



© Ornithologische Gesellschaft Baden-Württemberg e.V. - www.ogbw.de
 Ornithol. Jh. Bad.-Württ. 23: 3-27 (2007)

Vergleichende Untersuchungen zum Nächtungsverhalten von Grauspecht (*Picus canus*) und Grünspecht (*Picus viridis*) in Ostwürttemberg (Ostalbkreis)

Karl Keicher

Zusammenfassung

In einem 600 ha großen Untersuchungsgebiet auf der östlichen Schwäbischen Alb wurde von 1969 bis 1972 alljährlich zwischen September und Mitte Mai planmäßig das winterliche Nächtungsverhalten von Grau- und Grünspecht untersucht. Die Schlafhöhlengebiete waren in der Regel zwischen Ende Oktober und Mitte März besetzt, mit allerdings starken jährlichen Schwankungen. Unterschiede zwischen beiden Arten zeigten sich in den Aufenthaltsdauern in den Höhlengebieten, in der Struktur der genutzten Höhlenbäume, in der Nutzung von Übergangsbäumen und Rufstationen, im Verhalten beim Anfliegen bzw. Verlassen der Schlafhöhle, bei der Reaktion auf extreme Witterungsbedingungen sowie in der Empfindlichkeit gegenüber Störungen im Schlafgebiet.

Weiterhin wurde die geschlechtsspezifische Steuerung der endogenen Aktivitätsrhythmik durch externe Zeitgeber untersucht. Dabei konnten die Aschoff'schen Regeln zur Aktivitätssteuerung weitgehend bestätigt werden. Tageslänge und Beleuchtungsstärke spielten als Zeitgeber die entscheidende Rolle. Grauspechte waren im Winter scheinbar stärker endogen beeinflusst und konnten deshalb flexibler auf Temperaturschwankungen und Kälteeinbrüche reagieren als Grünspechte. Im Frühjahr und Herbst glichen sich die Endpunkte der Aktivität bei den Geschlechtern und bei den Spechtarten an. Dies führte zu erhöhter Aggressivität, aber auch zur Verbesserung der Paarungschancen. Die Balzhandlungen setzten bei Grauspechten bereits im Spätherbst ein und dauerten insgesamt länger als bei Grünspechten.

Interspezifische Auseinandersetzungen zwischen beiden Arten in den Höhlengebieten waren aufgrund zeitversetzter Aktivitätssenden relativ selten und traten in der Regel im Frühjahr und Herbst auf, wenn sich die Aktivitätssenden beider Arten angleichen. Bei Auseinandersetzungen mit anderen Vogelarten dominierten die untersuchten Spechte meist über kleinere Spechtarten sowie über Höhlen bewohnende Kleinvögel. Beschädigungskämpfe zwischen rivalisierenden Männchen und Weibchen wurden sehr selten beobachtet und behinderten die Paarbildung anscheinend nicht. Balzhandlungen, Streitigkeiten und Rufe bei Begegnungen der Geschlechter ab dem Spätherbst werden dargestellt und diskutiert. Wegen nicht erfolgter Markierungen konnten nur kleinräumige Wanderungen während der Wintermonate erfasst werden.

Gefährdungsursachen für beide Arten werden abgeleitet und Schlussfolgerungen gezogen für eine Optimierung von Siedlungsdichteuntersuchungen, die bereits die winterlichen Höhlengebiete einbeziehen.

Karl Keicher, Zähringer Str. 4, D-78727 Oberndorf-Aistaig. E-Mail: karlkeicher@web.de.

The behaviour of Grey and Green Woodpecker (Picus canus, P. viridis) in their winter sleeping territories

Between 1969 and 1972, I studied the behaviour of Grey and Green Woodpecker in their winter hole territories at four study sites on the eastern Swabian Alb (Baden-Württemberg, Southern Germany). Winter territories were usually occupied between end of October and mid March. The two species differed particularly in the structure of trees used for nocturnal roost, in the usage of intermediate resting trees when approaching the hole, in the behaviour while approaching or leaving the hole, in their response to extreme weather conditions, and in their sensitivity towards natural and human-induced disturbance.

I further assessed several hypotheses (the so-called Aschoff rules) on the sex- and species-specific control of the circadian activity rhythm by environmental cues. Day length and light intensity apparently played the crucial role in determining activity patterns. I further found hints that the endogenous rhythm is more pronounced in Grey than in Green Woodpecker, perhaps allowing the latter to respond more flexibly to short-term environmental fluctuations. The time of daily activity ends converged between both species, but also between males and females within species, towards the end of the winter. In consequence, inter- and intraspecific interactions, including agonistic interactions and courtship displays, became more frequent in early spring. Both woodpecker species usually dominated in interactions with other bird species, in particular with passerines that competed for the same tree holes.

I finally describe the phenology of distinct call types in both species, and estimate territory sizes based on repeated observations of the same individuals.

1 Einleitung

1.1 Bestandsentwicklung und Erfassungsmethoden

Die beiden „grünen“ Großspechte, Grün- und Grauspecht, haben in den letzten Jahrzehnten in Europa zum Teil erhebliche Bestandeinbußen erlitten (Bauer & Berthold 1996; Heckenroth & Laske 1997; Hölzinger & Mahler 2001). Beim Grauspecht sind diese in weiten Teilen Europas besonders stark ausgeprägt (Hagemeyer & Blair 1997). Entsprechendes gilt vor allem seit den 1970er Jahren auch für die Arealgrenze der Art im westlichen und nördlichen Deutschland (Rheinwald 1994, Bauer & Berthold 1996, Heckenroth & Laske 1997). In Süddeutschland wird von zumindest regionalen Rückgängen berichtet (u.a. Bauer & Heine 1992, Furrington 2002). Als mögliche Ursachen werden Eingriffe in Streuobstbestände, der Verlust naturnaher Waldrandzonen sowie der Rückgang naturnaher Laubmischwälder diskutiert. Bestandssituation und -entwicklung des Grünspechtes sind insgesamt besser dokumentiert als jene des Grauspechtes. In Europa, Deutschland und Baden-Württemberg zeichnen sich langfristige Bestandsrückgänge seit den 1950er- und 1960er Jahren ab (Hölzinger & Mahler 2001). Dafür werden hauptsächlich Lebensraumzerstörungen verantwortlich gemacht, da mit dem Verlust ameyenreicher Wiesen eine Hauptnahrungsquelle des Grünspechtes verloren geht. Positive Bestandstrends wurden in Baden-Württemberg bislang nicht bekannt (Hölzinger & Mahler 2001). Aus meinem Beobachtungsgebiet am oberen Neckar (Württemberg) bei Oberndorf, Landkreis Rottweil, sind Grauspechtvorkommen nur bis Mitte der 1990er Jahre nachweisbar

und heute erloschen, während Grünspechte in etwa konstanter Dichte bis heute (2007) lückelos verbreitet sind. Die Ursachen für die unterschiedliche Bestandsentwicklung in diesem Gebiet sind unbekannt.

Eine wichtige Ursache für die lückenhaften Kenntnisse zur Bestandsdynamik beider Arten scheint ein Mangel an geeigneten Erfassungsmethoden zu sein (Spitznagel 1990, 1993). Eine Verbesserung der Erfassungsmethoden würde es ermöglichen, unsere Kenntnisse über die Habitatanforderungen beider Arten zu präzisieren sowie Naturschutzstrategien zu optimieren. Aus diesen Gründen habe ich mich entschlossen, eine schwer zugängliche Studie über die winterliche Habitatnutzung und Aktivitätsrhythmik beide Arten aus den 1970er Jahren (Keicher 1972) unter Einbeziehung einiger unveröffentlichter Daten sowie aktueller Forschungsergebnisse einem breiteren Kreis von Beobachtern zur Verfügung zu stellen. Die Darstellung umfasst zunächst die Charakterisierung der genutzten Höhlengebiete und Schlafbäume, die Beschreibung des Verhaltens beim abendlichen Anflug und morgendlichen Abflug von der Schlafhöhle, Messungen der tageszeitlichen Aktivität, Charakterisierung und Phänologie verschiedener Ruftypen, die Erfassung kleinräumiger Wanderungen und Reviergrößen, sowie die Beschreibung intra- und interspezifischer Interaktionen. Basierend auf diesen Grundlagendaten werden anschließend Vorschläge zur Erfassung beider Spechtarten im Winterquartier abgeleitet.

1.2 Tagesrhythmik

Als zweiten Schwerpunkt überprüft die Arbeit anhand des Nächtungsverhaltens beider Spechtarten grundlegende Hypothesen zur zeitlichen Steuerung der circadianen Aktivitätsrhythmik (die so genannten Aschoff'schen Regeln, Aschoff & Wever 1962). Die rhythmische Abfolge von Aktivitäts- und Ruhezeiten ist bei vielen Tieren endogen bestimmt (Aschoff & Wever 1962, Bünning 1963, Nielsen 1984, Rammert 1980). Diese "Spontanfrequenz" wird meist durch natürliche Außeneinflüsse (= Zeitgeber) an den örtlich variablen Wechsel von Licht- und Dunkelzeiten angepasst (Wever 1962). Die von der inneren Uhr bestimmten Spontanfrequenzen sind in etwa der Tageslänge angepasst. Man spricht daher von "circadianer" Aktivitätsrhythmik. In Laborversuchen zeigt sich oft ein zweigipfelter Aktivitätsverlauf (Bigeminus, siehe Hoffmann 1960, 1969, Erkert 1969, Pohl 1968), der vermutlich vererbt wird (Bünning 1963).

Unter natürlichen Bedingungen sind meist mehrere Zeitgeber in unterschiedlicher Stärke wirksam (Aschoff 1954, Hoffmann 1969). Bei Warmblütlern, also auch bei Vögeln, ist jedoch das Licht (v.a. die Faktoren Hell-Dunkel-Wechsel und Beleuchtungsstärke) der mit Abstand wichtigste exogene Zeitgeber (Wever 1962). Andere Zeitgeber wie die Temperatur (Aschoff 1954, Pohl 1968), akustische Reize wie der Gesang anderer Vögel (Aschoff & von Holst 1958, Hoffmann 1969, Scheer 1952) oder olfaktorische Reize (Hoffmann 1969) scheinen dagegen nur selten und dann kurzfristig die Wirkung des Lichtes zu überlagern. Der endogene Rhythmus kann sich innerhalb von 1 bis 2 Tagen an einen neuen Außenrhythmus anpassen, solange dieser nicht zu stark vom endogenen Rhythmus abweicht (sog. Mitnahmebereich, Bünning 1963). Die genaue Umsetzung dieser Anpassung variiert jedoch stark zwischen den einzelnen Arten (Gwinner 1966). Grundsätzlich können Vögel Tageslängen durch die pneumatisierte Schädeldecke mit einer Genauigkeit von wenigen Minuten messen (Berthold et al. 1972, Bünning 1963), was die Grundlage für eine präzise Anpassung der Tagesrhythmik darstellt.

Die Wechselwirkungen endogener und exogener Faktoren bei der Steuerung der circadianen Aktivitätsrhythmik bei Vögeln sind bislang unzureichend geklärt. Schwerpunkte aktueller Forschung sind eher die ökologischen Auswirkungen der Tagesperiodik, so die

Ökophysiologie in der Tagesperiodik von Kleinvögeln (Brensing 1989), die tageszeitliche Körpergewichtsentwicklung bei Grasmücken (Klein et al. 1971), circannuelle Rhythmen wie Mauser oder Zugunruhe (Gwinner 1986, 1991) und Vergleiche zwischen neotropischen und arktischen Vögeln (Kienzle & Erkert 1980). Ein weiterer Schwerpunkt betrifft die Erforschung der physiologischen Uhr (Zusammenfassung bei Saper et al. 2005). Im Zentrum der vorliegenden Studie steht dagegen die Frage, ob die Tagesrhythmik der untersuchten Spechte endogen oder exogen gesteuert ist.

Freilanddaten, die eine Überprüfung dieser Gesetze ermöglichen, liegen bislang nur für wenige Vogelarten vor (z.B. Schuster 1949, Aschoff & von Holst 1958, Aschoff & Wever 1962, Glück 1978, 1982, Grunsky-Schöneberg 1998). Im Folgenden werden die Regeln kurz vorgestellt. Für Details sei auf Aschoff & Wever (1962) verwiesen.

Regel (1): Die Aktivität tagaktiver Vögel beginnt morgens bei geringerer Beleuchtungsstärke als sie abends endet (Regel 1a). Im Winter kann sich dieser Effekt umkehren, so dass die Tiere abends noch bei größerer Dunkelheit aktiv sind.

Regel (2): eine Art erwacht morgens umso früher, je später sie abends die Aktivität beendet (Regel 2a). Dabei sind kleinere Arten (mit höherer Lichtempfindlichkeit) bei geringer Lichtstärke aktiv als größere Arten (Regel 2b).

Regel (3): Die Männchen tagaktiver Vogelarten werden morgens früher als die Weibchen aktiv und beenden abends nach diesen ihre Aktivität (beachte Interaktion mit Regel 2b bei Arten mit geschlechtsspezifischen Größenunterschieden).

Regel (4): Die Streuung der Helligkeitswerte beim Aktivitätsbeginn ist geringer als deren Streuung beim Aktivitätsende. Sprich: der Aktivitätsbeginn wird präziser nach der Helligkeit gerichtet als das Aktivitätsende.

Regel (5): Im Jahresverlauf streut die Helligkeit beim Aktivitätsbeginn morgens weniger als beim Aktivitätsende abends.

Regel (6): Die Streuung der Beleuchtungsstärke bei Aktivitätsbeginn oder -ende ist umso geringer, je geringer die entsprechenden absoluten Beleuchtungsstärken sind. Dies gilt sowohl interindividuell (zwischen Individuen einer Population am selben Tag), als auch intraindividuell (das selbe Individuum an aufeinander folgenden Tagen). Als Erklärung geben Aschoff & Wever (1962) an, dass Arten/Individuen, die bei geringerer Beleuchtungsstärke aktiv werden, grundsätzlich empfindlicher gegenüber dem Zeitgeber Licht sind. Dies könnte eine präzisere Kontrolle (und damit geringere Streuung) von Aktivitätsbeginn und -ende zur Folge haben (s. auch Blume 1963).

Zusätzlich untersuche ich den **Klartageeffekt** (Blume 1963), wonach insbesondere in den Monaten mit rapider Zunahme der Tageslänge (v.a. Januar bis März) Tage mit klarer Witterung eine Verspätung des Aktivitätsbeginns und eine Verfrühung des Aktivitätsendes bewirken (s. auch Keicher 1969, 1974, 1983 für entsprechende Untersuchungen am Wanderfalken und der Wasseramsel). Bezüglich der Ursachen liegen bislang nur Vermutungen vor. Demnach verlängert sich an Trübtagen durch die Kombination langer Dämmerungsdauern mit ganztägig niedrigen Beleuchtungsstärken die Aktivitätsdauer (Aschoff 1969). Möglicherweise spielen Keimdrüsenhormone eine Rolle (Blume 1963). Da jedoch Klartage in Winter oft mit Frost, Trübtage mit Wind, Nebel und Niederschlägen gekoppelt sind, lässt sich oftmals schwer tren-

nen, ob beobachtete Veränderungen in der Aktivitätsrhythmik eine Folge der Klartage an sich oder aber der damit gekoppelten Witterungsbedingungen sind.

2 Material und Methoden

Die winterliche circadiane Aktivitätsrhythmik und Bestandsfluktuation wurde für den Grauspecht von 1969 bis Ende April 1972, für den Grünspecht von 1968 bis Ende April 1972 planmäßig erfasst. Da das Erwachen bzw. Einschlafen der Spechte feldornithologisch nicht erfassbar ist, wurde das morgendliche Verlassen der Höhle bzw. der abendliche Einschluß als Beginn bzw. Ende der Aktivität definiert. Daten liegen ausschließlich für die Monate September bis April vor, da die im Winter genutzten Höhlen bis spätestens Mitte Mai geräumt wurden und die Bruthöhlen im offenen Gelände nicht gesucht wurden. Insgesamt konnten beim Grauspecht (Grünspecht) für den täglichen Aktivitätsbeginn 54 (61), für das Aktivitätsende 134 (154) Beobachtungen ausgewertet werden. Ab 1970 wurde angestrebt, für beide Arten gleich viele Beobachtungen pro Monat zu sammeln. Sonnenauf- und Sonnenuntergangs-Zeiten beziehen sich auf Stuttgart. Eine Umrechnung auf die örtliche Zeit erfolgte nicht, um die Vergleichbarkeit mit anderen Untersuchungen in Baden-Württemberg zu erleichtern.

Der Beobachter strebte an, morgens mind. 10 Minuten vor dem zu erwartenden Aktivitätsbeginn und abends mind. 20 Minuten vor dem erwarteten Aktivitätsende im Höhlengebiet anwesend zu sein. Damit wurde ermöglicht, abends auch das Verhalten beim Anflug an den Schlafbaum zu studieren. Der Beobachtungsort wurde so gewählt, dass möglichst viele Höhlenbäume gleichzeitig überblickt werden konnten. Im Bedarfsfall wurde der Standort gewechselt. Zur Vermeidung von Störungen wurde ein Abstand von 30-50 m zum nächsten Höhlenbaum eingehalten. Mangels geeigneter Messapparate fehlen Daten zu den Beleuchtungsstärken (in Lux). Als bestmögliche Annäherung verwendete ich daher den zeitlichen Abstand einer Beobachtung zur Uhrzeit des Sonnenauf- oder -untergangs.

Höhlenbäume konnten anhand der morgendlichen und abendlichen Rufe der Spechte am Höhleneingang gut gefunden werden (erleichtert durch die guten Sichtbedingungen im laubfreien Wald). Klangattrappen wurden zur Vermeidung von Datenverfälschungen nicht eingesetzt. Minimale Reviergrößen wurden bestimmt, indem Beobachtungspunkte von aller Wahrscheinlichkeit nach identischen Individuen auf Karten markiert und anschließend zur Ermittlung minimaler Reviergrenzen miteinander verbunden wurden.

3 Untersuchungsgebiet und Höhlengebiete

Die Untersuchungsfläche stellt einen Ausschnitt der östlichen Schwäbischen Alb (Württemberg) und ihres Vorlandes dar (450-725 mNN; Abb. 1) Sie liegt zwischen Schwäbisch Gmünd und Aalen im Ostalbkreis. Ausgangspunkt der Untersuchungen war das Dorf Lautern (Gemeinde Heubach-Lautern; 48.48N / 9.58E). Die Fläche ist Teil der südwestdeutschen Schichtstufenlandschaft und umfasst einen Teil der Hochfläche, den Weissjura-Steilabfall, die Braunjurastufe und das Schwarzjura-Vorland der östlichen Schwäbischen Alb. Der Steilabfall weist eine durchschnittliche Hangneigung von 40° auf und ist lückenlos zumeist mit Rotbuchen-Mischwäldern bewaldet. Nach der dominierenden Rotbuche folgen in Reihenfolge abnehmender Häufigkeit Eschen, Eichen, Ahome, Hainbuche, Linden, Lärchen und Kiefern. Gleiches gilt für die Albhochfläche, die hier zu etwa 85% bewaldet ist. In windexponierten

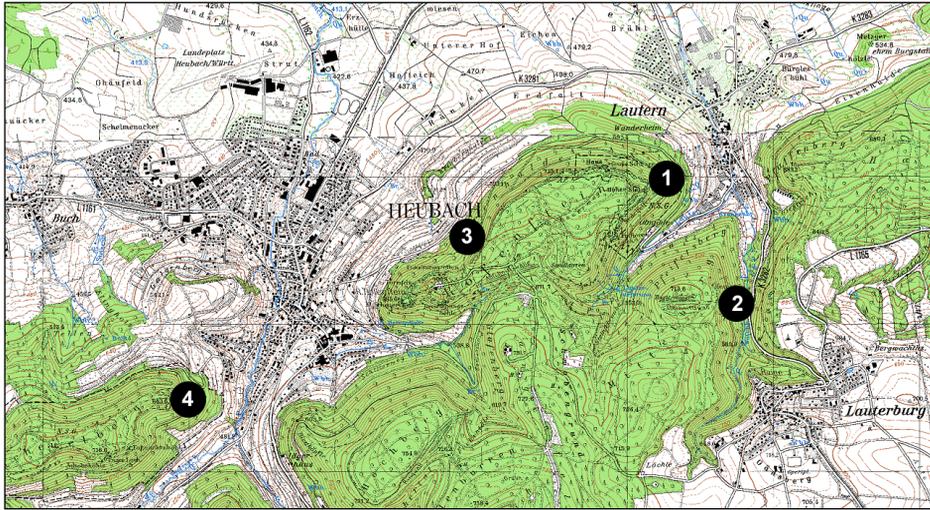


Abbildung 1. Lage der vier Höhlengebiete am Albtrauf bei Heubach. Der Kartenausschnitt befindet sich etwa mittig zwischen Schwäbisch Gmünd und Aalen. - Location of the four study sites at the Swabian Alb hill slopes near Heubach (between Aalen and Schwäbisch Gmünd).

SW-Lagen finden sich großflächig amisenreiche Reinbestände verkrüppelter Rotbuchen. Die Steilhänge sind verbreitet mit kleineren Feldgehölzen bestockt, in welchen neben Rotbuchen vielfach Hainbuchen, Ahorne, Linden, Fichten und Kiefern zu finden sind. Die Verebnungsflächen sind z.T. mit Fichten aufgerstet, weisen aber auch größere Anteile von Trockenrasen, stark verbuschten Wacholderheiden und Wiesen mit Heckenstreifen auf. Vor allem die Trockenrasenflächen sind von zahlreichen Ameisen-Völkern (v.a. *Lasius* und *Formica*) bewohnt. Die Schwarzjura-Stufe mit einem Waldanteil von ca. 15% fällt leicht zur Rems hin ab. Kleinere Eichen-Hainbuchen-Feldgehölze mit Rotbuchen und Fichten inmitten des intensiv genutzten Acker- und Wiesenlandes sind kennzeichnend.

Die Planbeobachtungen wurden in insgesamt 4 Höhlengebieten (Abb. 1) im Übergang Weiß- zu Braunjura durchgeführt. Im **Höhlengebiet 1** standen 4 potenzielle Höhlenbäume (Rotbuche) zur Verfügung, von welchen die folgenden 3 zum Nächtigen genutzt wurden: „**Mehrlochbaum**“: 4 übereinander liegende E-exponierte Einflüglöcher einer einzigen 1,50 m hohen Schlafhöhle (>3 m über dem Boden) in einem Kalluswulst; unterste 3 Löcher nachträglich von Grünspecht- auf Schwarzspechtformat erweitert; unregelmäßig von Grau- und Grünspecht genutzt, im Winter 1970/71 unregelmäßig und im Winter 1971/72 regelmäßig vom Schwarzspecht. „**Hohлтаubenbaum**“: 1967 erfolgloser Brutversuch Hohлтаube; ein SE-exponierter Eingang (4 m über dem Boden), an Kümmerast eingeschlagen; 1969-1971 vom Grauspecht zum Nächtigen aufgesucht, im Winter 1971/72 erstmals von einem Grünspecht-♂. „**Bienenhöhlenbaum**“: 1970 von einem Bienenvolk besetzt, in anderen Jahren von Kleiber und Star; E-exponierter Eingang 5 m über dem Boden; Höhle unter dickem Seitenast; Standort in feuchter Mulde, wohl kernfaul; nur von Grünspechten zum Nächtigen genutzt.

Im genannten Höhlengebiet nächtigte eine wechselnde Anzahl von Spechten und Spechtarten gleichzeitig. Maximal wurden gleichzeitig vier Individuen aus drei Arten (Grau-,

Schwarz- und Buntspecht bzw. Grau-, Grün- und Buntspecht) festgestellt. Durchweg wurden bereits vorhandene Höhlen genutzt, neue Höhlen wurden nicht angelegt. In einem Fall erweiterte ein Grünspecht den Eingang einer Buntspechthöhle, verließ diese Höhle dann aber wieder. Wegen der meist ungünstigen Beleuchtungsverhältnisse und der Schnelligkeit der An- und Abflüge war eine Geschlechtsbestimmung der Vögel oft nicht möglich.

Im **Höhlengebiet 2** gab es drei für den Grauspecht geeignete Höhlen in Rotbuchen. **Baum 1:** 2 übereinander liegende, nach SW exponierte Höhlen mit getrennten Einfluglöcher ober- und unterhalb eines Kallus (2,6 m bzw. 3 m über dem Boden); die untere 1971 von einem Bienenvolk belegt, Grauspecht gleichzeitig in der oberen nächtigend; mitten im Wald; Höhle zeitweise auch vom Buntspecht genutzt. **Baum 2:** Höhle mit zwei Eingängen (3 m über dem Boden), eine im Schwarzspecht- und die andere im Grauspechtformat; erstere nach E, die zweite nach S exponiert; 15 m von einer größeren Lichtung entfernt; einmal vom Schwarzspecht und einmal vom Grauspecht benutzt; 1970 und 1971 Brutversuche Hohлтаube. **Baum 3:** 1 SW exponierte Höhle (4 m über dem Boden) im Grauspechtformat; 8 m von einer größeren Lichtung entfernt; nur einmal von einem Grauspecht genutzt, jedoch regelmäßig von einem Buntspecht.

Im **Höhlengebiet 3** gab es 4 zum Nächtigen geeignete Höhlenbäume (3x Buche, 1x Esche), wovon nur einer (Rotbuche) von einem Grünspechtweibchen genutzt wurde: Eingang am oberen Ende eines Längswulstes; zwei Eingänge nach N bzw. nach W exponiert, beide 2,5 m über dem Boden; ein Eingang in einem Seitenast, der andere unterhalb eines anderen Seitenastes.

Im **Höhlengebiet 4** wurde nur gelegentlich beobachtet: 4 Höhlenbäume (3x Rotbuche, 1x Esche); Nur eine von Grünspecht genutzte E-exponierte Höhle unter einem Seitenast einer Rotbuche (2 m über dem Boden): 20 m vom Waldrand entfernt; Zeitweise vom Star zur Brut

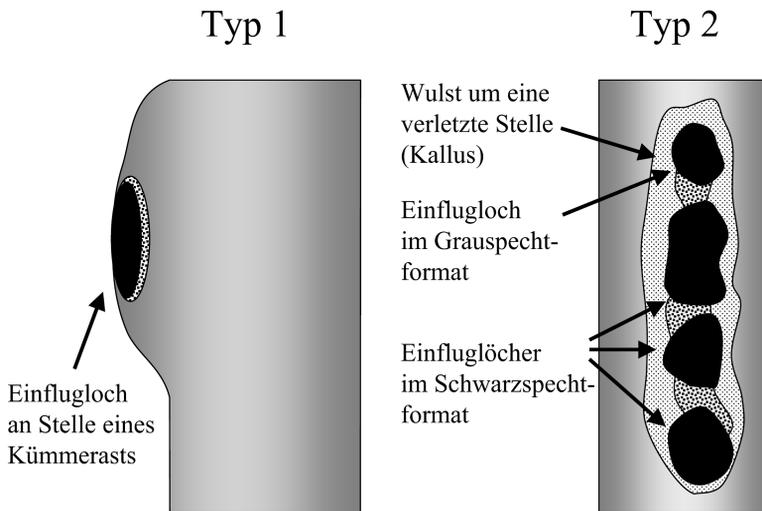


Abbildung 2. Schemata typischer Grauspechthöhlen in Rotbuchen-Stämmen nach Beobachtungen auf der Ostalb. - *Diagrams illustrating typical locations of Grey Woodpecker holes in beech (Fagus sylvatica).*

lagen die Eingänge bei beiden Arten etwa 3,5m über dem Boden. Eine Bevorzugung bestimmter Expositionen der Höhleneingänge war nicht erkennbar (Grünspecht: 4 x E, 1 x W; Grauspecht: 3 x SW, 2 x E). Eine Übersicht über genutzte Grauspechthöhlen gibt Abb.2.

5 Übergangsbäume

5.1 Grünspecht

Auf dem Weg vom Nahrungsrevier zum Schlafhöhlengebiet und zurück nutzten Grünspechte mehrere, quasi traditionell angeflogene Übergangsbäume. Diese dienten als Zwischenlandstationen und Rufwarten (Abb. 3). Nicht selten folgten sie "natürlichen Leitlinien" wie Gebüschstreifen, Alleen, Lichtungsrändern oder Baumreihen. Beim Anflug aus dem Offenland wurden solche Übergangsbäume in Distanzen von 350m, 210m und 130m zum Waldrand ermittelt. In unmittelbarer Nähe des Höhlenbaums wurden meist 2-3 weitere Übergangsbäume registriert (Abb. 4a). Besonders viele waren es bei Neuansiedlern und ortsfremden Vögeln, welche sich durch Benutzung sehr vieler Übergangsbäume, Inspektion vieler Höhlen und durch gehäufte Lautäußerungen erkennen ließen. Demgegenüber schienen residente Vögel ihren Schlafbaum gezielt anzufliegen. Falls ein Übergangsbau von unten angeflogen wurde, kletterten die Spechte meist ruckartig und in spiraligen Kletterwegen nach oben. Vor allem bei Kletterpausen konnte man Übersprungshandlungen wie etwa Flügelzucken, Berühren der Baumborke und Kopfpendeln beobachten, die teilweise im Zusammenhang mit intraspezi-

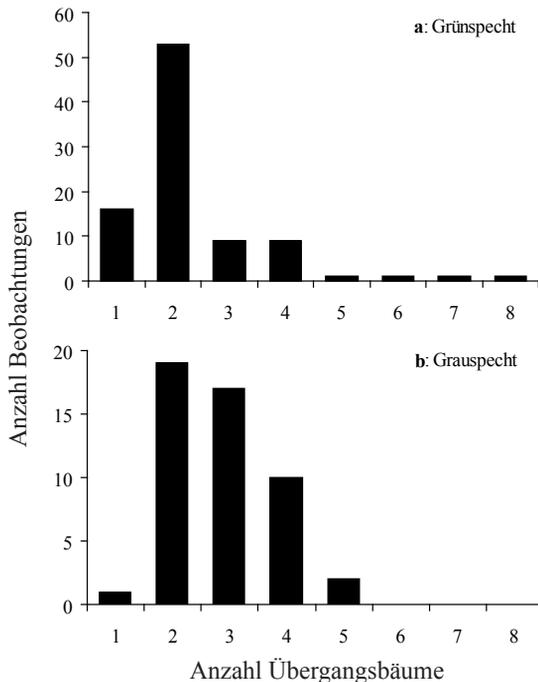


Abbildung 4. Anzahl der abends angeflogenen Übergangsbäume beim Grünspecht (a) und Grauspecht (b). - *Number of intermediate roosting trees used during approach flights towards sleeping holes in Green (a) and Grey Woodpecker (b).*

fischen Interaktionen stehen (siehe unten). Die Vögel sicherten bei Kletterpausen intensiv, lugten um den Stamm und hackten dagegen, ohne ihn jedoch mit dem Schnabel zu berühren. Sie bewegten sich mitunter so, als würden sie in eine Schlafhöhle einschlüpfen wollen. Die Sicherungsbewegungen nahmen an Intensität und Schnelligkeit kurz vor dem Abflug zum eigentlichen Schlafbaum zu. Das geschilderte Verhalten erfolgte nicht immer vollständig an jedem Übergangsbaum. Generell kletterten Grünspechte weniger als Grauspechte, da sie die Übergangsbäume häufig im Wipfel anflogen. Dementsprechend flogen Grünspechte den Höhlenbaum überwiegend schräg von oben an, oder landeten (selten) im Wipfel des Schlafbaums und stürzten sich von oben mit Zwischenlandungen an den Höhleneingang herab. Sehr selten landete ein Grünspecht unterhalb des Höhleneinganges und erreichte ihn kletternd.

5.2 Grauspecht

Das Verhalten an Übergangsbäumen war weitgehend mit dem des Grünspechts identisch. Grauspechte besaßen aber außerhalb des Waldes keine festen Übergangsbäume und benutzten auch weniger Flugleitlinien. Weit häufiger als Grünspechte flogen Grauspechte die Höhlenbäume im Direktflug aus dem Nahrungsrevier ohne Nutzung von Übergangsbäumen an (Abb. 3, 4b). An den von unten angeflogenen Übergangsbäumen zeigten sie längere Kletterstrecken (vgl. Blume 1965). Wie beim Grünspecht entsprach die morgendliche Abflugsrichtung der abendlichen Anflugrichtung. Freier Blick auf die nächste Landestelle bzw. den Höhlenbaum war erforderlich. Beide Arten bevorzugten rauborkige Bäume wie Eichen, Eschen u. a., obwohl diese nicht bestandsbestimmend und die Schlafhöhlenbäume glattborkige Rotbuchen waren.

6 Abendlicher Anflug der Schlafhöhlen und Aktivitätsende

6.1 Grünspecht

Grünspechte flogen das Eingangsloch meist schräg von oben her an und schlüpfen nach kurzem Sichern ein, ohne jedoch vorher die Höhle von innen zu inspizieren (sog. "Hineinsichern"; Ausnahmen s. unten). Nach dem Einschluß reagierten Grünspechte weit stärker auf Störungen als Grauspechte. Bei Annäherung des Beobachters auf (5) 10 bis 15 m verließen die meisten Vögel die Höhle. Sie landeten dann vorübergehend an einem nahe gelegenen Übergangsbaum und zeigten dort das bereits für den Anflug beschriebene Verhalten. Nur bei Dauerregen, heftigen Schneefällen, fortgeschrittener Dunkelheit, Nebel oder starken Winden erfolgten kaum Reaktionen auf Störungen. Ebenso schwach war die Reaktion auf Kratzen oder Klopfen am Stamm; meist verblieben die Spechte in der Höhle. Nach dem Abflug bei Störungen dauerte es durchschnittlich 16 Minuten (max. 21 Minuten) bis zum erneuten Einschlüpfen (n = 25), bei schlechtem Wetter nur durchschnittlich 1,5 Minuten. An belebten Stellen wie stark befahrenen Straßen oder an Gebäuden waren die Grünspechte selbst gegen größte Störungen kaum anfällig (vgl. Blume 1963, 1966).

Beide Spechte konnten das Eingangsloch der Höhle selbst bei niedrigen Helligkeiten aus 500 bis 1000m Entfernung zielgerichtet im Direktflug aus dem Nahrungsrevier anfliegen, was auf gutes Orientierungsvermögen schließen lässt (vgl. Blume 1963). Nur selten (insbesondere Neuankommlinge) wurde der Höhlenbaum abseits des Einfluglochs angeflogen und dieses dann kletternd erreicht.

6.2 Grauspecht

Allgemein glich das Verhalten dem Grünspecht. Im Gegensatz zu den Feststellungen von Blume (1965) und Blume & Jung (1959) zeigten meine Untersuchungen zur Störungsresistenz zweier Männchen eine ausgesprochene Störungsresistenz. Die Spechte reagierten überhaupt nicht auf Annäherung an den Schlafbaum. Nach intensivem Kratzen und Klopfen schauten sie kurz aus der Höhle und zogen sich innerhalb einer Minute zurück ohne abzufliegen. Dies unterstützt frühere Feststellungen, wonach sich Grauspechte bei Gefahr in der Höhle verbergen (Blume 1965).

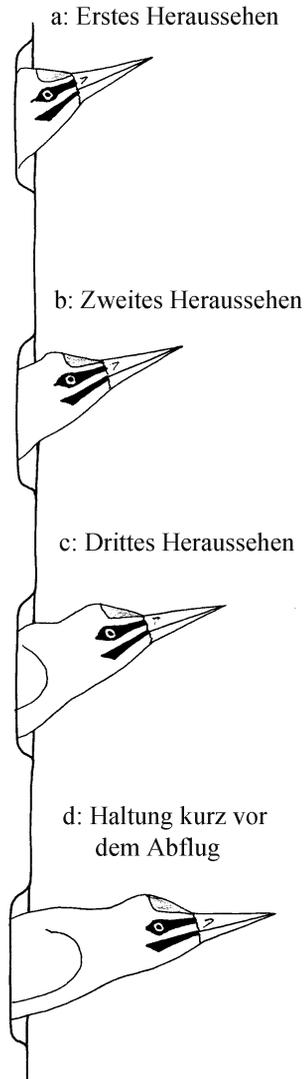


Abbildung 5. Phasen vor dem morgendlichen Abflug des Grauspechtes. - *Phases prior to early morning departure from sleeping holes in Grey Woodpecker.*

7 Morgendlicher Aktivitätsbeginn und Abflug von den Schlafhöhlen

7.1 Grauspecht

Der morgendliche Aktivitätsbeginn ($n = 53$) lässt sich in drei Typen einteilen, die gelegentlich in verschiedenen Kombinationen auftreten können:

Typus (1) ($n = 18$): Der Vogel schaut konstant aus dem Höhleneingang, schiebt sich langsam weiter heraus und fliegt ab, sobald die Schulter aus der Höhle ragt (Abb. 5).

Typus (2) ($n = 32$): Der Vogel schaut mit Unterbrechungen aus der Höhle. Der Rückzug ins Höhleninnere dauerte durchschnittlich 5,4 Min. (max. 26 Min.) und erfolgte meist einmal ($n = 10$), selten 2-13 Mal ($n = 22$). Die Phase des Herausschauens dauerte 3-40 Minuten. In aller Regel flogen die Spechte nach dem (mehrmaligen) Herausschauen (ggf. aus unterschiedlichen Höhleneingängen) direkt ab (*Variante a*, $n = 18$). Seltener verließ der Specht die Schlafhöhle kletternd und wartete „dösend“ für durchschnittlich 2 Min. (max. 8 Min.) neben dem Loch (*Variante b*, $n = 6$, vgl. Skizzen in Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980). Nur ausnahmsweise flog der Specht erneut in seinen Schlafhöhle ein, bevor er ins Nahrungsrevier abflog (*Variante c*, $n = 8$).

Typus (3) ($n = 3$): Direkter Abflug ins Nahrungsrevier.

Verhaltensweisen nach Typus (2) fanden sich vorwiegend in den Monaten Dezember bis Februar, nach Typus (1) in den Herbstmonaten und im März.

Je näher der Abflug rückte, umso stärker reagierten die Grauspechte beim Heraussehen aus der Schlafhöhle auf benachbart rufende Vögel wie Kleiber und Rotkehlchen (vgl. Blume 1965). Der eigentliche Abflug ins Nahrungs-

srevier erfolgte ohne oder mit nur wenigen Zwischenstationen auf Übergangsbäumen. Der im Vergleich zum Grünspecht längere Aufenthalt der Grauspechte im Höhlengebiet vor dem Abflug hängt möglicherweise damit zusammen, dass die winterlichen Schlafhöhlen auch als mögliche Bruthöhlen interessant sind. Trommelserien und düdü-Rufreihen in Höhlen-Nähe, wie sie beim Grünspecht kaum beobachtet wurden, deuten in diese Richtung.

7.2 Grünspecht

Grünspechte folgten beim Nächtigen überwiegend dem oben beschriebenen Typus (1) ($n = 33$), seltener dem Typus (2) ($n = 16$, ausschließlich Variante a). Das Verhalten der Grünspechte erschien demnach weniger variabel als das der Grauspechte zu sein, insbesondere im Winter (Dez.-Feb.), wenn Typus (2) vorherrscht ($n = 15$ von 16 Fällen). Typus (1) war in den Frühjahrsmonaten März und April am häufigsten ($n = 24$ von 33 Fällen). Meist ($n = 11$ von 16 Fällen nach Typus 2) zogen sich die Spechte nach dem ersten Heraussehen nur einmal zurück, flogen aber nach dem zweiten Heraussehen nach durchschnittlich 0,5 Minuten, maximal 5 Minuten ins Revier ab. Für durchschnittlich 6,8 Minuten, nach Typus (1) 2,5 Minuten, zogen sie sich dabei ins Höhleninnere zurück. Der Zeitraum vom ersten Heraussehen bis zum Ausflug war bei Typus (1) geringer als bei Typus (2). Dies entspricht der Abnahme der Streubreiten für den Aktivitätsbeginn dem Frühjahr zu.

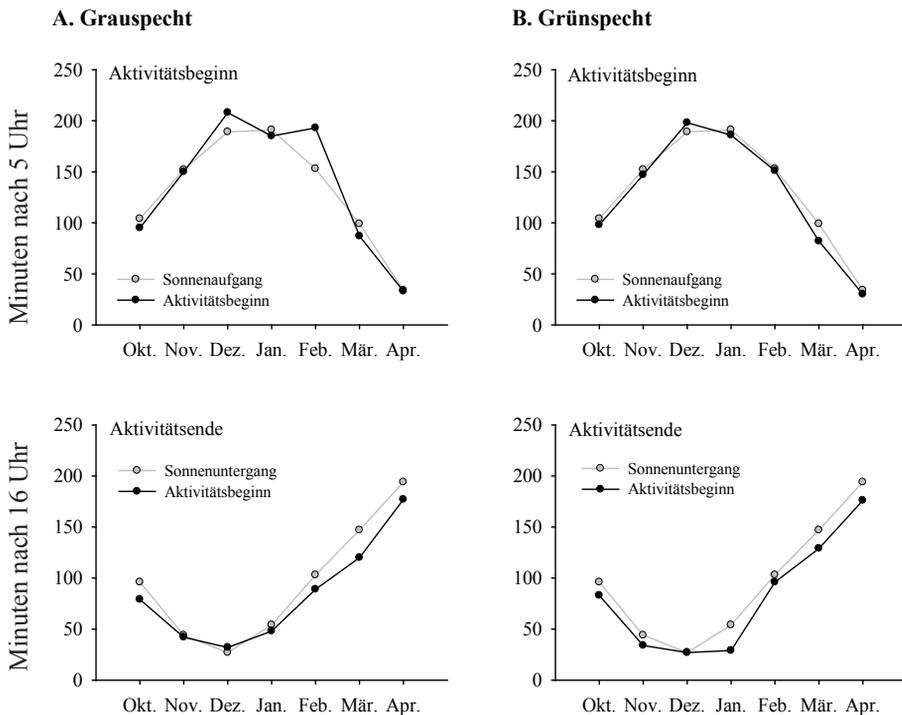


Abbildung 6. Aktivitätsbeginn und -ende bei Grauspecht (A, links) und Grünspecht (B, rechts) im Vergleich zur Uhrzeit des Sonnenauf- bzw. -untergangs. - *Early morning start (upper graphs) and evening end (lower graph) of activity phases in Grey (A) and Green Woodpecker (B) in relation to the time of sunrise and sunset.*

Das Verhalten beim Abflug ins Nahrungsrevier entsprach weitgehend dem des Grauspechtes. Zu Beginn der Fortpflanzungszeit änderte sich allerdings das Verhalten der Grünspechte. Sie hielten sich dann morgens und vor allem abends länger als üblich im Höhlengebiet auf und reagierten stärker auf die Rufe anderer Spechte. Aggressives Verhalten und Vorstufen der Paarbildung nahmen dementsprechend zu (Details im Abschnitt über intra- und interspezifisches Verhalten).

8 Steuerung von Aktivitätsbeginn und -ende bei Grau- und Grünspecht

8.2 Aktivitätssteuerung bei Grau- und Grünspecht

Die in der Einleitung dargestellten Aschoff'schen Regeln werden nachfolgend anhand meiner Beobachtungen zu Aktivitätsbeginn und -ende beider Spechte bewertet und kurz diskutiert:

Regel (1): Wie von dieser Regel vorhergesagt, begannen beide Spechtarten ihre morgendliche Aktivität (bei geringer Streuung) meist vor Sonnenaufgang (Abb. 6), während das abendliche Aktivitätsende (bei stärkerer Streuung) bereits vor Sonnenuntergang erfolgte (Abb.

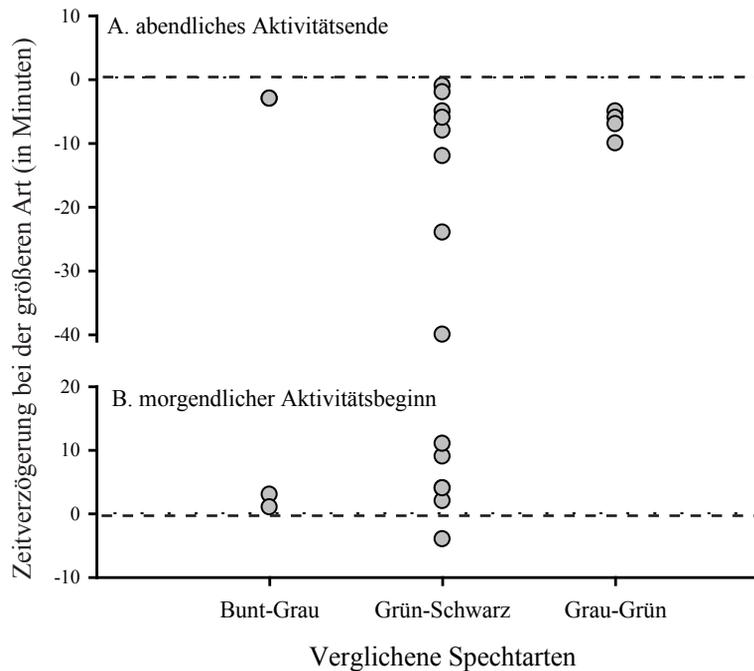


Abbildung 7. Im zwischenartlichen Vergleich tendierte die jeweils größere Art zu einem früheren Aktivitätsende (A) und einem späteren Aktivitätsbeginn (B). - *In interspecies comparisons, activity of the larger Woodpecker species tended to end earlier (A) and start later (B).*

Tabelle 1. Durchschnittliche Streubereiche (in Minuten bzw. % der Aktivitätszeit) von Aktivitätsbeginn und -ende beim Grünspecht. Angegeben sind die monatlichen Durchschnittswerte, aus den Streuwerten verschiedener Individuen gebildet. Angaben zu zusätzlich im selben Höhlengebiet nächtigenden Ex. in Klammern. - *Mean variation in the timing of the onset and end of activity (in min and relative to total daily activity duration) in Green Woodpecker.*

Monat	Streuung (in min)		Aktivitätsdauer	Streuung relativ zur Aktivitätsdauer (%)
	Aktivitätsbeginn	Aktivitätsende		
Dezember	k.D.	11,0	8 h 09 min.	k.D.
Januar	7,2	16,4	8 h 23 min.	4,7
Februar	9,1 (9,0)	11,7 (8,8)	10 h 05 min.	3,5
März	8,9 (5,4)	20,8 (8,3)	11 h 47 min.	4,2
April	14,5 (4,5)	19,5 (7,7)	13 h 26 min.	4,2

Tabelle 2. Durchschnittliche Streubereiche (in Minuten bzw. % der Aktivitätszeit) von Aktivitätsbeginn und -ende beim Grauspecht. Angegeben sind die monatlichen Durchschnittswerte, aus den Streuwerten verschiedener Individuen gebildet. - *Mean variation in the timing of the onset and end of activity (in min and relative to total daily activity duration) in Grey Woodpecker.*

Monat	Streuung (in min)		Aktivitätsdauer	Streuung relativ zur Aktivitätsdauer (%)
	Aktivitätsbeginn	Aktivitätsende		
Dezember	24,0	11,0	8 h 04 min.	7,2
Januar	9,2	5,6	8 h 43 min.	2,8
Februar	53,8	24,60	9 h 16 min.	14,0
März	17,7	23,3	11 h 35 min.	5,9
April	11,9	14,4	13 h 24 min.	3,3

6). Die Mitte der Aktivitätszeit während des Tages lag also vor der Mitte des Sonntages. Während der Wintermonate (Nov.- Feb.) näherte sich der morgendliche Aktivitätsbeginn beider Arten dem Sonnenaufgang an, während das Aktivitätsende teilweise nach Sonnenuntergang lag (Abb. 6). Dies kann als Unterstützung für Regel (1b) gewertet werden.

Die abendlich großen Streubereiche führten dazu, dass die Vögel oftmals sehr zeitig an den Schlafhöhlen eintrafen und ausgiebig sicherten. Möglicherweise dient diese frühe Rückkehr dazu, sich bei eventuellen Auseinandersetzungen mit Konkurrenten und Feinden rechtzeitig neue Höhlen suchen zu können.

Regel (2): In Unterstützung dieser Regel begann der Grauspecht, dessen abendliches Aktivitätsende später als beim Grünspecht liegt, seine morgendliche Aktivität früher als der Grünspecht. Sprich: die später "zu Bett gehende" Art wurde morgens besonders früh aktiv. Unter Berücksichtigung ergänzender Beobachtungen an anderen Spechtarten (Abb. 7) konnte zudem Unterstützung für Regel 2b gefunden werden, wonach kleinere Arten insgesamt länger aktiv sind.

Tabelle 3. Unterschiedliche Aktivitätssenden bei Grün- und Grauspecht an Klar- und Trübtagen nach Daten von Blume (1963) für Grünspechte und Daten des Verfassers für Grün- und Grauspecht. Angegeben ist die mittlere Uhrzeit des Aktivitätssendes an Trübtagen minus mittlere Uhrzeit an Klartagen pro Monat. Bei negativen Werten endete die Aktivität an Trübtagen also im Schnitt früher als an Klartagen. - *Differential end of activity (in min) between days with clear sky and overcast days in Green (left) and Grey Woodpecker (right). The table gives mean end on overcast days minus mean end on clear days.*

Monat	Grünspecht		Grauspecht
	Blume (1963)	Diese Studie	Diese Studie
Oktober	24	27	19
November	5	15	2
Dezember	9	-6	7
Januar	-4	k.D.	k.D.
Februar	-6	-10	8
März	8	18	15

Regel (3): Blume (1963) konnte bereits ausführlich zeigen, dass beim Grünspecht im Gegensatz zu dieser Regel die Weibchen länger aktiv sind als die Männchen. In Unterstützung seiner Befunde konnte ich zweimal das Aktivitätssende eines Männchens und eines Weibchens im selben Gebiet beobachten. Beide Male war das Weibchen länger aktiv. Dies ist ungewöhnlich (zumal Spechtweibchen tendenziell größer als die Männchen sind, siehe Regel 2b) und könnte mit den vertauschten Rollen der Geschlechter bei der Brutpflege zusammenhängen (Blume 1963). So übernehmen die Männchen überwiegend die Bebrütung der Gelege, hudern, sorgen für die Nesthygiene und füttern mehr als die Weibchen (z.B. Conrads & Herrmann 1963). Da diese Verhaltensweisen letztlich von Hormonen gesteuert werden und die Hormone bildenden Organe auf den Gang der inneren Uhr einwirken können (u.a. Bünning 1963), kann auch die Tagesperiodik der Männchen stärker endogen (d.h. hormonell) beeinflusst sein.

Regel (4): Entsprechend dieser Regel war beim Grünspecht der Zeitpunkt des morgendlichen Aktivitätsbeginns durchgehend weniger variabel als der Zeitpunkt des abendlichen Aktivitätssendes (Tab. 1). Der Grauspecht dagegen wich teilweise von der Regel ab und zeigte in den Wintermonaten (Dez.-Feb.) eine geringere Streuung des abendlichen Aktivitätssendes (Tab. 2).

Regel (5): Kann mit den vorliegenden Daten nicht überprüft werden.

Regel (6): Die vorliegenden Daten zu dieser Frage sind nicht schlüssig. Gemäß den Erwartungen hatte der Grauspecht als die kleinere der beiden untersuchten Arten Aktivitätsbeginn und -ende bei kleineren Beleuchtungsstärken als der Grünspecht. Die Streuung der Zeiten (und damit vermutlich der Beleuchtungsstärken) war jedoch beim Grauspecht in einigen Monaten größer als beim Grünspecht (Tab. 1,2), was der Regel widerspricht.

Klartageffekt: Die eigenen Daten in Kombination mit den Untersuchungen von Blume (1963) zeigen, dass Grauspechte ganzjährig ihre Aktivität an klaren Tagen später beenden als an Tagen mit trüber Witterung. Grünspechte dagegen ihre Aktivitätssenden an Klartagen in den Wintermonaten nach vorne verlegen (Tab. 3). Der Effekt von Klartagen ist beim Grauspecht

geringer als beim Grünspecht, was darauf hindeutet, dass beim Grauspecht die Steuerung der Tagesperiodik in den untersuchten Monaten stärker endogen erfolgt.

Ergänzend seien Beobachtungen zum Einfluss der Witterungsbedingungen auf die Aktivitätszeit angeführt (siehe auch Blume 1961). Bei abendlichem Starkregen flogen Grauspechte (Grünspechte) durchschnittlich 13 (17), maximal 23 (35) Minuten früher ins Höhlengebiet ein als bei trockener Witterung. Bei starken Winden flogen Grauspechte (Grünspechte) abends durchschnittlich 12 (10) Minuten früher ein und morgens 24 (4) Minuten später ab. Tendenziell scheint also der Grauspecht etwas stärker auf ungünstige Witterung zu reagieren

9 Sozialverhalten

9.1 Interspezifisches Verhalten

9.1.1 Grünspecht

Wegen der nur kurzen morgendlichen Aufenthaltsdauer der Spechte im Höhlengebiet stammen die wenigen Beobachtungen ($n = 7$) zum interspezifischem Verhalten vom Abend, wovon die meisten auf die frühe Fortpflanzungsperiode ($n = 4$) entfallen. Bei den meisten interspezifischen Auseinandersetzungen ($n = 5$) vertrieben die Grünspechte bei direkten Interaktion einen artfremden Eindringling aus der Schlafhöhle oder deren unmittelbarer Umgebung: einen Buntspecht, der kurz vor dem Grünspecht in dessen Schlafhöhle eingeschlüpft war (28.12.1968); einen Grauspecht, der denselben Übergangsbaum benutzte (31.10.1969); ein Kleiber-Paar, das bereits mit dem Verkleben des Einganges einer Grünspechthöhle begonnen hatte (18.04.1971); zweimal Stare aus dem Schlafhöhlenbereich (20.04.69, 12.04.1970). In einem Fall konnte sich ein Grünspechtweibchen nicht gegen ein Starenpaar durchsetzen, das bereits seit längerer Zeit eine Spechthöhle als Brutplatz besetzt hatte (4.4.1972). Dabei flog der Specht einen der Stare direkt an, und ineinander verhakt flatterten sie zu Boden. Nach zwei erfolglosen Versuchen verließ der Specht das Gebiet.

Ungewöhnlich ist eine Beobachtung gemeinsamen Nächtigens von Grau- und Grünspecht in einer großen, etwa 1,50 m hoch durchgehenden Höhle mit vier Eingängen (2.5.1969), in die beide Spechte kurz hintereinander durch verschiedene Eingänge eingeschlüpft waren. Da es sich um zwei Männchen handelte ist ausgeschlossen, dass eine interspezifische Paarung initiiert wurde (vgl. Ruge 1966, Südbeck 1991 für Mischpaare und Hybriden). Die Tiere zeigten keinerlei Anzeichen aggressiven Verhaltens. Ähnliches berichtet Blume (1963) vom seltenen gemeinsamen Nächtigen von Grünspechten mit Staren.

9.1.2 Grauspecht

Streitigkeiten an und um die Schlafhöhlen traten wie beim Grünspecht vor allem abends auf, wenn ein Specht etwa gleichzeitig mit anderen potenziellen Höhlennutzern im Höhlengebiet eintraf oder in eine bereits besetzte Höhle einzudringen versuchte. Wiederum mehrten sich die Beobachtungen im Frühjahr und Herbst. Zwei Beispiele: Am 11.4.1970 näherten sich ein Grauspechtmännchen und ein Buntspecht zeitgleich einer Buntspechthöhle, in der der Buntspecht zuerst nach kurzem Sichern einschlüpfte. Der Grauspecht folgte unmittelbar, schlüpfte ohne Sichern ein, vertrieb den Buntspecht im Verfolgungsflug und kehrte kurz darauf zu seiner Schlafhöhle zurück. Exakt umgekehrt verlief eine solche Interaktion am 17.10.1970, als ein Buntspecht in die bereits belegte Schlafhöhle eines Grauspechtmännchens einschlüpfte.

Der Grauspecht verließ sofort laut rufend die Höhle und nächtigte in einer benachbarten Schwarzspechthöhle.

Im Gegensatz zu früheren Feststellungen, wonach sich Grauspechte sehr leicht von anderen Spechtarten vertreiben lassen (Blume 1963, Blume & Jung 1959), gingen nach meinen Beobachtungen Grauspechte aus Auseinandersetzungen mit Buntspechten ($n = 12$) oftmals als Sieger hervor ($n = 6$, meist infolge von Drohgebärden, also ohne direkte Interaktionen wie oben beschrieben), verloren zweimal, und trennten sich ohne Sieger in vier Fällen. Bei Streitigkeiten mit Grünspechten ($n = 4$) verlor und gewann der Grauspecht je einmal, in zwei Fällen gab es keinen Sieger. In einer Auseinandersetzung mit einem Schwarzspecht ($n = 1$) gab es ein Unentschieden. Bei zwei beobachteten Interaktionen mit kleineren Vögeln (Kohlmeisen, Kleiber) wurden diese vertrieben. Auseinandersetzungen zwischen Grün- und Grauspechten konnte ich überraschend selten beobachten. Da sich das Verhaltensspektrum aggressiver Grün- und Grauspechte stark ähnelt, geht man davon aus, dass die Signale von der jeweils anderen Art verstanden werden. Möglicherweise werden auf diese Weise kostspielige Kampf-Auseinandersetzungen vermieden (Blume & Jung 1959, Blume 1961, 1963, Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980).

9.2 Intraspezifisches Verhalten

9.2.1 Grünspecht

Insgesamt konnten nur wenige Daten gesammelt werden ($n = 3$, alle aus dem Jahr 1972), da die Spechte meist einzeln und zeitversetzt im Höhlengebiet und am Schlafbaum eintrafen. Im Winter reagierten die noch in den Höhlen befindlichen Spechte auf die morgendlichen Rufe von Artgenossen, indem sie etwas früher als sonst aus den Höhlen sahen (siehe Abschnitt 7), es fanden aber keine Ortungs- und Verfolgungsflüge statt. Bis Ende Februar verhinderten vermutlich die großen intraspezifischen Abstände beim abendlichen Aktivitätensende und der schnelle morgendliche Abflug (Abschnitt 7) Begegnungen der Spechte im Höhlengebiet. Ab Anfang März nahmen dagegen die Kontakte zwischen Artgenossen im Hinblick auf die Brutsaison zu.

Bei einer Beobachtung am 9.3.1972 flogen abends zwei Weibchen und ein Männchen fast zeitgleich in ein Höhlengebiet ein. Zunächst flog das Männchen die Schlafhöhle von Weibchen 1 an, drehte sich mehrfach zu einer Seite, wobei die hellen Flankenfedern auffällig vergrößert erschienen und hell aufblitzten, und schlüpfte in die Höhle ein. Kurz darauf folgte Weibchen 1. Das Männchen verließ die Höhle jedoch kurz darauf stumm und schlüpfte in seine eigene, benachbarte Schlafhöhle ein. Beide Tiere schauten nachträglich nicht mehr aus ihren Höhlen heraus. Das zeitgleich mit Weibchen 1 angekommene Weibchen 2 verharrete währenddessen etwa 10 Min. akinesieartig auf einem Seitenast des Höhlenbaumes, näherte sich anschließend noch weiter dem Höhleneingang, flog aber kurz darauf aus dem Höhlengebiet ab. Akinesie, also das Verharren in einer "Entspannungshaltung", wird als Übersprungshandlung interpretiert, das durch gegenläufige Bestrebungen innerhalb eines Tieres (z.B. Flucht- und Angriffsverhalten) ausgelöst wird. Es wurde für Spechte auch anderweitig beschrieben (z.B. Blume 1961).

9.2.2 Grauspecht

Auch hier liegen nur wenige Beobachtungen ($n = 8$) vor, da lediglich im Winter 1970/ 71 gelegentlich ein Weibchen gleichzeitig mit dem Männchen im Höhlengebiet (1) anwesend war. Zumeist ($n = 6$) näherte sich das Weibchen abends der Schlafhöhle des bereits eingeschlüpf-

Tabelle 4. Erst- und Letztbeobachtungen (EB, LB) von Grauspechten in ihren winterlichen Schlafhöhlengengebieten in Ostwürttemberg (Östliche Schwäbische Alb, Ostalbkreis). - *First and last observation days and residence times of Grey Woodpeckers in their winter territory.*

Winter	EB - LB	Aufenthaltsdauer (Tage)
<i>Revier 1, Männchen 1</i>		
1969/1970	08.11. - 20.03.	132
1970/1971	12.10. - 13.03.	162
<i>Revier 2, Männchen 2</i>		
1969/1970	01.02. - 02.05.	63
1970/1971	17.10. - 18.12.	62
1971/1972	19.12. - 07.05.	140

ten Männchens. Die darauf folgenden Interaktionen können überwiegend als Drohgebärden interpretiert werden: Kurzes Verfolgen des Weibchens (n = 1); leise Drohrufe (*kirk*, *kjack*, *sgüögg*) von Männchen und Weibchen (n = 2); Lufthacken bzw. Hacken gegen den Rand des Einflugslochs kombiniert mit intensivem Flückelzucken des Weibchens (n = 3); Kopfpendeln als Übersprungshandlung. Zumeist schaute das Männchen nach Annäherung und Abflug des Weibchens nur kurz und stumm aus seiner Höhle. In den verbleibenden Fällen (n = 2) näherten sich Männchen und Weibchen gleichzeitig der Höhle. Der dann folgende Flatterflug des Männchens vor der Landung am Höhlenbaum (n = 2) bzw. das zusätzliche spiralige Hinaufklettern zum Höhleneingang (n = 1) können als Höhlenzeigen und damit in einem Balzkontext interpretiert werden. Direkte aggressive Auseinandersetzungen (vgl. Conrads & Herrmann 1963) konnte ich nie beobachten.

10 Revierverhalten und Wanderungen

Mangels Beringung ließen sich individuelle Bewegungen nur eingeschränkt verfolgen. Regelmäßige Beobachtungen und die Erkennung von Individuen anhand individueller Färbungsmerkmale lassen jedoch einige interessante Muster erkennen.

Beim Grauspecht konnten in den untersuchten Winter-Höhlengengebieten fast ausschließlich Männchen beobachtet werden. Einzige Ausnahme war das o.g. Weibchen, das im Winter 1970/71 das Höhlengebiet ausschließlich bei Temperaturen > 0°C aufsuchte. Eine mögliche Erklärung ist, dass die Weibchen den Winter meist in den milderen, etwa 100 Höhenmeter niedriger gelegenen halboffenen Lagen des Albvorlandes verbringen (vgl. ähnliche Beobachtungen bei Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980, George & Günther 1996). Die dortigen Streuobst-Gebiete stellen gleichzeitig die nächstgelegenen Brutplätze dar. Ob sich jedoch im Winter Männchen und Weibchen tagsüber in den Nahrungsrevieren treffen, kann anhand meiner Daten nicht beantwortet werden. Die Grauspechtmännchen waren in ihren winterlichen Höhlengengebieten in jährlich schwankender Dauer anzutreffen (Tab. 4 und Daten in Blume & Jung 1959). Während ihrer Anwesenheit benutzen sie die Schlafhöhlen jedoch sehr konstant. Bis spätestens Mitte Mai wurden die winterlichen Höhlengengebiete verlassen und frühestens ab Mitte September erneut aufgesucht.

Tabelle 5. Reviergrößen von Grün- und Grauspechten nach Sichtbeobachtungen sowie Registrierung von Rufen in Ostwürttemberg (Östliche Schwäb. Alb), Ostalbkreis. - *Winter territory sizes and the proportional forest coverage in Green and Grey Woodpecker territories as reconstructed for several territory holders on the Swabian Alb.*

Art	Revier-Nr.	Reviergröße (ha)	Waldanteil (%)
Grünspecht	1	186,2	25,9
	3	169,5	24,7
	4	152,1	9,9
Grauspecht	1	98,4	40,0
	2	51,8	83,1

Ähnlich den Grauspechtmännchen verließen auch die Grünspechte die im Winter benutzten Höhlengebiete und Schlafbäume am Albrauf bis spätestens Mitte Mai und hielten sich zur Brutzeit in den niedriger gelegenen Trockenrasen- und Streuobstgebieten um die Ortskerne von Lautern und Heubach auf. Im Gegensatz zum Grauspecht hielten sich jedoch beim Grünspecht Männchen und Weibchen zu etwa gleichen Anteilen in den winterlichen Höhlengebieten auf. Ob allerdings Winterreviere von Brutpaaren gemeinsam genutzt werden (vgl. Hölzinger & Mahler 2001) kann aus meinen Daten nicht geschlossen werden.

Anhand wiederholter Beobachtungen derselben Individuen in einem Höhlengebiet konnte die Größe der Winterreviere von Grün- und Grauspecht in einigen Fällen grob abgeschätzt werden (Tab. 5). Demnach waren die Grauspechtreviere kleiner und enthielten einen höheren Waldanteil als Grünspechtreviere. Gerade bei Balzhandlungen bezogen Grauspechte die im

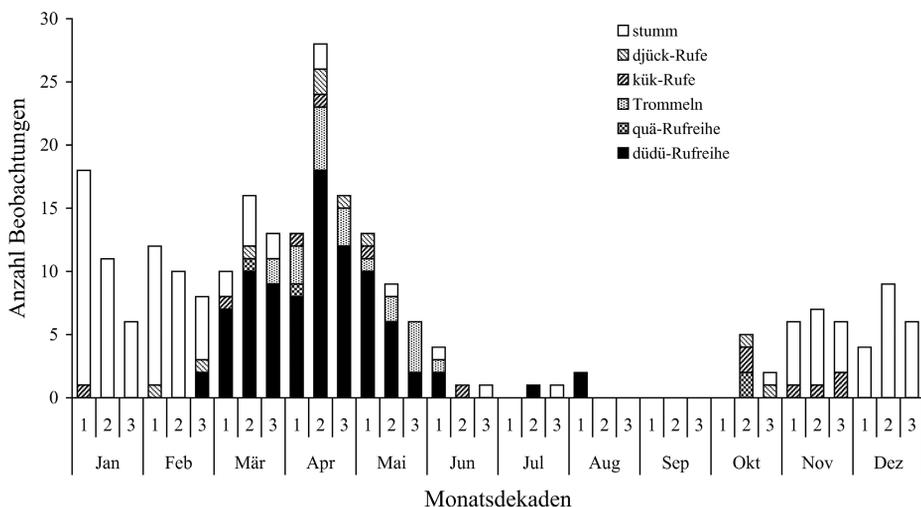


Abbildung 8. Phänologie der Lautäußerungen des Grauspechts auf der östlichen Schwäbischen Alb. Angegeben ist die Anzahl Feststellungen pro Monatsdrittel. - *Phenology of distinct Grey Woodpecker call types.*

Wald gelegenen Höhlenbäume deutlich stärker ein als Grünspechte. Aktionsradius und damit die Reviergrößen schienen sich beim Grauspecht, nicht jedoch beim Grünspecht, zur Brutzeit hin zu vergrößern. Während sich die Reviere benachbarter Grünspechtpaare im Frühjahr oft überlappten, waren die Grauspechtreviere eher inselartig und ohne Überlappung angeordnet. Obwohl dies intraspezifische Konkurrenz um Reviere und Paarungspartner verringern sollte, begannen Grauspechte meist vor den Grünspechten mit ihren auffälligeren Balzhandlungen. Eine Erklärung dafür steht noch aus. Die inselartige Verbreitung der Grauspechtreviere hängt vermutlich mit deren spezifischeren Habitatanforderungen zusammen. Grauspechte siedelten im Beobachtungsgebiet nur dort, wo Trockenrasenzonen und/oder Streuobstwiesen unmittelbare Verbindung mit Waldgebieten besaßen und mieden parkartige Landschaft fern von Wäldern (vgl. Mack & Mayer 1993). In anderen Regionen Deutschlands ist das Habitatspektrum des Grauspechts zwar teilweise erheblich weiter (Conrads & Herrmann 1962, Reichholf & Utschik 1972, Südbeck 1993), doch zeichnen sich praktisch alle besiedelten Habitate durch einen Waldanteil >25% aus.

11 Lautäußerungen

11.1 Grauspecht

Die auffallendste Lautäußerung des Grauspechts war eine abfallende *düdü*-Rufreihe (n = 84) unterschiedlicher Länge, welche vor allem zur Frühjahrs- und viel seltener zur Herbstbalz zu hören war und sowohl vom Männchen als auch vom Weibchen (jedoch leiser) vorgetragen wird. Gemeinsam mit dem Trommeln dienen diese Rufreihen hauptsächlich der Reviermarkierung. Die Rufbezirke wurden zur Brutzeit hin zunehmend kleiner (vgl. Südbeck 1989). Die Rufaktivität erreichte um Mitte April ihren Höhepunkt, um Anfang Juni zu enden. Erst Ende Juli bis Anfang August waren erneut vereinzelt und in geringer Intensität Rufreihen zu hören (Herbstbalz), um dann ab Ende Oktober bis zum erneuten Beginn im Frühjahr (Ende Februar) ganz auszusetzen (Abb. 8). Späte Rufaktivitäten ab etwa Mitte Mai dürften von unverpaarten Männchen stammen. Die Rufreihen wurden überwiegend morgens (aus den Schlafhöhlen heraus) und vormittags vorgetragen, waren jedoch den ganzen Tag über zu hören. Abends näherten sich Männchen manchmal über verschiedene Rufstationen etappenweise dem Schlafbaum, möglicherweise um einem Weibchen die Schlaf- als mögliche Bruthöhle anzubieten.

Das Trommeln setzte etwa 1 Monat nach den Rufreihen ab Ende März ein und dauerte bis Anfang Juni, mit Schwerpunkten in der zweiten Aprilhälfte und Ende Mai. Während des Herbstes stellte ich Trommeln nur selten fest. Im Gegensatz zu Conrads & Herrmann (1963) ließ sich eine Beeinträchtigung des Trommelns durch Regen, Wind und tiefe Temperaturen nicht feststellen (vgl. Blume 1965, Radermacher 1968). Trommelstellen mit überdimensionaler Schallwirkung werden bekanntermaßen bevorzugt (Bussmann 1944, Dirksen 1953, Peitzmeier 1953, Koch 1954, Conrads & Herrmann 1963), und so konnte auch hier ein Männchen beim Trommeln auf einer hohlen, durchlöcherten Blechkugel auf einer Kirchturmspitze beobachtet werden.

Die gepresst klingenden *kük*-Rufe (n = 12), die locker gereiht sein können, werden wohl fast nur im Sitzen und insbesondere an den Übergangsbäumen geäußert. Sie treten in Blockierungssituationen auf (Blume 1961) und haben Warnfunktion (für die Jungen). Sie kön-

nen über das ganze Jahr verteilt auftreten (Abb. 8). Eine Häufung zu den Balzzeiten konnte ich nicht feststellen.

Weiche *djück*-Rufe ($n = 9$) dienen der Kontaktaufnahme zwischen möglichen Brutpartnern, aber auch zwischen ausgeflogenen Jungen und ihren Eltern (Conrads & Herrmann 1963, Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980). Nach Feststellungen des Verfassers wurden sie auch in Abwesenheit eines möglichen Partners geäußert, möglicherweise in Ausdruck einer Balzstimmung. Erwartungsgemäß traten diese Rufe überwiegend in Vorbalz und Balz im Spätwinter und Frühjahr und bei der schwächer ausgeprägten Herbstbalz auf (Abb. 8).

Quäquä-Rufreihen waren selten während der Zeit der Balz und Schlafhöhlenbesetzung zu hören ($n = 4$). Sie haben vermutlich aggressive Bedeutung (Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980) oder können Schreckrufe sein, die nicht nur bei intra-, sondern auch bei interspezifischen Auseinandersetzungen vernommen werden können (eigene Beobachtungen).

Sgüögg-Rufe dürften nicht mit den *djück*-Rufen identisch sein. Sie werden als Rufe bei Partnerbegegnungen und bei Ablösungen brütender oder hudernder Vögel gedeutet (Conrads & Herrmann 1963, Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980). Nach einer Herbstbeobachtung wird deutlich, dass dadurch auch der Insasse einer Schlafhöhle von einem außen gelandeten Artgenossen zum Verlassen der Höhle aufgefordert werden kann.

Geleierte *diedie*-Rufreihen ($n = 1$, vgl. Blume 1996, Loos 1905) scheinen nur dem Weibchen eigen zu sein. Sie wurde im Herbst (Anfang November) am Eingang einer Schlafhöhle gerufen, die von einem Männchen bereits besetzt war. Ihr wird teils Lockabsicht, teils Drohen unterstellt (Conrads & Herrmann 1963, Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980). Nach den Literaturangaben kann das Weibchen damit auf die *djück*-Rufe des Männchens antworten. Im beobachteten Fall waren diese Rufe aber nicht zu hören. Gellend klingende *kückkeckkeck*-Rufreihen, welche bei

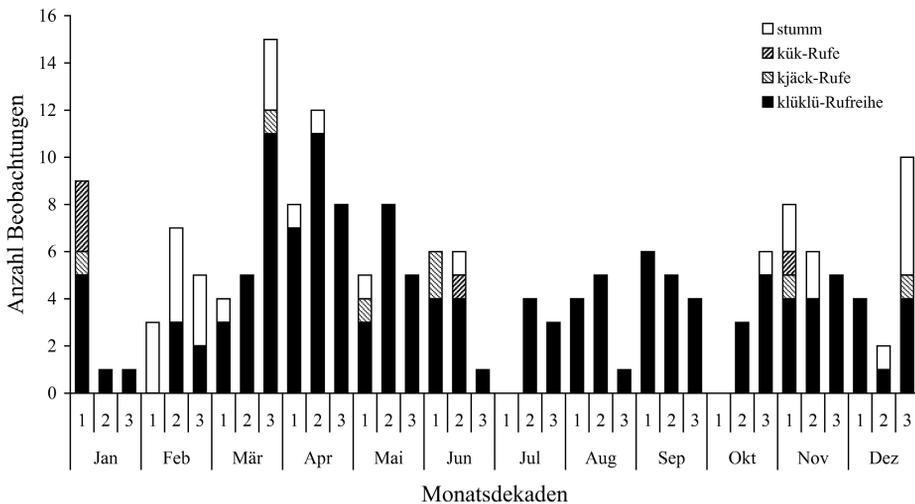


Abbildung 9. Phänologie der Lautäußerungen des Grünspechts auf der östlichen Schwäbischen Alb. Angegeben ist die Anzahl Feststellungen pro Monatsdrittel. - *Phenology of distinct Green Woodpecker call types.*

Suchflügen und bei Auseinandersetzungen um Schlafhöhlen von Juli bis November geäußert werden können (Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980), waren von mir nicht festzustellen. Dasselbe gilt für die Rufe von Jungvögeln, da Bruten nicht nachgewiesen werden konnten.

Die Drohrufe *kjack* (n = 1) und *kirk* (n = 3) wurden vereinzelt und der *kirk*-Ruf auch von beiden Geschlechtern vorgetragen. Sie waren bei der Balz im Frühjahr und Herbst und bei Streitigkeiten um die Höhlenbesetzung zu hören.

11.2 Grünspecht

Grünspechte sind ruffreudiger als der Grauspecht und konnten nur selten (insbesondere im Winter) stumm beobachtet werden (n = 10).

Die im Sitzen vorgetragenen *klüklü*-Rufreihen (n = 136) sind sehr variabel und ermöglichen vermutlich eine individuelle Erkennung (Einzelheiten bei Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980). Funktionell entsprechen sie den *düdü*-Rufreihen des Grauspechtes. Sie werden nahezu ganzjährig vorgetragen (Abb. 9). Schwerpunkte liegen in der Balzzeit im Frühjahr (Mitte März bis Ende April) und in der weniger intensiven Herbstbalz (Mitte Oktober bis Anfang Dezember). *Kjückkjück*-Rufreihen werden oft im Flug und bei verschiedenen Situationen verheard. Sie scheinen demnach nicht fallspezifisch.

Kjäckkjäck-Rufreihen entsprechen den *quäquä*-Rufreihen des Grauspechtes und kommen wie diese selten vor (n = 7). Sie drücken vermutlich Angst und Schreck aus (Conrads & Herrmann 1963). Zeitliche Schwerpunkte sind hier nicht erkennbar. Dies gilt auch für den *kük*-Ruf (n = 5) und die oft gereihten *kjaick*-Rufe (n = 4), die in Blockierungssituationen und beim Warnen, aber auch beim Drohen und bei Erregung auftreten können. Auch Grauspechte reagieren auf beide Rufe, die in ähnlicher Form auch von diesem geäußert werden. Im Gegensatz zum Grauspecht trommeln Grünspechte nur selten (vgl. Blume 1961). In meinem Revier gelang keine Feststellung. Dasselbe gilt für den Brutablöseruf *kjujuih* (Blume 1996, = *sgüögg* beim Grauspecht) und die Rufreihe *twietwie* (Loos 1905, Blume 1955, Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980), die beide teils zum Droh-, teils zum Lockverhalten gerechnet werden. Rufe von Jungvögeln konnten wegen fehlender Brutnachweise nicht registriert werden (vgl. Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980).

12 Schlussfolgerungen

Grauspechte besiedeln ein Vielzahl verschiedener Lebensräume (Übersicht bei Hölzinger & Mahler 2001). Die in der vorliegenden Studie angeführten Hinweise, wonach Grauspechte anders als Grünspechte eher Wälder als halb offene und offene Landschaften besiedeln, wären durch weitere Untersuchungen ebenso zu überprüfen wie die Bedeutung der Streuobstwiesen und Auwälder (Reichholf & Utschik 1972) für die Habitatansprüche beider Spechte und die räumliche Verteilung der Biotoptypen.

Die vom Verfasser entwickelten Erfassungsmethoden in winterlichen Höhlengebieten ermöglichen eine Berücksichtigung auch winterlicher Habitatansprüche bei zukünftigen Kartierungen bzw. der Entwicklung von Schutzkonzepten. In Waldgebieten, in welchen vor allem von Februar bis April getrommelt wird und wo *dü*- bzw. *klü*-Rufreihen zu hören sind, sollte während der Wintermonate nach Höhlenbäumen gesucht werden. Eingangslöcher in Kalluswülsten mit glatten, hellen Rändern machen eine Nutzung in jüngster Zeit wahrscheinlich. Durch nachfolgende morgendliche und abendliche Kontrollen lässt sich die Besetzung

der Winter-Reviere schnell feststellen. Auch (kleinräumige) Wanderungen, Bestandsgrößen außerhalb der Brutzeit, Geschlechterverhältnisse sowie Balz- und Verhaltensformen lassen sich so ermitteln. Die in dieser Arbeit dargestellte circadiane Aktivitätsrhythmik, insbesondere die Aktivitätszeiten relativ zum Sonnenauf- und -untergang, sind bei der Wahl der Beobachtungszeitpunkte zu beachten.

In dieser Untersuchung konnte gezeigt werden, dass beide Spechtarten bei ihrer Aktivitätssteuerung weitgehend den Aschoff'schen Regeln 1 bis 3 folgen. Sie beginnen ihre Aktivität morgens bei geringeren Helligkeiten als sie ihre Aktivität abends beenden (Regel 1). Grauspechte als die kleinere Art werden morgens früher aktiv als Grünspechte, haben eine längere Aktivitätszeit und ein späteres Aktivitätseende (Regel 2). Schließlich sind die ♂ beider Spechtarten durchschnittlich kürzer aktiv als die ♀, was bei den meisten anderen Vogelarten umgekehrt ist (Regel 3). Bei den Regeln 4 und 6 zeigten beide Arten ein uneinheitliches Bild. Der Streubereich der morgendlichen Aktivitätsbeginne fiel bei den Grünspechten regelkonform ganzjährig geringer aus als die Streuung der abendlichen Aktivitätseenden (Regeln 4 und 6). Grauspechte wichen aber insbesondere in den Wintermonaten bezüglich des Aktivitätsbeginns von dieser Regel ab. Dies spricht dafür, dass Grauspechte zumindest zeitweise stärker endogen gesteuert sind als Grünspechte. Für mögliche Unterschiede, welche aus dem Vorkommen auf verschiedenen Breitengraden resultieren könnten (Regel 5), fehlten die nötigen Daten. Bezüglich des Klartage-Effekts beendeten Grauspechte - entgegen der Vorhersage - an trüben Tagen ihre Aktivität grundsätzlich früher als an klaren Tagen, während Grünspechte an trüben Tagen im Winter - gemäß der Vorhersage - später als sonst die Aktivität beendeten. Dies spricht wegen der geringeren Reaktion auf die Lichtstärke für eine stärker endogene Aktivitätssteuerung beim Grünspecht. Warum Grauspechte stärker als Grünspechte auf exogene Ungünstfaktoren wie starke Winde und abendliche Starkregen reagieren und ihre Aktivität verkürzen ist m. W. bisher nicht geklärt. Somit erscheinen weitere Untersuchungen zu den Einflüssen von Witterung und endogener Steuerung bei beiden Spechtarten notwendig, wobei vor allem die Aschoff'schen Regeln 4 bis 6 Zielpunkte sein sollten.

Die bisherigen Kenntnisse zu den Habitatansprüchen beider Spechtarten sind verschiedentlich zusammenfassend dargestellt worden (u.a. Blume 1996, Hölzinger & Mahler 2001). Der Kenntnisstand ist aber noch immer nicht befriedigend. So sind Grauspechte in meinem Beobachtungsgebiet am oberen Neckar (Württemberg) seit 1995 weitgehend verschwunden, während Grünspechte bis heute (2007) etwa gleich hohe Bestände erhalten konnten. Dies könnte mit der spärlichen Verbreitung von Streuobstwiesen zusammenhängen, die vom Grünspecht aufgrund seiner breiteren Lebensraum-Amplitude möglicherweise besser kompensiert werden kann. Darauf weisen einige Brutnachweise (Verf.) in lichten Laubmischwäldern und Weiden am Neckar. Im ehemaligen Untersuchungsgebiet der östlichen Schwäbischen Alb haben Grauspechte ihren hauptsächlichen Aktionsraum im Frühjahr vom Wald in die halb offene Landschaft mit Streuobstwiesen verlegt und wohl auch dort gebrütet. Die Ursachen sind weiterhin unklar. Auch bei noch nicht ausreichendem Wissensstand zu den Biotopansprüchen beider Spechtarten sollte man vorsorglich naturnahe Wälder mit Totholz, Höhlenbäume und Streuobstanlagen im Bestand belassen und Neuanlagen fördern. Auch der Ameisenschutz (Raque & Ruge 1995) sollte verstärkt betrieben werden.

Vor allem Grünspechte können auch außerhalb von Baumhöhlen nächtigen (Blume 1962, 1966, Verfasser). Unter welchen Bedingungen sie das tun und wann welche Stellen aufgesucht

werden, bedarf ebenso noch der Klärung wie die Frage, warum Grauspechte offenbar stärker Naturhöhlen bevorzugen als Grünspechte.

13 Danksagung

Für die vielseitige und hilfreiche Beratung möchte ich mich bei Herrn Dr. N. Anthes sehr herzlich bedanken.

14 Literatur

- Aschoff, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* 41: 49-56.
- Aschoff, J. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. *Oecologia* 3: 125-165.
- Aschoff, J. & R. Wever (1962): Beginn und Ende der Aktivität freilebender Vögel. *J. Ornithol.* 103: 2-27.
- Aschoff, J. & D. von Holst (1958): Schlafplatzflüge bei Dohlen. XII. Int. Ornithol. Congr. Helsinki: 55-70.
- Bauer, H.-G. & G. Heine (1992): Die Entwicklung der Brutvogelbestände am Bodensee: Vergleich halbquantitativer Rasterkartierungen 1980/81 und 1990/91. *J. Ornithol.* 133: 1-22.
- Bauer, H.-G. & P. Berthold (1997): Die Brutvögel Mitteleuropas. Bestand und Gefährdung. Wiesbaden (Aula-Verlag).
- Berthold, P., Gwinner & H. Klein (1972): Circannuale Periodik bei Grasmücken, Teil I, Periodik des Körpergewichts, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *Sylvia borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Ornithol.* 113: 170-190.
- Blume, D. (1956): Verhaltensstudien an Schwarzspechten. *Vogelwelt* 77: 129-151.
- Blume, D. (1961): Über die Lebensweise einiger Spechtarten (*Dendrocopos maior*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*). *J. Ornithol.* 102: Sonderheft. 115 Seiten.
- Blume, D. (1963): Die Jahresperiodik von Aktivitätsbeginn und -ende bei einigen Spechtarten (I. Teil). *Vogelwelt* 84: 161-184.
- Blume, D. (1964): Die Jahresperiodik von Aktivitätsbeginn und -ende bei einigen Spechtarten (II. Teil). *Vogelwelt* 85: 11-19.
- Blume, D. (1965): Ergänzende Mitteilungen zu Aktivitätsbeginn und -ende bei einigen Spechtarten unter besonderer Berücksichtigung des Grauspechtes (*Picus canus*). *Vogelwelt* 86: 33-42.
- Blume, D. (1996): Schwarzspecht-Grünspecht-Grauspecht. Wittenberg. Neue Brehm-Bücherei 300.
- Blume, D. & G. Jung (1959): Beobachtungen an Grauspechten (*Picus canus*) im Hessischen Hinterland. *Vogelwelt* 80: 65-83.
- Breusing, D. (1989) Ökophysiologische Untersuchungen der Tagesperiodik von Kleinvögeln. Beschreibung und Deutung der tageszeitlichen Fangmuster der Fänglinge des Mettnau-Reit-Ilmlitz - Programmes und von Versuchsvögeln. *Ökol. Vögel* 11: 1-148
- Bünning, E. (1963): Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg. Springer-Verlag.
- Bussmann, J. (1944): Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Grauspechtes. *Schweiz. Arch. Ornithol.* Vol.2 Fasc. 3, Bern: 105-123.
- Conrads K. & A. Herrmann (1963): Beobachtungen am Grauspecht (*Picus canus* Gmelin) zur Brutzeit. *J. Ornithol.* 104: 205-248.
- Dircksen, R. (1953): Wolfshatz und Adlerfang. Kapitel: Der Specht von Enger. Gütersloh.
- Erkert, H. (1969): Die Bedeutung des Lichtsinnes für Aktivität und Raumorientierung der Schleiereule (*Tyto alba guttata* Brehm). *Z. vergleich. Physiologie* 67: 37-70.
- Furrington, H. (2002): Die Vögel im Stadt- und Landkreis Heilbronn. *Ornithol. Jh. F. Bad.-Württ.* 18, Sonderheft.
- George, K. & E. Günter (1996): Zur Vertikalwanderung des Grauspechtes *Picus canus* im nordöstlichen Harz und seinem Vorland. *Ornithol. Jber. Mus. Heineanum* 14: 87-93.
- Glück, E. (1978): Aktivitätsuntersuchungen an Tagziehern. (*Carduelis carduelis*) *J. Ornithol.* 119: 336-338.
- Glück, E. (1982): Jahresperiodik und Zug südwestdeutscher Stieglitze (*Carduelis carduelis*) - Freilandbeobachtungen, Rindfundauswertung und Zugaktivitätsuntersuchungen. *Vogelwarte* 31: 395-422.
- Glutz von Blotzheim, U. & K. Bauer (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 9. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Grunsky-Schöneberg, B. (1998): Brutbiologie und Nahrungsökologie der Trottellumme (*Uria aalge* Pont.) auf Helgoland. *Ökol. Vögel* 20: 217-274.
- Gwinner, E. (1966): Tagesperiodische Schwankungen zur Vorzugshelligkeit bei Vögeln. *Z. vergleich. Physiologie* 52: 370-379.

- Gwinner, E. (1986): Circannual Rhythms. Heidelberg. Springer-Verlag.
- Gwinner, E. (1991): Circannual rhythms in tropical and temperate-zone stonechats: a comparison of properties under constant conditions. *Ökol. Vögel* 13: 5-14.
- Hagemeyer, W. J. M. & M. J. Blair (1997, ed.): The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their Distribution and Abundance. London (T. & A.D. Poyser).
- Heckenroth, H. & V. Laske (1997) : Atlas der Brutvögel Niedersachsens 1981-1995. Naturschutz und Landschaftspf. Niedersachs. 37: 1-329.
- Hölzinger, J. & Mahler, U. (2001): Die Vögel Baden-Württembergs. Nicht-Singvögel 3. Stuttgart. Ulmer Verlag.
- Hoffmann, K. (1960): Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluss der Lichtintensität. *Z. vergleich. Physiologie* 43: 544-566.
- Hoffmann, K. (1969): Zum Einfluss der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik. *Z. vergleich. Physiologie* 62: 93-110.
- Keicher, K. (1972): Beobachtungen zum Nächtungsverhalten von Grün- und Grauspecht. Zulassungsarbeit für das Lehramt an Realschulen Päd. Hochschule Schwäb. Gmünd.
- Keicher, K. (1969): Beobachtungen an Schlafplätzen des Wanderfalken (*Falco peregrinus*) auf der Schwäb Alb. *Anz. Ornithol. Ges. Bayern* 8: 545-555.
- Keicher, K. (1974): Felduntersuchungen zum Nächtungsverhalten und zur Aktivitätsrhythmik des Wanderfalken (*Falco peregrinus*) in Süddeutschland. *J. Ornithol.* 120: 280-289.
- Keicher, K. (1983): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik und zum Schlafplatzverhalten der Wasseramsel (*Cinclus aquaticus*) am oberen Neckar (Württemberg). *Ökol. Vögel* 5: 203-216.
- Kienzle, W. & H. G. Erkert (1980): Die circadiane Aktivitätsperiodik neotropischer Vögel im Vergleich zu der arktischer Arten. *Ökol. Vögel* 2: 93-126.
- Klein, H., P. Berthold & E. Gwinner (1971): Vergleichende Untersuchungen tageszeitlicher Körpergewichtsentwicklung gekäfigter und freilebender Grasmücken (*Sylvia*). *Oecologia* 8: 218-222.
- Koch, G. (1954): Grauspecht (*Picus canus*) trommelt an einer Luftschuttsirene. *Ornithol. Mitt.* 6: 13.
- Loos, K. (1905): Grauspechtbeobachtungen aus der Umgegend von Liboch a. E. *Ornithol. Mschr.* 30: 360-367 u. 412-420.
- Mack, R. & E. Mayer (1993): Spechtvorkommen der Streuobstwiesen in Filderstadt. Ein Bericht der Biotop- Kartiergruppe Filderstadt. Filderstadt. (Umweltamt)
- Nielsen, E. (1984): Relation of behavioural activity rhythm to the changes of day and night. A revision of views. *Behaviour* 89: 147-173.
- Saper, C. B., Scammell, T. E. & JunLu (2005): Hypothalamic regulation of sleep and circadian rhythms. *Nature* 437: 1257-1263.
- Peitzmeier, J. (1953): Grauspecht (*Picus canus* Gmelin) trommelt auf Blech. *Ornithol. Mitt.* 5: 6.
- Pohl, H. (1968): Einfluss der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütlern. *Z. vergleich. Physiologie* 58: 364-380.
- Radermacher, W. (1968): Trommeln von Spechten im Winter. *Ornithol. Mitt.* 20: 27-28.
- Raqué, K.- F. & K. Ruge (1995): Die Bedeutung von Ameisen für die Ernährung von Grün- und Grauspechten. *J. Ornithol.* 136: 339.
- Reichholf, J. & H. Utschik (1972): Vorkommen und relative Häufigkeit der Spechte (Picidae) in den Auenwäldern am Unteren Inn. *Anz. ornithol. Ges. Bayern* 11: 254-262.
- Remmert, H. (1980) : Ökologie. Berlin, Heidelberg, New York. Springer Verlag.
- Ruge, K. (1966): Mischpaar von Grünspecht und Grauspecht. *J. Ornithol.* 107: 357.
- Scheer, G. (1952): Beobachtungen und Untersuchungen über die Abhängigkeit des Frühgesangs der Vögel von inneren und äußeren Faktoren. *Biologische Abhandlungen* 3/4: 2-68.
- Schuster, L. (1949): Beobachtungen über Aufsuchen und Verlassen des Schlafplatzes beim Mäusebusard (*Buteo buteo*) nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über das Zuruhegehen der Vögel. In: Mayr, E. & E. Schüz: Ornithologie als biologische Wissenschaft (Stresemann - Festschrift). Heidelberg. S. 211 - 216.
- Spitznagel, A. (1990): Methoden der Bestandserfassung bei Spechten- ein Vergleich. Unpubl. Vortragsmanuskript. Artenschutzsymposium Spechte, April 1990 Nürtingen.
- Spitznagel, A. (1993): Warum sind Spechte schwierig zu erfassende Arten? *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ.* 67: 33-38.
- Südbeck, P. (1989): Untersuchungen zur Revierbildung und Paarbildung beim Grauspecht (*Picus canus* Gmelin 1788). Diplomarbeit Univ. Kiel. Typoskript: 1-255.
- Südbeck, P. (1991): Zur Gesangsaktivität weiblicher Grauspechte, *Picus canus*. *Vogelkdl. Ber. Niedersachsen* 23: 70-76.
- Südbeck, P. (1991): Ein neuer Bastard zwischen Grün- und Grauspecht (*Picus viridis*, *P. canus*). *Ökol. Vögel* 13: 89-110.
- Südbeck, P. (1993): Zur Territorialität beim Grauspecht. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad. Württ.* 67: 143-156.
- Wever, R. (1962): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. *Teile I u. II. Kybernetik* 1: 139-154 u. 213-231.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Keicher Karl

Artikel/Article: [Vergleichende Untersuchungen zum Nächtungsverhalten von Grauspecht \(*Picus canus*\) und Grünspecht \(*Picus viridis*\) in Ostwürttemberg \(Ostalbkreis\). 3-27](#)