar waren Ersatz- bzw. Folgebruten nur, wenn sie in den Nistkästen des Untersuchungsgebietes stattfanden und nicht frühzeitig verlassen oder zerstört wurden (♀ wurden erst nach Vollendung des Geleges gefangen). Auf der Kontrollfläche sind Umsiedlungen über maximal 1215 m nachweisbar.

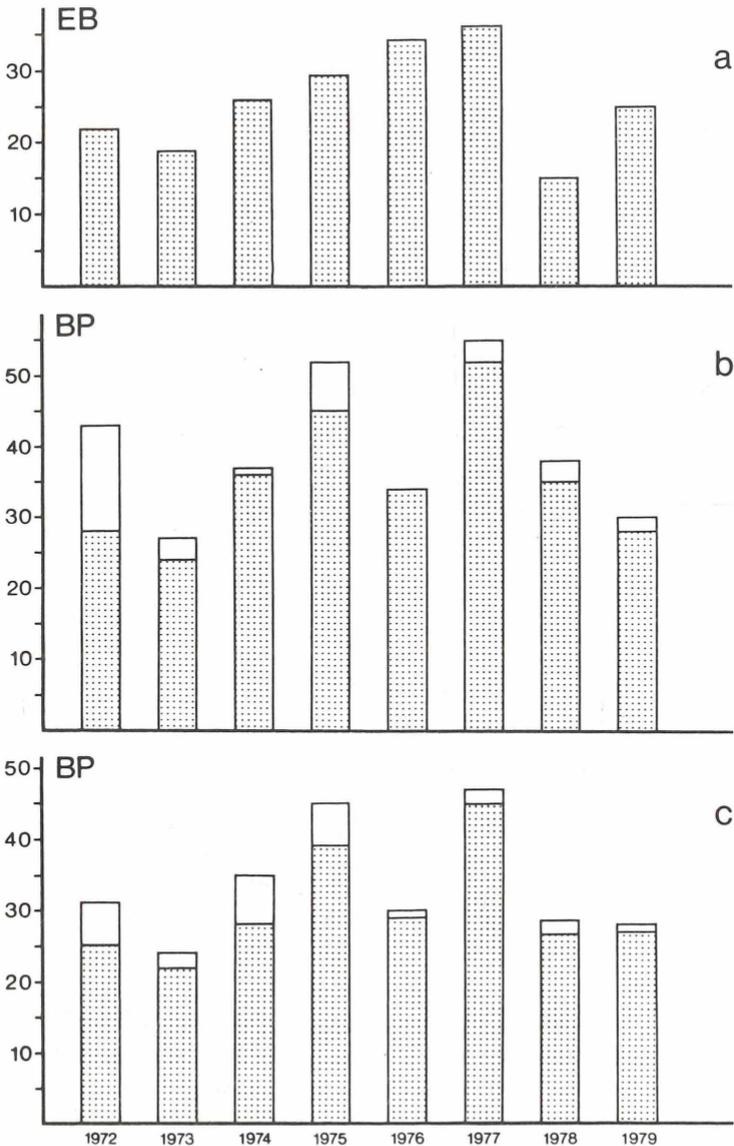


Abb. 3. Populationsdynamik 1972-1979. (a) Anzahl erfolgreicher Bruten (*EB*), (b) Saisonbrutbestand, (c) maximaler Tagesbrutbestand (*BP* = Anzahl der Paare mit Eiern oder Nestlingen; weiße Säulenabschnitte repräsentieren zweifelhafte Fälle).

Fig. 3. Population dynamics 1972-79. (a) number of succesful broods (*EB*), (b) season's breeding stock, (c) maximum daily breeding stock (*BP* = number of pairs having eggs or nestlings; clear column parts denote possible, unconfirmed pairs).

Für 143 mißlungene Bruten bringter ♀ konnten im Untersuchungsgebiet 50 Ersatzgelege (35%) nachgewiesen werden, von denen 94% mit Umsiedlungen über 20-430 (Median 90) m verbunden waren². Bei 21 regulären Zweitbruten hingegen erfolgten nur 38% in neuen Höhlen; die Entfernungen betragen hier 60-170 (Median 78) m.

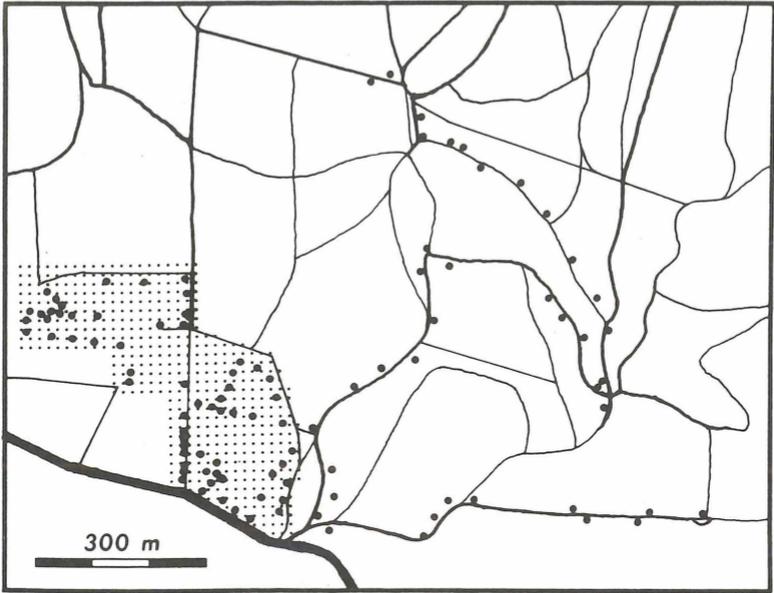


Abb. 4. Verteilung der Nistkästen im Untersuchungsgebiet (1972-1979). Für den Nachweis der Sekundärkomponente des Saisonbrutbestandes wurde eine Gliederung in die Teilflächen A (dunkler Bereich) und B vorgenommen (s. Text).

Fig. 4. Location of nestboxes (dots) in the study area, 1972-79. In an attempt to prove the existence of a secondary component (table 2) season's breeding stocks were determined separately for the sectional sites A (dark range) and B (remaining parts).

Untersuchungen z.B. von BERNDT (1938), BERNDT & FRIELING (1939), KRÄTZIG (1939), KLUIJVER (1951), BLASCHKE (1968), VON HAARTMAN (1969) und WINKEL (1975) bestätigen, daß reguläre Folgebruten oft, Ersatzgelege sogar fast stets Höhlenwechsel bedingen. Die Entfernung zwischen alter und neuer Niststätte dürfte meist nicht mehr als 300 m betragen (maximal 1125 m bekannt; WINKEL 1975). Häufigkeiten und Distanzen der Umsiedlungen können aber je nach Habitat (Höhlenangebot), Region und Jahr sehr unterschiedlich sein, zumal auch Verlustraten sowie die Zweit- und Drittbrutfrequenzen nicht konstant sind. Eine generelle Aussage über die Größe der Sekundärkomponente des Saisonbestandes ist daher bei *P. major* kaum möglich.

Den Nachweis einer Sekundärkomponente ermöglicht z.B. das folgende Experiment. Dabei ist das Untersuchungsgebiet in zwei Teilareale (A und B) gegliedert (Abb. 4), deren Saisonbestände unabhängig voneinander zu ermitteln sind: Werden diese addiert, ergeben sich in manchen, vielleicht sogar allen Jahren Summen, welche jeweils den für die gesamte Kontrollfläche ermittelten Saisonbestand übertreffen, und zwar um 5,9 % 1976, mindestens 5,4% 1974 und wenigstens 10,0 % 1979 (Tab. 2).

Tabelle 2. Die Saisonbrutbestände (Paare) des gesamten Untersuchungsgebietes sowie der Teilflächen A und B für 1972-1979 (vgl. Abb. 4).

Table 2. Season's breeding stocks (pairs) obtained independently for the sectional sites A and B and the total study area, 1972-79 (see fig. 4). Note that in 1974, 1976, 1979 and perhaps other years combined partial numbers (A+B) exceed the respective overall value (due to the existence of a secondary component).

Jahr year	Teilflächen / sectional sites			gesamtes Gebiet total area
	A	B	A + B	
1972	14-24	14-19	28-43	28-43
1973	17	10-13	27-30	24-27
1974	23	16-17	39-40	36-37
1975	28-32	18-21	46-53	45-52
1976	22	14	36	34
1977	29-31	23-24	52-55	52-55
1978	21-23	15-16	36-39	35-38
1979	17-18	16	33-34	28-30

5. Erfolgreiche Bruten

Gelegentlich ist versucht worden, Populationsgrößen direkt oder mittelbar durch Zählung der erfolgreichen Bruten (EB) zu bestimmen. Da die Höhlenkontrollen meist außerhalb der Fortpflanzungsperiode stattfanden, wurde zwangsläufig die Erfassung des Saisonbestandes (BP) angestrebt (gegebenfalls einschließlich der Sekundärkomponente). Die Zuverlässigkeit dieses Verfahrens muß als gering gelten, nicht nur wegen der Schwierigkeiten, das Schicksal vorgefundener Nester nachträglich immer genau zu erkennen (s. STEINBACHER 1959). Voraussetzung wäre nämlich eine Konstanz der Beziehung

$$EB = k \cdot BP$$

(k = erfolgreiche Bruten je Paar des Saisonbestandes).

Im Untersuchungsgebiet variierte die Anzahl erfolgreicher Bruten von 15 (1978) bis 34 (1976). Daß diese »meistens«, »im großen und ganzen« oder »weitgehend« BP entspricht (BRUNS 1955, 1957, 1959 und 1960), erfordert $k \approx 1,0$. Eine derartige Situation bestand lediglich 1976 (Abb. 3). In den übrigen Jahren galt $k < 1,0$ (1978 sogar nur 0,4). EB liefert demnach »eher zu niedrige als zu hohe Werte« (FRANK 1956).

Der Vergleich standardisierter Relativwerte (Abb. 5) belegt, daß EB weder Verlauf noch Ausmaß der Fluktuationen des Saisonbestandes zuverlässig anzeigt. Offensichtlich ist hier die Abhängigkeit von der Populationsgröße weniger bedeutsam als der Einfluß des Bruterfolges.

Die das Fortpflanzungsgeschehen beeinflussenden Umweltfaktoren können je nach Habitat, Region und Jahr unterschiedlich wirksam sein. Zudem korrelieren etwa die Häufigkeiten regulärer Zweitgelege (KLUIJVER 1951 und 1963) und der durch das Hermelin (*Mustela nivalis*) verursachten Brutverluste (DUNN 1977) bei *Parus major* auch mit der Abundanz. Daher ist k variabel und nicht völlig unabhängig von BP . Somit stellt EB keinen brauchbaren Index für den Vergleich von Populationsgrößen dar.

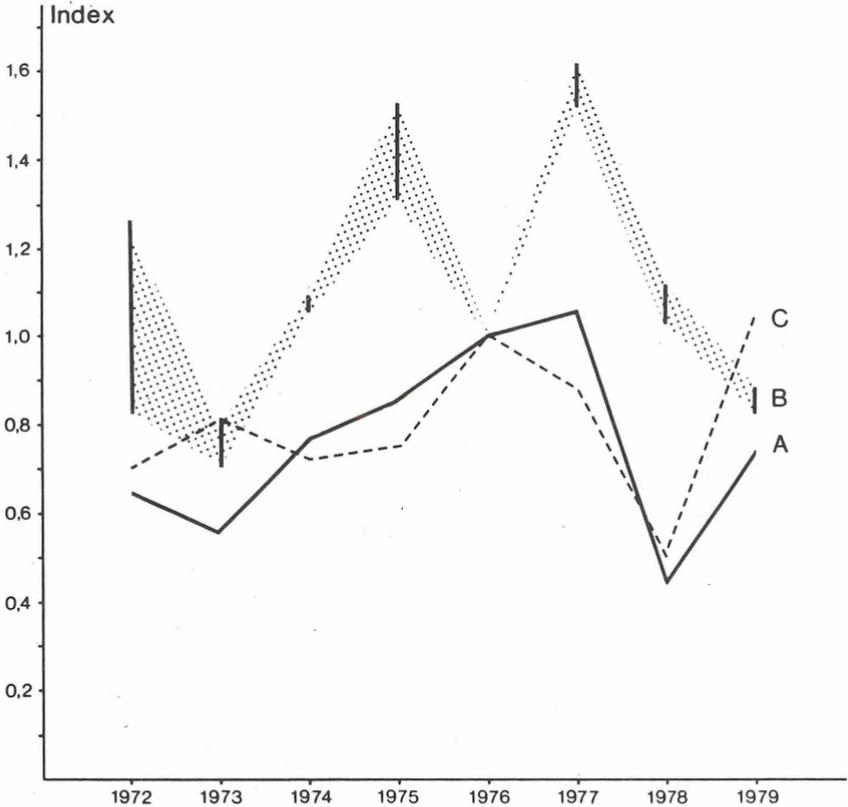


Abb. 5. Die Anzahl erfolgreicher Bruten (A, nach Abb. 3 a) im Vergleich mit Saisonbrutbestand (B, nach Abb. 3 b) und Bruterfolg (C, Quote erfolgreicher Bruten nach Tab. 1). Alle Werte sind bezogen auf 1976 (hier Index einheitlich 1,0).

Fig. 5. Number of successful broods (A, from fig. 3 a), season's breeding stock (B, from fig. 3 b), and nesting success (C, frequency of clutches giving fledglings, after table 1). Each parameter is plotted as an index related to the 1976 data, which are assigned to the value of 1.

6. Diskussion

6.1 Erfassung von Einzelpopulationen

Sofern es sich um Populationen handelt, die Nistkästen benutzen, erfolgen Brutvogel-Zählungen fast stets während der Fortpflanzungsperiode und meist mit dem Ziel einer direkten Erfassung der reproduktiven Paare³⁾ (Ausnahmen s.S. 245). Wertungskriterium ist dabei gewöhnlich der Besitz von Eiern oder Nestlingen (s. S. 234). Es setzt sorgfältige Höhleninspektionen voraus. Nicht minder bedeutsam sind Häufigkeit und Terminierung der Kontrollen⁴⁾. Sie bestimmen nämlich, welcher Bestandstyp durch die Untersuchungsergebnisse schließlich repräsentiert wird.

Bei einmaliger Kontrolle entspricht die Summe der besetzten, d.h. Eier oder Nestlinge enthaltenden Höhlen grundsätzlich der Anzahl reproduktiver Paare⁵⁾. Dabei handelt es sich in der Regel um einen beliebigen, also nicht zwangsläufig den maximalen Tagesbrutbestand. Die Vergleichbarkeit der Untersuchungsergebnisse ist daher eingeschränkt oder ungewiß.

Werden mehrere Höhleninspektionen vorgenommen, machen möglicherweise oder tatsächlich vorkommende Folge- und Ersatzgelege die Identifizierung der Brutvögel durch Beringung und Kontrollfänge notwendig. Aber auch bei Ausschluß von Zählfehlern ist die Vergleichbarkeit der Untersuchungsergebnisse meist eingeschränkt oder ungewiß. Nur in bestimmten Fällen nämlich repräsentieren diese den Saisonbestand. Sonst aber handelt es sich um schwer definierbare, real nicht existente Kombinationen verschiedener Tagesbestände.

Die exakte Erfassung des Saisonbestandes verlangt ausreichend viele Kontrollen in genügend kurzen Abständen (entsprechend den Oszillationen des Tagesbestandes). Die Vergleichbarkeit der Zählergebnisse wird jedoch eingeschränkt oder ungewiß durch die (mögliche) Existenz einer Sekundärkomponente, deren Größe gewöhnlich weder konstant noch genau quantifizierbar ist. Wie die Gegenüberstellung der Brutpaare benachbarter Flächen (s. S. 242) zeigt, bedingt der Individuenaustausch zwischen Untersuchungsgebiet und Umgebung (LÖHRL 1974: 65) systematische Fehler, die ein erhebliches Ausmaß erreichen können.

³⁾ bzw. Erfassung der reproduktiven ♀ bei Arten mit häufiger oder regelmäßiger Abweichung von der Monogamie (z.B. Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis*; LÖHRL 1949).

⁴⁾ Für die folgenden Überlegungen gilt, daß eine Kontrolle jeweils sämtliche Nistkästen des Untersuchungsgebietes betrifft.

⁵⁾ Zählfehler können eintreten, wenn aufeinanderfolgende Bruten eines Paares zeitlich »geschachtelt« in verschiedenen Höhlen stattfinden. Solche auch von der Kohlmeise bekannten Fälle (RHEINWALD 1971) sind beim Wendehals (*Jynx torquilla*) nicht selten (SCHERNER 1980: 893, 904). Sie lassen sich oft nur durch Fang und Markierung der Altvögel nachweisen.

Von systematischen Fehlern wird vermutlich nicht nur die Größe, sondern auch die Struktur des Saisonbestandes betroffen. Im Vergleich mit älteren Artgenossen haben einjährige Kohlmeisen allgemein die geringere Zweitbrutquote (z.B. KLUIJVER 1951). Zudem neigen diese nach Totalverlusten möglicherweise seltener zur Produktion von Ersatzgelegen (DONNER & MAYER 1964). Folglich sind jüngere Individuen an den zur Sekundärkomponente führenden Umsiedlungen weniger oft beteiligt als aufgrund ihrer tatsächlichen Häufigkeit zu erwarten wäre.

Die unmittelbare Identifizierung einer Sekundärkomponente bereitet erhebliche Schwierigkeiten. Auch bei individueller Kennzeichnung der Altvögel kann gewöhnlich nicht ausgeschlossen werden, daß der ersten im Kontrollgebiet stattfindenden Brut eines Paares bereits anderenorts eine Eiablage vorausgegangen ist (WELTER 1935: 29; LACK 1955: 52; DARLEY et al. 1971: 1469). Diese Ungewißheit nimmt während der Fortpflanzungsperiode ab. So dürfte es sich bei sehr späten Gelegen, deren Urheber unberingt sind, fast stets um Ersatz- oder Folgebruten nachträglich zugewanderter Tiere handeln (s. auch ZANG 1972, LÖHRL 1974).

Nur wenn die in der Nachbarschaft des Untersuchungsgebietes nistenden Paare ebenfalls erfaßt und markiert werden, sind die meisten oder gar sämtliche Angehörigen der Sekundärkomponente eindeutig als solche erkennbar (s. auch EYCKERMAN 1974). Sonst aber kann die Wahl einer genügend großen Kontrollfläche garantieren, daß die Anzahl nachträglich zugewanderter Brutvögel einen tolerierbar geringen Prozentsatz des ermittelten Saisonbestandes einnimmt. Der dafür notwendige Arealumfang hängt wesentlich von Umsiedlungsverhalten und Abundanz der jeweiligen Spezies ab.

Selten stellt die Eiablage das entscheidende Kriterium der Brutvogelzählung dar (vgl. S. 234). Zuweilen werden alle Paare, welche Nester gebaut haben (z.B. SCHERNER 1974), oder nur jene mit langfristiger Bindung an Niststätten erfaßt (ZINK 1967, ENEMAR & SJÖSTRAND 1972 u.a.). Häufig aber genügt schon das Territorialverhalten oder sogar lediglich die Anwesenheit adulter Individuen (z.B. JÄRVINEN & VÄISÄNEN 1973 und 1976). Auch in diesen Fällen sind die am Beispiel der Kohlmeise erläuterten Bestandstypen zu unterscheiden. Das gilt besonders für den Vergleich zwischen Linientaxierung und Kartierungsmethode.

Linientaxierungen sind einmalige Zählungen (z.B. EMLÉN 1971, JÄRVINEN & VÄISÄNEN 1973 und 1976). Sofern keine Erfassungsfehler eintreten, repräsentieren die Befunde lediglich Tagesbestände (s. EMLÉN 1977). Da diese meist oszillieren, ist eine Vergleichbarkeit der Untersuchungsergebnisse gewöhnlich ungewiß (s.S. 244). Altvogel-Mortalität, Brutverluste, Umsiedlungen und andere Vorgänge, besonders aber die selten von allen Populationsangehörigen absolvierten Folge- und Ersatzgelege (vgl. LÖHRL 1970) bewirken fast stets einen asynchronen Verlauf des Fortpflanzungsgeschehens. Beispiele bieten Studien von KENDEIGH (1944: 85/86), MURTON (1958: 160-162), SNOW (1958: 2/3), MARSHALL & ROBERTS (1959), STONEHOUSE (1960), ORIAN (1961: 291-298), HORI (1964: 347), MURTON & ISAACSON (1964), ASHMOLE (1965), DELIUS (1965), KALE (1965: 127), PATTERSON (1965), HOLMES (1966: 20/21), DIESELHORST (1968), MURTON & CLARKE (1968: 433/434),

BAUM (1969: 17/18), WIENS (1969: 49-51), DARLEY et al. (1971), TOMIALOJC (1974), GNIELKA (1975: 71; 1978: 36/37), HÖLZINGER (1975), SAEMANN (1975), FURRER (1978) sowie HEGELBACH & ZISWILER (1979).

1968 und 1969 auf der irischen Insel Inishtearaght vorgenommene Schätzungen ergaben nach EVANS & LOVEGROVE (1974) für die dortigen Bestände von Papageitaucher (*Fratercula arctica*), Trottellumme (*Uria aalge*) und Tordalk (*Alca torda*) geradezu katastrophale Rückgänge um 63-75, 85 sowie 90-93% innerhalb eines Jahres (s. auch EVANS & BOURNE 1978). KELLY & WALTON (1977 und 1978) haben dargelegt, daß jene »Zusammenbrüche« teilweise vorgetäuscht sind durch unterschiedliche Beobachtungstermine, d. h. nicht miteinander vergleichbare Abschnitte der Fortpflanzungsperiode (1968 Anfang Juni, 1969 Mitte Juli). Nur selten allerdings wird die Bedeutung von Oszillationen des Tagesbestandes so offenkundig wie in diesem Fall (vgl. JÄRVINEN, VÄISÄNEN & HAILA 1977: 114).

Uneingeschränkte Vergleichbarkeit besitzt wohl nur der maximale Tagesbestand (s.S. 235). Wann dieser erreicht wird, läßt sich durch kontinuierliche Untersuchung eines genügend langen Abschnittes der Brutsaison ermitteln (vgl. Abb. 2). Die Wahl eines konstanten, einheitlichen Zähltermines erscheint wenig sinnvoll, da Beginn, Verlauf und Ende der Fortpflanzungsperiode generell nicht konstant sind, sondern von Habitat, Region und Jahr abhängen. Auch die Festlegung eines bestimmten mehrwöchigen Zeitraumes (z.B. JÄRVINEN, VÄISÄNEN & HAILA 1976 und 1977, SVENSSON 1981) kann im allgemeinen lediglich garantieren, daß die erfaßte Population der maximalen relativ nahekommt.

Die Kartierungsmethode ermöglicht vor allem Zählungen territorialer Vögel. Da der Erfassungsgrad bei einmaliger Kontrolle selten 100% erreicht (s. BERTHOLD 1976), sind hier mehrere, meist wenigstens acht Beobachtungstermine üblich (z.B. ANONYMUS 1970, OELKE 1974). Angestrebt wird demnach die Quantifizierung von Saisonbeständen (s. EMLÉN 1977). Vergleiche mit Ergebnissen der Linientaxierung, wie sie etwa JÄRVINEN, VÄISÄNEN & ENEMAR (1978), JÄRVINEN, VÄISÄNEN & WALANKIEWICZ (1978), TIAINEN et al. (1980), HILDÉN (1981) sowie HAILA & KUUSELA (1982) vorgenommen haben, bedeuten somit den Versuch einer Gegenüberstellung prinzipiell unterschiedlicher Kollektive (s. auch JÄRVINEN, VÄISÄNEN & HAILA 1977: 116).

Allgemein finden Brutpaare bzw. Reviere bei der Kartierungsmethode erst nach wiederholter Registrierung Anerkennung. Auf die Anwesenheit von Durchzüglern und anderen gebietsfremden Vögeln zurückgehende Fehler können so vermieden werden. Erfassungskriterium ist daher die längere, meist ein- oder mehrwöchige Territorialität. Daraus folgt, daß Tiere, welche die Untersuchungsfläche nur kurzfristig besiedeln und dann abwandern oder sterben, ebenfalls unbeachtet bleiben (PALMGREN 1933: 92; YAPP 1962: 11). Das Zählergebnis repräsentiert dann nicht den kompletten Saisonbestand, sondern lediglich einen Anteil »genügend ortsfester« Individuen⁶⁾ (»stationary population«; ENEMAR 1959).

⁶⁾ Allgemein ist weder das Intervall zwischen zwei Kontrollterminen noch die Anzahl der zur Anerkennung von Brutpaaren (Revieren) notwendigen Registrierungen einheitlich (s. auch BERTHOLD 1976: 4-6). Das der Kartierungsmethode zugrundeliegende Erfassungskriterium kann deshalb erheblich variieren (z.B. wenigstens viertägige oder aber mindestens dreiwöchige Territorialität).

Zur Berechnung der Zählgenauigkeit («visit efficiency»; SVENSSON 1978) oder aber der Quote singender ♂ («Gesangsaktivität») werden nicht selten die Resultate von Einzelkontrollen mit dem Gesamtergebnis der Kartierung (Saisonbestand bzw. »stationary population«) verglichen (z.B. COLQUHOUN 1940a und 1940b, KENDEIGH 1944, TOMIALOJĆ 1968, PUCHSTEIN 1975, MATTES 1977, BLANA 1978, OPDAM & REIJNEN 1978). Als direkte Bezugsgröße (100%) ist hier jedoch die am jeweiligen Beobachtungstermin wirklich vorhandene Population (Tagesbestand) zu berücksichtigen (s. auch JÄRVINEN, VÄISÄNEN & ENEMAR 1978, DAWSON 1981).

Umsiedlungen während der Fortpflanzungsperiode etwa im Zusammenhang mit Ersatz- oder regulären Folgebruten (s.S. 239) haben für die Kartierungsmethode auch Bedeutung, weil sie die individuelle Markierung nistender bzw. territorialer Vögel erfordern (vgl. BERTHOLD 1976: 21). Das gilt nicht nur bei Revierverlagerungen innerhalb des untersuchten Raumes, deren Wahrscheinlichkeit generell mit der Flächenausdehnung wächst. Ebenfalls wichtig sind Ortswechsel über die Grenzen des Kontrollgebietes hinweg (FURRER 1978). Diese können jedoch durch Erfassung hinreichend großer Areale bzw. isolierter Populationen weitgehend oder völlig ausgeschlossen werden. Die Annahme, daß Zu- und Abwanderungen ungefähr gleich häufig vorkommen (LÖHRL 1974: 65), bietet hier keine Lösung, weil sie an Voraussetzungen gebunden ist, die in der Praxis gewöhnlich fehlen⁷⁾.

In einer Population des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) konnten BERNDT & STERNBERG (1968) durch Beseitigen der Nisthöhlen 107 ♀ zur Abwanderung veranlassen. 37 anschließend gefundene Ersatzgelege befanden sich 1,4-18,3 (Median 2,2) km vom ersten Platz entfernt. Die wohl weiteste bei dieser Spezies nachgewiesene Umsiedlung während der Fortpflanzungsperiode führte sogar über 46 km (RAHNE 1969). Die methodischen Schwierigkeiten der Erfassung solcher Dismigrationen (vgl. Fußnote S. 239) bedingen, daß für die meisten Arten keine oder nur einzelne, eher zufällig ermittelte Angaben vorliegen. Beispiele relativ großer Distanzen sind: Sandregenpfeifer (*Charadrius hiaticula*) ca. 6 km (GROSSKOPF 1968: 90), Silber- und Heringsmöwe (*Larus argentatus*, *L. fuscus*) »kilometerweit« (LINKOLA 1959: 75), Schleiereule (*Tyto alba*) 8 km (ALTMÜLLER 1976), Flußregenpfeifer (*Charadrius dubius*) mindestens 22 km (LEISLER 1975: 181).

Allgemein ist nahezu unbekannt, welcher Anteil eines Vogelbestandes während der Fortpflanzungsperiode umsiedelt. Einige Beispiele deuten an, daß Ortswechsel selbst über größere Distanzen relativ häufig sein können. So handelt es sich bei den Gelegen mehrjähriger Blaumeisen (*Parus caeruleus*) in manchen Bereichen des Harzes »in der Regel« um Ersatzbruten von aus der Umgebung zugewanderten Individuen (ZANG 1982: 152). Populationen des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*) absolvieren zwei Jahresbruten zuweilen offenbar an verschiedenen, mehr als 200 km

⁷⁾ Gleiche ökologische Bedingungen inner- und außerhalb des Untersuchungsgebietes; hinreichend große Anzahl von über die Grenzen der Kontrollfläche führenden Umsiedlungen.

voneinander entfernten Plätzen (PEIPONEN 1957, HILDÉN 1969). Ähnliche Verhältnisse sind bei Wachtel (*Coturnix coturnix*), Scharlachtrugschmätzer (*Pareptbia-nura tricolor*) und vielleicht auch Erlenzeisig (*Carduelis spinus*) denkbar (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1973: 309; KEAST 1958; DIESELHORST & POPP 1963).

Für Brutvogelzählungen von besonderem Interesse sind Umsiedlungen, welche in das Kontrollgebiet führen und hier eine Sekundärkomponente bedingen. Sie beeinträchtigen die Vergleichbarkeit des Untersuchungsergebnisses (s.S. 244), und zwar um so schwerwiegender, je kleiner der primäre Saisonbestand ist⁸). Es handelt sich um systematische Fehler, die auch bei der Addition von Populationsgrößen wirksam werden, wie das folgende Beispiel jagdlicher Abschlußplanung zeigt: In der Bundesrepublik Deutschland basiert diese oft auf Erhebungen, die unabhängig voneinander in den einzelnen Jagdbezirken stattfinden. Daher können Tiere, welche ihren Aufenthaltsort während der Erfassungsperiode wechseln, in mehreren »Revieren« zur Beobachtung gelangen, und die Summierung der ermittelten Teilbestände erbringt dann ein falsches Resultat. Wie beim Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) nachgewiesen, erhalten deshalb in manchen Regionen zuweilen mehr Individuen die »Freigabe« zur Tötung als dort tatsächlich vorkommen (ERZ 1968, HECKENROTH 1976).

Die beim Birkhuhn deutlich erkennbaren Schwierigkeiten der Addition von Populationsgrößen existieren, wie die Untersuchungen an Kohlmeisen (s.S. 242) belegen, selbst dann, wenn nicht Jäger, sondern Ornithologen die Zählungen vornehmen. Das gilt ähnlich für die Summierung von Teilbeständen, die in verschiedenen Jahren erfaßt wurden, sofern zwischen den Fortpflanzungsperioden Umsiedlungen auftreten (Extremfall: Fichtenkreuzschnabel, *Loxia curvirostra*). Schließlich betrifft das Problem der Sekundärkomponente auch Rasterkartierungen, weil Ortswechsel während der Brutzeit das Verteilungsmuster einer Art beeinflussen (dieses Risiko ist um so größer, je kleiner die Teilflächen sind).

6.2 Erfassung vielartiger Bestände

Untersuchungen, die sämtliche Brutvögel eines Gebietes berücksichtigen, streben die Zählung eines Kollektives (Gesamtbestand) an, das aus mehreren oder vielen Einzelbeständen (Arten) zusammengesetzt ist, die gewöhnlich nicht konstant sind, sondern asynchron oszillieren. Daher muß hier generell eine Summierung jener Schwierigkeiten erwartet werden, die schon bei der Erfassung einer Population auftreten.

⁸) Sehr häufig werden »Probeflächen« untersucht, auf denen nicht mehr als 10 Paare einer Art siedeln (SCHERNER 1981). Befindet sich darunter ein nachträglich zugewandertes Paar, so müssen bereits mindestens 10% des ermittelten Saisonbestandes der Sekundärkomponente zugerechnet werden.

Der **Tagesbestand** als real vorhandenes Kollektiv könnte z.B. durch Linientaxierung erfaßt werden. Seine Vergleichbarkeit ist jedoch begrenzt. Die beteiligten Arten erreichen ihre Maxima meist nicht simultan, sondern nacheinander, so daß sich das Dominanzgefüge während der Fortpflanzungsperiode kontinuierlich ändert (HAUKIOJA 1968: 111; JÄRVINEN, VÄISÄNEN & HAILA 1977: 113/114; O'CONNOR 1980). Es dürfte gewöhnlich kaum einen Zähltermin geben, der für alle Spezies einheitlich günstig liegt (bezogen auf die Oszillationen der einzelnen Populationen).

Wird eine Fläche während der Fortpflanzungsperiode wiederholt kontrolliert, darf nach PALMGREN (1930: 84; 1933: 89) die jeweils größte Anzahl der registrierten Paare bzw. territorialen Vögel einer Spezies als Mindestgröße der betreffenden Population gelten (s. auch HILDÉN 1981). Die Addition solcher meist von unterschiedlichen Terminen stammenden Höchstwerte soll dann den realen, aus *S* Arten zusammengesetzten Brutbestand des Untersuchungsgebietes ergeben (»summation method«; ENEMAR 1959: 10). Tatsächlich aber wird eine fiktive Kombination von *S* maximalen Tagesbeständen angestrebt.

Als »diffuser Begriff« (PALMGREN 1933: 92; DIERSCHKE 1950) ist der **Saisonbestand** anzusehen. Selten sind die beteiligten Arten und Paare gleichzeitig anwesend (territorial) bzw. reproduktiv (COLQUHOUN 1940a: 58; MILLER 1963; WIENS 1969: 44; BEZZEL 1971: 11/12; KARR 1971: 211; SCHERNER 1977: 205; NILSSON 1982). Daher existiert dieses Kollektiv nur an wenigen Tagen oder gar nicht, und die Berechnung der Brutvogel-Diversität ergibt dann fast stets unrealistisch hohe Werte (s. CYR 1978). Die Interpretation der Struktur (Dominanzen) wird zudem erschwert durch systematische Fehler, die auf interspezifisch verschieden große Sekundärkomponenten (s.S. 247) zurückgehen.

6.3 Folgerungen

Wie die Beobachtungen an der Kohlmeise zeigen, garantiert die einheitliche Anwendung einer bestimmten Methode allein nicht immer die Vergleichbarkeit der Resultate. Zugleich wird deutlich, daß bei der Beurteilung eines Untersuchungsverfahrens die (meist variierenden) Eigenschaften des Forschungsobjektes ausschlaggebend sind. Dieses Prinzip bietet vermutlich eine Grundlage für die von JÄRVINEN (1978) angestrebte universelle Theorie der Vogelzählungen. Tages- und Saisonbestände (einschließlich Sekundärkomponente) können nämlich außerhalb der Fortpflanzungsperiode ebenfalls unterschieden werden. Die von GATTER & MÜLLER (1977) gestellte Frage nach der Definition des »Winterbestandes« ist ein erster Hinweis darauf.

Außerhalb der Fortpflanzungsperiode kann die Menge der in einem Gebiet weilenden Vögel erheblich oszillieren. Eine häufige Ursache sind Ortswechsel über die Grenzen der Kontrollfläche hinweg. Sie bewirken, daß Artenreichtum, Populationsgrößen und Dominanzen rasch wechseln (oft innerhalb weniger Stunden). Die einmalige Zählung, auch wenn sie etwa jährlich oder monatlich wiederholt wird (Beispiele s. OELKE 1977), ermöglicht im allgemeinen die Quantifizierung eines beliebigen, nicht zwangsläufig maximalen Tagesbestandes (s. auch BEZZEL & VON KROSIGK 1966, GATTER & MÜLLER 1977). Die Aussagekraft der Untersuchungsergebnisse ist daher eingeschränkt oder ungewiß. Fragwürdig sind besonders Vergleiche mit durch Kartierung erfaßten Brutbeständen, die einen grundsätzlich anderen Bestandstyp darstellen (s.S. 246).

Die Existenz unterschiedlicher Brutvogel-Kollektive hat nicht nur methodische Bedeutung. Sie macht auch eine Präzisierung der »Umweltkapazität« notwendig. Diese »drückt sich in der höchstmöglichen Dichte« einer Population aus (SCHWERDT-FEGER 1968: 35) und dürfte demnach der maximalen Anzahl gleichzeitig reproduktiver bzw. territorialer Individuen entsprechen. Dagegen kann die Größe des Saisonbestandes das wirkliche Fassungsvermögen des Lebensraumes u.U. weit übertreffen (s. CYR 1978).

Literatur

- ALTMÜLLER, R. (1976): Schachtelbrut eines Schleiereulens-Weibchens (*Tyto alba*). Vogelk. Ber. Niedersachsen 8: 9-10. – ANONYMUS (1970): Recommendations for an International Standard for a Mapping Method in Bird Census Work. – In: S. SVENSSON: Bird Census Work and Environmental Monitoring. Lund (Ecol. Res. Committee): 49-52 (Bull. Ecol. Res. Committee 9). – ASHMOLE, N. P. (1965): Adaptive Variation in the Breeding Regime of a Tropical Sea Bird. Proc. Nat. Ac. Sc. United States 53: 311-318. – BALEN, J. H. VAN (1973): A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. Ardea 61: 1-93. – BAUM, H. (1969): Zur Biologie und Ökologie der Amsel – *Turdus merula*. Emberiza 2: 10-23. – BERNDT, R. (1938): Über die Anzahl der Jahresbruten bei Meisen und ihre Abhängigkeit vom Lebensraum, mit Angaben über Gelegstärke und Brutzeit. Dtsch. Vogelwelt 63: 140-151, 174-181. – BERNDT, R., & F. FRIELING (1939): Siedlungs- und brutbiologische Studien an Höhlenbrütern in einem nordwestsächsischen Park. J. Orn. 87: 593-638. – BERNDT, R., & H. STERNBERG (1968): Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion. Ibis 110: 256-269. – BERTHOLD, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. J. Orn. 117: 1-69. – BEZZEL, E. (1971): Grobe Analyse der Verbreitung einiger Brutvögel in den Bayerischen Alpen und ihrem Vorland. Anz. Orn. Ges. Bayern 10: 7-37. – BEZZEL, E., & E. VON KROSIGK (1966): Versuch einer quantitativen Erfassung des Winterbestandes einiger Wasservögel in Südbayern. Anz. Orn. Ges. Bayern 7: 675-680. – BLANA, H. (1978): Die Bedeutung der Landschaftsstruktur für die Vogelwelt. Beitr. Avifauna Rheinlandes 12: 1-225. – BLASCHKE, W. (1968): Revierverhalten und Ortstreue der Kohlmeise (*Parus major*) in der westlichen Niederlausitz. Beitr. Tierwelt Mark 5: 55-61. – BRUNS, H. (1955): Ergebnisse eines Vogelansiedlungsversuches in einem fränkischen Eichen-Hainbuchen-Wald. Orn. Mitt. 7: 221-227. – BRUNS, H. (1957): Beiträge zur Kenntnis der wissenschaftlichen Grundlagen und zur Methodik des Vogelschutzes in der Forstwirtschaft. Waldhygiene 2: 4-30. – BRUNS, H. (1959): Ergebnisse (1954-59) eines Versuches zur Steigerung der Siedlungsdichte der Vögel gegen den Buchenrotschwanzspinner (*Dasychira pudibunda*) im Solling. Vogelring 28: 133-140. – BRUNS, H. (1960): Untersuchungen zur Siedlungsbiologie und Populationsdynamik eines Vogelbestandes in einem Eichen-Hainbuchenwald. Proc. XII Internat. Orn. Congr., Helsinki 1958: 133-143. – COLQUHOUN, M. K. (1940a): The density of woodland birds determined by the sample count method. J. Animal Ecol. 9: 53-67. – COLQUHOUN, M. K. (1940b): Visual and Auditory Conspicuousness in a Woodland Bird Community: a Quantitative Analysis. Proc. Zool. Soc. London 110, Ser. A: 129-148. – CYR, A. (1978): A comment on the results obtained by means of the mapping method. Polish Ecol. Stud. 3 (4), 1977: 37-39. – DARLEY, J. A., D. M. SCOTT & N. K. TAYLOR (1971): Territorial fidelity of catbirds. Canadian J. Zool. 49: 1465-1478. – DAWSON, D. G. (1981): Counting Birds for a Relative Measure (Index) of Density. – In: C. J. RALPH & J. M. SCOTT: Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Lawrence (Cooper Orn. Soc.): 12-16 (Stud. Avian Biol. 6). – DELIUS, J. D. (1965): A population study of Skylarks *Alauda arvensis*. Ibis 107: 466-492. – DIERSCHKE, F. (1950): Erfahrungen bei 10jährigen Vogelbestandsaufnahmen. Orn. Mitt. 2: 31-36. – DIESSELHORST, G. (1968): Struktur einer Brutpopulation von *Sylvia communis*. Bonner Zool. Beitr. 19: 307-321. – DIESSELHORST, G., & K. POPP (1963): Zeisigbruten bei Memmingen. Vogelwelt 84: 184-190. – DONNER, J., & G. MAYER (1964): Die Abhängigkeit der Fortpflanzungsrate vom Lebensalter bei der Kohlmeise. Naturk. Jb. Stadt Linz 10: 337-352. – DUNN E. (1977): Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents. J. Animal Ecol. 46: 633-652. – EMLÉN, J. T. (1971): Population Densities of Birds Derived from Transect Counts. Auk 88: 323-342. – EMLÉN, J. T. (1977): Estimating Breeding Season Bird Densities from Transect Counts. Auk 94: 455-468. – ENEMAR, A. (1959): On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season. Vår Fågelvärld, Suppl. 2: 1-114. – ENEMAR, A., & B. SJÖSTRAND (1972): Effects of the Introduction of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* on the Composition of a Passerine Bird Community. Orn. Scandinavica 3:

- 79-89. – ERZ, W. (1968): Zur Situation des Birkhuhns (*Lyrurus tetrrix*) in Nordrhein-Westfalen. – In: J. ZIMMERMANN: Beiträge zur angewandten Vogelkunde. Recklinghausen (Bongers): 167-181 (Schr.-R. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Nordrhein-Westfalen 5). – EVANS, P. G. H., & W. R. P. BOURNE (1978): Auks on Inishtearaght, 1968-1973, and the occurrence of disease in Terns. Irish Birds 1: 239-242. – EVANS, P. G. H., & R. LOVEGROVE (1974): The Birds of the South-West Irish Islands. Irish Bird Rep. 1973: 33-64. – EYCKERMAN, R. (1974): Some observations on the behaviour of intruding Great Tits, *Parus major*, and on the success of their breeding attempts in a high density breeding season. Gerfaut 64: 29-40. – FLEGG, J. J. M., & C. J. COX (1975): Population and Predation in a Tit Nest-Box Colony. Bird Study 22: 105-112. – FRANK, F. (1956): Zur Problematik der angewandten Vogelkunde. J. Orn. 97: 110-114. – FURRER, R. K. (1978): Zum Problem der Bestandserfassung von Wacholderdrosseln *Turdus pilaris* während der Brutzeit. Orn. Beob. 75: 227-236. – GATTER, W., & W. MÜLLER (1977): Winterbestandszählungen an Gebirgsstelzen *Motacilla cinerea*. Anz. Orn. Ges. Bayern 16: 58-67. – GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5 Frankfurt a. M. (Ak. Verl.-Ges.). – GNIELKA, R. (1975): Zur Brutbiologie der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*). Orn. Mitt. 27: 71-83. – GNIELKA, R. (1978): Brutstatistik einer urbanen Population der Ringeltaube (*Columba palumbus*). Orn. Jber. Mus. Heineanum 3: 31-42. – GROSSKOPF, G. (1968): Die Vögel der Insel Wangerooge. Jever (Mettck) (Abh. Gebiet Vogelk. 5). – HAARTMAN, L. VON (1969): The Nesting Habits of Finnish Birds. Commentationes Biol. 32: 1-187. – HAILA, Y., & S. KUUSELA (1982): Efficiency of one-visit censuses of bird communities breeding on small islands. Orn. Scandinavica 13: 17-24. – HAUKIOJA E. (1968): Reliability of the Line Survey Method in Bird Census, With Reference to Reed Bunting and Sedge Warbler. Orn. Fennica 45: 105-113. – HECKENROTH, H. [1976]: Unterschiedliche Ergebnisse von Bestandsaufnahmen des Birkhuhns durch Faunisten und Jagdverierinhaber. Ber. Dtsch. Sekt. Internat. Rates Vogelschutz 15, 1975: 64-71. – HEGELBACH, J., & V. ZISWILER (1979): Zur Territorialität einer Grauummer-Population *Emberiza calandra*. Orn. Beob. 76: 119-132. – HILDÉN, O. (1969): Über Vorkommen und Brutbiologie des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*) in Finnisch-Lapland im Sommer 1968. Orn. Fennica 46: 93-112. – HILDÉN, O. (1981): Sources of Error Involved in the Finish Line-Transsect Method. – In: C. J. RALPH & J. M. SCOTT: Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Lawrence (Cooper Orn. Soc.): 152-159 (Stud. Avian Biol. 6). – HÖLZINGER, J. (1975): Untersuchungen zum Verhalten des Flußregenpfeifers *Charadrius dubius* bei gestörtem und ungestörtem Brutablauf. Anz. Orn. Ges. Bayern 14: 166-173. – HOLMES, R. T. (1966): Breeding Ecology and Annual Cycle Adaptations of the Red-backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in Northern Alaska. Condor 68: 3-46. – HORI, J. (1964): The breeding biology of the Shelduck, *Tadornatadorna*. Ibis 106: 333-360. – JÄRVINEN, O. (1978): Species-specific census efficiency in line transects. Orn. Scandinavica 9: 164-167. – JÄRVINEN, O., & R. A. VÄISÄNEN (1973): Species diversity of Finnish birds, I: Zoogeographical zonation based on land birds. Orn. Fennica 50: 93-125. – JÄRVINEN, O., & R. A. VÄISÄNEN (1976): Finnish line transect censuses. Orn. Fennica 53: 115-118. – JÄRVINEN, O., R. A. VÄISÄNEN & A. ENEMAR (1978): Efficiency of the line transect method in mountain birch forest. Orn. Fennica 55: 16-23. – JÄRVINEN, O., R. A. VÄISÄNEN & Y. HAILA (1976): Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. Orn. Fennica 53: 40-45. – JÄRVINEN, O., R. A. VÄISÄNEN & Y. HAILA (1977): Bird census results in different years, stages of the breeding season and times of the day. Orn. Fennica 54: 108-118. – JÄRVINEN, O., R. A. VÄISÄNEN & W. WALANKIEWICZ (1978): Efficiency of the line transect method in Central European forests. Ardea 66: 103-111. – JONES, P. J. (1972): Food as a proximate factor regulating the breeding season of the Great Tit (*Parus major*). Proc. XVth Internat. Orn. Congr., The Hague, 1970: 657-658. – KALE, H. W. (1965): Ecology and Bioenergetics of the Long-billed Marsh Wren *Telmatodytes palustris griseus* (Brewster) in Georgia Salt Marshes. Publ. Nuttall Orn. Club 5: 1-142. – KARR, J. R. (1971): Structure of Avian Communities in Selected Panama and Illinois Habitats. Ecol. Monographs 41: 207-233. – KEAST, A. (1958): The Relationship Between Seasonal Movements and the Development of Geographic Variation in the Australian Chats (*Epthianura* Gould and *Ashbyia* North (Passeres: Muscipidae, Melanurinae)). Australian J. Zool. 6: 53-68. – KELLY, T. C., & G. A. WALTON (1977): The Auk Population Crash of 1968-69 on Inishtearaght – A Review. Irish Birds 1: 16-36. – KELLY, T. C., & G. A. WALTON (1978): Reply. Irish

- Birds 1: 242. – KENDEIGH, S. C. (1944): Measurement of Bird Populations. Ecol. Monographs 14: 67-106. – KLUIJVER, H. N. (1951): The Population Ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Ardea 39: 1-135. – KLUIJVER, H. N. (1963): The Determination of Reproductive Rates in Paridae. Proc. XIII Internat. Orn. Congr., Ithaca 1962: 706-716. – KRÄTZIG, H. (1939): Untersuchungen zur Siedlungsbiologie waldbewohnender Höhlenbrüter. Orn. Abh. (Dtsch. Vogelwelt, Beih.) 1: 1-96. – LACK, D. (1955): British tits (*Parus* spp.) in nesting boxes. Ardea 43: 50-84. – LACK, D. (1966): Population Studies in Birds. Oxford (Clarendon). – LEISLER, B. (1975): *Charadrius dubius* Scopoli 1786 – Flußregenpfeifer. – In: U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM, K. M. BAUER & E. BEZZEL: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 6. Wiesbaden (Ak. Verl.-Ges.): 145-197. – LINKOLA, P. (1959): Zur Methodik der quantitativen Vogelforschung in den Binnengewässern. Orn. Fennica 36: 66-78. – LÖHRL, H. (1949): Polygynie, Sprengung der Ehegemeinschaft und Adoption beim Halsbandschnäpper (*Muscicapa a. albicollis*). Vogelwarte 15: 94-100. – LÖHRL, H. (1972): Nachweis und Problematik von Zweitbruten. Vogelwelt 91: 223-230. – LÖHRL, H. (1974): Die Tannenmeise. Wittenberg Lutherstadt (Ziemsens) (N. Brehm-Bücherei 472). – MANNES, P., & R. ALPERS (1975): Über Fehlergrößen bei Siedlungsdichte-Untersuchungen an höhlenbrütenden Singvögeln nach der Kartierungsmethode. J. Orn. 116: 308-314. – MARSHALL, A. J., & J. D. ROBERTS (1959): The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction of cormorants (Phalacrocoracidae) at latitude 0°20' N. Proc. Zool. Soc. London 132: 617-625. – MATTES, H. (1977): Erfahrungen mit der Kartierungsmethode zur Brutvogelbestandsaufnahme in Nadelwäldern. Vogelwelt 98: 1-15. – MILLER, A. H. (1963): Seasonal Activity and Ecology of the Avifauna of an American Equatorial Cloud Forest. Univ. California Publ. Zool. 66: 1-78. – MURTON, R. K. (1958): The breeding of Woodpigeon populations. Bird Study 5: 157-183. – MURTON, R. K., & S. P. CLARKE (1968): Breeding biology of Rock Doves. Brit. Birds 61: 429-448. – MURTON, R. K., & A. J. ISAACSON (1964): Productivity and egg predation in the Woodpigeon. Ardea 52: 30-47. – NILSSON, S. G. (1977): Estimates of population density and changes for titmice, Nuthatch and Treecreeper in southern Sweden – an evaluation of the territory mapping method. Orn. Scandinavica 8: 9-16. – NILSSON, S. G. (1982): Seasonal changes in census efficiency of birds at marshes and fen mires in southern Sweden. Holarctic Ecol. 5: 55-60. – O'CONNOR, R. J. (1980): The effects of census date on the results of intensive Common Birds Census surveys. Bird Study 27: 126-136. – OELKE, H. (1974): Siedlungsdichte. – In: P. BERTHOLD, E. BEZZEL & G. THIELCKE: Praktische Vogelkunde. 1. Aufl. Greven (Kilda): 33-44. – OELKE, H. (1977): Bisher angewandte Methoden der Wintervogelbestandsaufnahmen, ein Überblick. Vogelwelt 98: 66-75. – OPDAM, P., & R. REIJNEN (1978): Zur Methodik der Waldvogelbestandsaufnahmen. Beitr. Avifauna Rheinlandes 11: 77-84. – ORIANI, G. H. (1961): The Ecology of Blackbird (*Agelaius*) Social Systems. Ecol. Monographs 31: 285-312. – PALMGREN, P. (1930): Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands mit besonderer Berücksichtigung Ålands. Acta Zool. Fennica 7: 1-218. – PALMGREN, P. (1933): Die Vogelbestände zweier Wäldchen, nebst Bemerkungen über die Brutreviertheorie und zur quantitativen Methodik bei Vogelbestandsaufnahmen. Orn. Fennica 10: 61-94. – PATTERSON, I. J. (1965): Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. Ibis 107: 433-459. – PEIPONEN, V. (1957): Wechselt der Birkenzeisig, *Carduelis flammæa* (L.), sein Brutgebiet während des Sommers? Orn. Fennica 34: 41-64. – PERRINS, C.M. (1965): Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major* L. J. Animal Ecol. 34: 601-647. – PERRINS, C. M. (1979): British Tits. London (Collins) (N. Naturalist 62). – PUCHSTEIN, K. (1975): Wie zuverlässig sind Bestandserhebungen mittels Einmal-Kontrollen? hamburgervogelw. beitr. 13: 81-87. – RAHNE, U. (1969): Ersatzbrut eines weiblichen Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in 46 km Entfernung. Vogelwarte 25: 156-157. – RHEINWALD, G. (1971): Schachtelbruten der Kohlmeise (*Parus major*). Vogelwelt 92: 231-232. – SAEMANN, D. (1975): Studien an einer Großstadtpopulation der Türkentaube *Streptopelia decaocto* im Süden der DDR. Hercynia N. F. 12: 361-388. – SCHERNER, E. R. (1974): Biotop, Verbreitung und Bestand brütender Höckerschwäne (*Cygnus olor*) in Bremen, Hamburg, Hessen, Niedersachsen, Schleswig-Holstein und West-Berlin 1969. Vogelwelt 95: 161-169. – SCHERNER, E. R. (1977): Möglichkeiten und Grenzen ornithologischer Beiträge zu Landeskunde und Umweltforschung am Beispiel der Avifauna des Solling. Diss. Math.-Naturwiss. Fak. Univ. Göttingen. – SCHERNER, E. R. (1980): *Jynx*

torquilla Linnaeus 1758 – Wendehals. – In: U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM & K. M. BAUER: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 9. Wiesbaden (Ak. Verl.-Ges.): 881-916. – SCHERNER, E. R. (1981): Die Flächengröße als Fehlerquelle bei Brutvogel-Bestandsaufnahmen. *Ökol. Vögel* 3: 145-175. – SCHWERDT-FEGER, F. (1968): Ökologie der Tiere. Bd. 2. 1. Aufl. Hamburg und Berlin (Parey). – SNOW, D. W. (1958): The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis* 100: 1-30. – STEINBACHER, G. (1959): Vogelwelt 80: 127-129. – STOKES, A. W. (1950): Breeding Behavior of the Goldfinch. *Wilson Bull.* 62: 107-127. – STONEHOUSE, B. (1960): The King Penguin *Aptenodytes patagonica* of South Georgia. London (Her Majesty's Stationary Office) (Falkland Islands Dependencies Survey, Sc. Rep. 23). – SVENSSON, S. E. (1978): Census efficiency and number of visits to a study plot when estimating bird densities by the territory mapping method. *J. Appl. Ecol.* 16: 61-68. – SVENSSON, S. E. (1981): Do Transect Counts Monitor Abundance Trends in the same Way as Territory Mapping in Study Plots? – In: C. J. RALPH & J. M. SCOTT: Estimating Numbers of Terrestrial Birds. *Lawrence (Cooper Orn. Soc.):* 209-214 (*Stud. Avian Biol.* 6). – TIAINEN, J., J.-L. MARTIN, T. PAKKALA, J. PIIROINEN, T. SOLONEN, M. VICKHOLM & E. VIROLAINEN (1980): Efficiency of the line transect and point count methods in a South Finnish forest area. – In: H. OELKE: Bird Census Work and Nature Conservation. *Lengede (Dachverband Dtsch. Avifaun.):* 107-113. – TINBERGEN, L. (1946): De Sperwer als roofvijand van zangvogels. *Ardea* 34: 1-213. – TOMIALOJĆ, L. (1968): Fundamental Methods of the Quantitative Research of the Breeding Avifauna on Woodcovered Areas and in Settlements. *Not. Orn.* 9: 1-20. – TOMIALOJĆ, L. (1974): The influence of the breeding losses on the results of censusing birds. *Acta Orn.* 14: 386-393. – WELTER, W. A. (1935): The Natural History of the Long-billed Marsh Wren. *Wilson Bull.* 47: 3-34. – WIENS, J. A. (1969): An Approach to the Study of Ecological Relationships among Grassland Birds. *Orn. Monographs* 8: 1-93. – WINKEL, W. (1970): Hinweise zur Art- und Altersbestimmung von Nestlingen höhlenbrütender Vogelarten anhand ihrer Körperentwicklung. *Vogelwelt* 91: 52-59. – WINKEL, W. (1975): Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisen-Arten (*Parus* spp.) in einem niedersächsischen Aufzuchtungsgebiet mit Japanischer Lärche *Larix leptolepis*. *Vogelwelt* 96: 41-63, 104-114. – YAPP, W. B. (1962): *Birds and Woods*. London, New York und Toronto (Oxford Univ. Pr.). – ZANG, H. (1972): Über Zweit- und Drittbruten der Tannenmeise (*Parus ater*). *Vogelwelt* 93: 180-192. – ZANG, H. (1982): Der Einfluß der Höhenlage auf Alterszusammensetzung und Brutbiologie bei Kohl- und Blaumeise (*Parus major*, *P. caeruleus*) im Harz. *J. Orn.* 123: 145-154. – ZINK, G. (1967): Populationsdynamik des Weissen Storchs, *Ciconia ciconia*, in Mitteleuropa. *Proc. XIV Internat. Orn. Congr., Oxford 1966:* 191-215.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Scherner Erwin Rudolf

Artikel/Article: [Der Begriff des Brutbestandes am Beispiel der Kohlmeise \(Parus major\) 231-254](#)