©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Experimentelle Untersuchungen zum Konkurrenzproblem bei Höhlenbrütern

HANS LÖHRL

Bis vor wenigen Jahrzehnten bestanden Vogelschutzmaßnahmen vor allem aus der Winterfütterung und dem Angebot künstlicher Nisthöhlen. In der Zwischenzeit sind viele Vogelarten so selten geworden, daß Arbeiten zum Schutz solcher gefährdeter Arten vordringlich erschienen. In vielen Fällen handelt es sich dabei um die Erhaltung der Lebensräume, also um den Schutz solcher Landschaften, die die Vögel zum Überleben benötigen. Diese Bemühungen sind ganz gewiß besonders notwendig und erfordern nicht nur Kenntnisse, sondern auch viel Geld.

Trotz dieser Probleme wäre es falsch, die einst üblichen Schutzmaßnahmen, vor allem das Aufhängen künstlicher Nisthöhlen, etwa als „veralteten Vogelschutz" zu betrachten. Die Ursachen, die einst zur Herstellung und Pflege der Nistkästen geführt haben, bestehen heute noch genauso wie damals, denn natürliche Baumhöhlen fehlen im Wald ebenso wie schon vor vielen Jahren.

Allerdings hat man inzwischen festgestellt, daß solche Nisthöhlen nicht von allen Höhlenbrütern in gleicher Weise ausgenützt wurden, sondern vor allem den Staren, Sperlingen und Kohlmeisen zugute kamen, also den kräftigsten Vertretern der Höhlenbrüter. Versuche mit Nisthöhlen, die verschiedene Eigenschaften aufwiesen, zeigten, daß manche Arten häufiger auftraten, wenn sie eine Auswahl vorfanden. In freier Natur würde es – ohne die intensive Forstwirtschaft – alte Bäume mit vielerlei Höhlen geben, und die Vögel hätten dort eine Auswahl. Diese fehlt heute und führte zu einem Kampf um die wenigen künstlichen Nisthöhlen, die ja einen Ersatz für die fehlenden Naturhöhlen darstellen sollen.

Es schien also die Konkurrenz um die einzelnen Bruthöhlen zu sein, die die schwächeren Arten ausgeschlossen hat. Beobachtungen über eine mögliche Konkurrenz bei Vögeln hatten sich bisher meist darauf beschränkt, Unterschiede in der **Ernährung** der Arten zu ermitteln, also „Nahrungsnischen" ausfindig zu machen. Bei vielen Tiergruppen ist die Existenz von ökologischen Nischen bezüglich der Ernährung, des Biotops und der zeitlichen Ausschließung (etwa bei Insekten) untersucht und belegt.

Wenn wir indessen fragen, wie solche Nischen zustande kamen, kommen wir kaum an der Annahme vorbei, daß die gegenseitige zwischenartliche, also interspezifische **Konkurrenz** beteiligt war. Der Begriff der Konkurrenz ist verschiedentlich definiert worden; die Definition von BIRCH (1957) scheint besonders zutreffend zu sein: „Konkurrenz kommt dort vor, wo eine Anzahl von Tieren derselben oder einer anderen Art Ansprüche an solche ökologischen Faktoren stellt, die nur spärlich zur Verfügung stehen". Diese Begriffsbestimmung schließt auch die innerartliche, also intraspezifische Konkurrenz mit ein. Diese ist sehr schwer und nur durch individuelle Kennzeichnung nachweisbar.

Konkurrenz innerhalb derselben Art

Bei den Wirbeltieren wissen wir darüber nur sehr wenig. Die Vogelarten, die wir hier betrachten wollen, bekämpfen sich selbstverständlich auch innerhalb der eigenen Art. Da kommt es meist zu Revierkämpfen oder Kämpfen um die Nisthöhle. Wir wissen etwa, daß eine starke innerartliche Konkurrenz beim Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* zu einer Vorherrschaft mehrjähriger Männchen führt; sie sind bei Kämpfen um eine Bruthöhle stets in der Lage, einjährige Männchen zu besiegen. Diese Vogelart bietet den Vorteil, daß man auch ohne Beringung einjährige Männchen von mehrjährigen unterscheiden kann, da die einjährigen braune Handschwingen haben und der weiße Fleck im Flügel wesentlich kleiner ist als bei mehrjährigen. Beim Kleiber *Sitta europaea* ergab die Beobachtung beringter Vögel, daß einjährige Männchen oder Brutpaare manchmal ortsansässige mehrjährige vertreiben können; manche können sich jedoch erfolgreich gegen die Einjährigen zur Wehr setzen. Das Endergebnis solcher Kämpfe von Artgenossen ist eine gleichmäßige Aufteilung des Raumes in Reviere, sofern genügend Bruthöhlen vorhanden sind.

Auseinandersetzung zwischen verschiedenen Arten

Wir wollen hier jedoch vor allem Konkurrenzsituationen bei verschiedenen Arten, also interspezifische, untersuchen, weil gerade sie zur Ausbildung von Verhaltensweisen geführt haben, die geeignet sind, aufreibende Konkurrenzkämpfe auszuschließen. Was wir unmittelbar sehen, sind meist nicht die Kämpfe selbst, sondern

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

vollendete Tatsachen, etwa wenn wir feststellen, daß sich unter einem Nest der Kohlmeise *Parus major* ein Blaumeisennest *P. caeruleus* mit kalten Eiern befindet.

Man kann sich die Entstehung besonderer Verhaltensweisen so vorstellen, daß etwa beim Zusammentreffen zweier Arten mit ähnlichem Verhaltensinventar im Laufe langer Zeiträume diejenigen Individuen begünstigt wurden, die aufgrund ihrer Erbanlagen verlustreiche Auseinandersetzungen vermieden hatten, indem sie andersartige Nischen eingenommen haben. E. MAYR (1967) äußert sich zu diesem Komplex so: „Die relative Seltenheit offenen Zutagetretens von Konkurrenz in der Natur ist durchaus kein Beweis für ihre Bedeutungslosigkeit, sondern im Gegenteil ein Maßstab für die hohe Belohnung, die die natürliche Auslese für die Entwicklung von Gewohnheiten oder Bevorzugungen bezahlt, die die Schwere der Konkurrenz reduzieren". Dieses Vermeiden der Konkurrenz bei verwandten Tierarten hatte schon DARWIN (1859, dtsch. 1963) erkannt. Das zugrunde liegende Prinzip wurde erst später untersucht. Wir sprechen heute vom „Konkurrenz-Ausschlußprinzip". Dieses besagt: Zwei Arten können an gleichen Örtlichkeiten nicht zusammen existieren, wenn ihre ökologischen Ansprüche identisch sind.

DARWIN setzte voraus, daß dieses Auseinanderrücken auf echte kämpferische Auseinandersetzungen zurückzuführen wäre. Da aber solche nur selten beobachtet werden, haben manche Ökologen starke Zweifel an der Bedeutung der Konkurrenz angemeldet. E. MAYR sagt dazu, daß „die dramatische Konkurrenz nur dort auftritt, wo durch eine radikale Änderung der Umwelt die vorher bestehende dynamische Balance zusammengebrochen ist". Diese Definition ist vor allem in dem Bereich zutreffend, der hier vorrangig behandelt werden soll: auf dem Gebiet der Fortpflanzung. Hier fehlten einschlägige Untersuchungen weitgehend, da man – vor allem bei den Vögeln – der Meinung war, daß es für den Nestbau keinerlei Beschränkungen gäbe.

Mindestens für alle höhlenbewohnenden Tierarten trifft dies jedoch keineswegs zu, vor allem nicht, seit in unseren Wäldern infolge starker forstlicher Nutzung und Umgestaltung Wohnstätten und Nistplätze rar wurden, sodaß die Baumhöhlen zum dichtebegrenzenden Faktor geworden sind.

Vorteil des Brütens in Höhlen

Das Brüten in Höhlen ist für die Vögel vorteilhaft. Die Bruten sind gegen Witterungseinflüsse und gegen viele Nesträuber geschützt. Diese Vorteile haben dazu geführt, daß auf allen Kontinenten sämtliche brauchbaren Baumhöhlen ausgenützt werden. Es gibt Höhlenbrüter bei zehn Ordnungen und insgesamt 35 Vogelfamilien. Bei manchen Ordnungen, Familien oder Gattungen sind es nur einzelne Arten, die sich an Höhlen angepaßt haben, etwa bei den Zaunkönigen oder Drosseln. Bei anderen, wie etwa den echten *Parus*-Meisen sind sämtliche Arten Höhlenbrüter.

Abwehrverhalten

Manche Vogelarten oder auch alle Angehörigen einer Gattung haben Mechanismen entwickelt, Nestfeinde oder -konkurrenten abzuwehren. Es handelt sich dabei vor allem um einen Verteidigungslaut, der in einem plötzlichen Zischen besteht, das aus dem Inneren der Höhle ertönt. Dieses Zischen, das noch kombiniert sein kann – etwa bei den Meisen – mit einem gleichzeitigen Flügelschlag, hat sich unabhängig voneinander bei einer Reihe von Höhlenbrütern entwickelt. Wir finden es vor allem bei den Meisen, aber auch bei Eulen, bei der Hohltaube *Columba oenas* und nicht zuletzt, in besonders vielfältiger Weise, beim Wiedehopf *Upupa epops*. Wenn bei solchen Arten ein Feind oder auch nur ein Störenfried am Flugloch erscheint, erschrickt dieser durch den plötzlichen Abwehrlaut nicht selten so sehr, daß er zurückweicht. Diese Auswirkung betrifft auch uns Menschen. Es ist immer wieder erstaunlich, wie sehr man erschrickt und reflexartig zurückfährt, selbst wenn man darauf gefaßt war, daß der Vogel vielleicht zischen könnte.

Die vollendete Abwehr beim Wiedehopf besteht aus fünf verschiedenen Verhaltensweisen: Junge Wiedehopfe in der Bruthöhle können zischen, einen Flügelschlag gegen die Höhlenwände ausführen, mit dem Schnabel klappen, zusätzlich ein übelriechendes Sekret aus der Bürzeldrüse ausscheiden sowie gezielt mit flüssigem Kot den Eindringling anspritzen (LÖHRL, 1977a). Manche Verhaltensweisen solcher höhlenbrütenden Arten können nicht nur Räuber abwehren, sondern schützen auch gegen verschiedene Höhlenkonkurrenten.

Auswahl-Versuche

Es hat sich in jahrzehntelang durchgeführten Versuchen gezeigt, daß die Vögel sich gegen mögliche Konkurrenten auch dadurch schützen, daß sie unter den verschiedenen Baumhöhlen – in unserem Fall künstlichen Nisthöhlen – eine Auswahl treffen (LÖHRL, 1977b). Dies verwundert zunächst deshalb, weil eine ganze Anzahl dieser Arten in den völlig gleichartigen Nisthöhlen für Meisen brüten können, wie sie zu Millionen in den mitteleuropäischen Wäldern angebracht wurden.

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Methode: Die Wahlversuche erfolgten in der Weise, daß je zwei (oder drei) Nisthöhlen an benachbarten Bäumen in gleicher Höhe und Himmelsrichtung befestigt wurden. Diese Höhlen unterschieden sich jeweils nur in der Eigenschaft, die untersucht werden sollte, also z.B. in der Größe des Fluglochs oder der Tiefe der Höhle unterhalb des Fluglochs usw. Als „Auswahl" wurde gewertet, wenn sich in einer der beiden Höhlen ein Nest mit mindestens einem Ei befand. Wenn beide Höhlen besetzt waren, galt die zuerst besetzte als ausgewählt.

Versuchsergebnisse nach Angebot verschiedener Höhlen für kleine Meisenarten, z.B. Blaumeise *Parus caeruleus*, Sumpfmeise *P. palustris* und Tannenmeise *P. ater*: Wenn diese die Wahl hatten zwischen einer Meisenhöhle mit einem Flugloch, das auch für die Kohlmeise *Parus major* und den Kleiber *Sitta europaea* passierbar ist, und einer Höhle mit einem engeren Flugloch von nur 26 mm Durchmesser, so bevorzugten alle drei Arten mit statistischer Sicherheit die engen Höhleneingänge, also solche, wo sie sich förmlich durch das Flugloch zwängen mußten (Abb. 1). Diese Auswahl schützt sie vollkommen vor der Konkurrenz durch größere Arten und zusätzlich vor manchen Feinden. So können die meisten Marder *Martes martes* und *M. foina* nicht mit ihrer Vorderpranke durch das 26 mm-Flugloch hindurchgreifen und die Bruten herausziehen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, wo gelegentlich ausgesprochen schwache Weibchen dies doch schaffen.

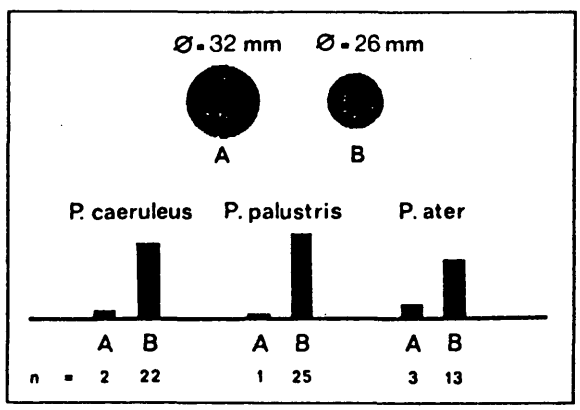

Abbildung 1. Wenn zwei Nisthöhlen mit verschiedenem Flugloch-Durchmesser an benachbarten Bäumen angeboten werden, bevorzugen Blau-, Sumpf- und Tannenmeisen die Höhle mit dem engen Flugloch.

Unsere kleinste Meisenart, die Tannenmeise, vermeidet die Konkurrenz durch andere Arten zusätzlich dadurch, daß sie im Boden brüten kann, entweder in ehemaligen Mauslöchern oder aber in Hohlräumen unter Wurzeln oder auch in Steinhaufen. Man hat aus diesem Verhalten die Folgerung gezogen, diese Meise bevorzuge solche Nistorte im Boden. In Experimenten in mehreren Versuchsgebieten zeigte sich jedoch, daß dies ein Fehlschluß war. Befestigten wir im Tannenwald gleichartige Holzbetonhöhlen in vier verschiedenen Höhenlagen am selben Baum, nämlich am Boden zwischen den Wurzeln, in drei, sechs und neun Metern Höhe, so zeigte sich, daß die am höchsten hängenden Höhlen in 9 m Höhe eindeutig von der Tannenmeise bevorzugt wurden. In den Boden ging von 36 Bruten nur eine einzige. Dies ist ein Zeichen dafür, daß die Tannenmeise sehr gern, wie auch die übrigen Meisenarten, in Baumhöhlen brüten würde, nur ist die Aussicht dafür äußerst gering, daß sie noch eine brauchbare findet.

Diese Freilandexperimente haben weiterhin ergeben, daß nicht nur eine Bevorzugung enger Fluglöcher vorliegt, sondern auch bezüglich der Höhlen**tiefe**: Wurden zwei gleich große Höhlen mit gleicher Fluglochweite angeboten, wo jedoch das Flugloch einmal 14 cm über dem Höhlenboden, das anderemal nur 11 cm hoch angebracht war, also um 3 cm tiefer (Abb. 2), so wählten Tannen- wie auch Blaumeisen signifikant die weniger tiefe Höhle aus; die Sumpfmeise traf bei diesem Versuch keine Wahl. Boten wir allerdings versuchsweise eine noch mehr verkürzte Spanne zwischen unterem Fluglochrand und dem Höhlenboden an, nämlich nur 9 cm, also nochmals 2 cm kürzer, so blieb die Tannenmeise bei 11 cm und verzichtete auf die die um 2 cm weniger tiefe Höhle (Abb. 3).

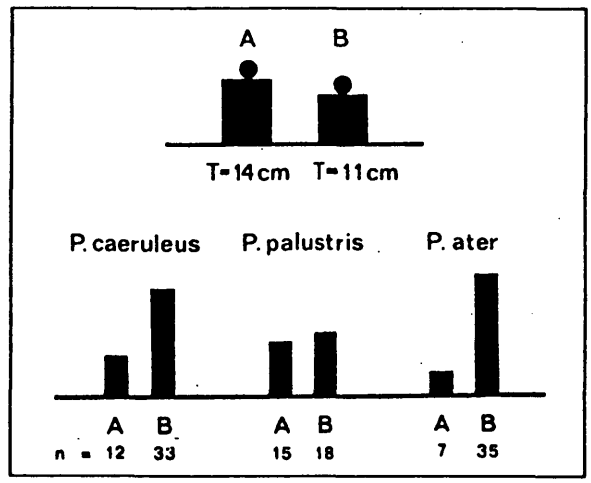

Abbildung 2. Beim Angebot von Höhlen mit verschiedener Tiefe bevorzugen die Blaumeise und die Tannenmeise die weniger tiefe Höhle, die Sumpfmeise trifft keine sichere Auswahl.

Was die drei übrigen Meisenarten, die Hauben-, Weiden- und Sumpfmeise angeht, so können deren Ansprüche nur zu einem geringen Teil geklärt werden, weil sie wesentlich größere Territorien besitzen und daher in geringerer Zahl brüten, und außerdem eine gewisse Abneigung gegen das Beziehen künstlicher Nisthöhlen zei-

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

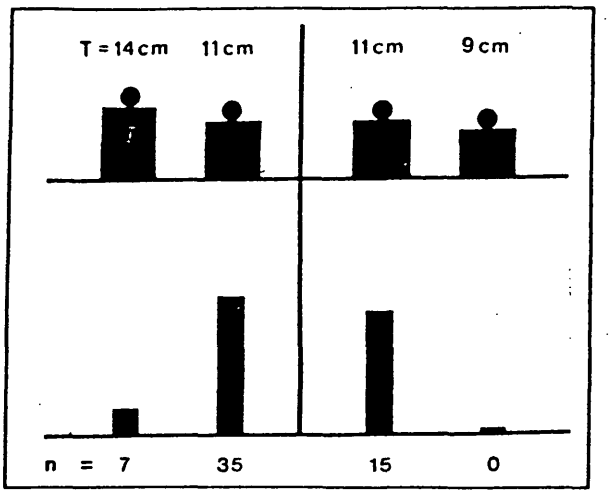

Abbildung 3. Eine versuchsweise angebotene noch weniger tiefe Höhle wurde von der Tannenmeise eindeutig abgelehnt.

gen. Die Hauben- und die Weidenmeise schlagen ihre Bruthöhlen möglichst selbst in morschem Holz aus, die Sumpfmeise erweitert häufig vorhandene Höhlenanfänge. Als ernstliche gegenseitige Konkurrenten kommen alle drei im Laubwald nicht in Frage. Im Nadelwald stellt die Haubenmeise eine deutliche Konkurrenz für die Tannenmeise dar und okkupiert manchmal deren Bruthöhle, teilweise mit Gelege; aber bei der viel geringeren Siedlungsdichte der Art wirkt sich diese Konkurrenz für die Tannenmeise kaum aus.

Ergebnisse bei Kohlmeise, Kleiber und Fliegenschnäppern

Auch die Kohlmeise, die bei Wohnungsmangel mit ganz ungeeigneten Höhlen vorliebnimmt – ich erinnere nur an die alljährlich in der Presse mitgeteilten Bruten in Briefkästen oder auf dem Boden liegenden Kanistern – trifft eine sehr klare Auswahl, wenn sie die Möglichkeit dazu bekommt. In unseren Versuchen betraf das erste Angebot die drei Höhlen, die auf Abbildung 4 zu sehen sind. Es handelte sich um Nisthöhlen aus demselben Material, mit gleichem Flugloch auf gleicher Höhe, wo jedoch der Innenraum in der Weite variierte zwischen Durchmessern von 20, 14 und 11,5 cm; diese letztere Höhle ist die handelsübliche „Meisenhöhle".

Es ergab sich nun, daß diese gebräuchliche Meisenhöhle, die alljährlich tausendfach von Kohlmeisen besetzt wird, bei der Kohlmeise keineswegs am beliebtesten ist, sondern daß die Höhle mit großem Innenraum eindeutig bevorzugt wird, und dies, obwohl die Nester in solchen Höhlen wesentlich umfangreicher sein müssen und mehr Baumaterial, also auch mehr Energie zum Bauen erfordern. Der Kleiber hat, wenn er

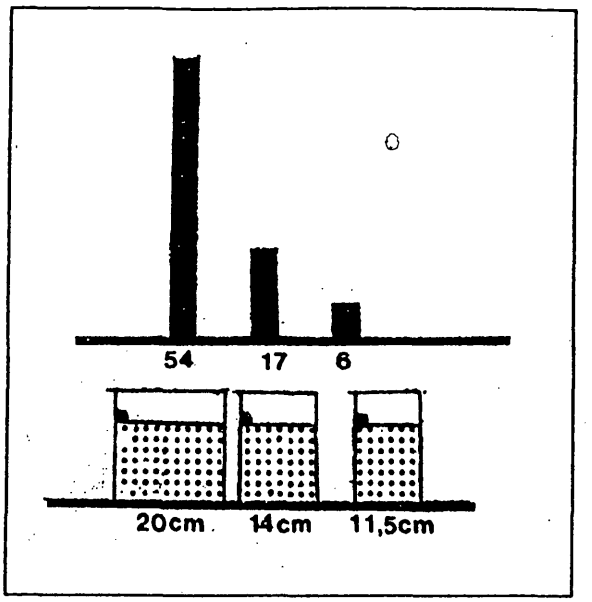

Abbildung 4. Die Möglichkeit, zwischen drei Höhlen mit verschieden großem Brutraum auszuwählen, ergab eine klare Bevorzugung der Höhle mit dem größten Innenraum durch die Kohlmeise.

die Wahl hatte, noch deutlicher als die Kohlmeise die große Höhle besetzt; er hat kein einziges Mal engere Höhlen ausgewählt (Abb. 5).

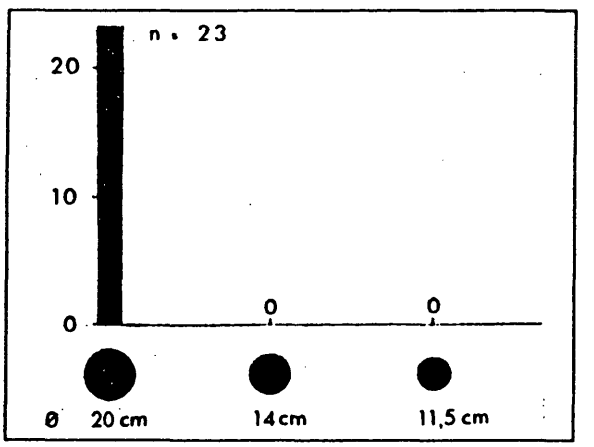

Abbildung 5. Bei demselben Angebot wie bei Abb. 4 brütete der Kleiber ausschließlich in der größten Höhle.

In weiteren Versuchen wurde die Tiefe der Höhle, vom unteren Fluglochrand bis zum inneren Höhlenboden gemessen, getestet. Es konnte geklärt werden, daß die der Kleinspechthöhle entsprechende Einheitshöhle auch bezüglich der Tiefe nicht optimal für die Kohlmeise war, auch wenn diese Art regelmäßig solche Kunsthöhlen bewohnt. Wenn die Tiefe variiert wurde, zeigte sich eine signifikante Auswahl durch die Kohlmeise zugunsten einer tieferen Höhle (Abb. 6). Der Kleiber unterschied sich in diesem Punkt, indem er die Normalhöhle der tieferen vorzog.

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

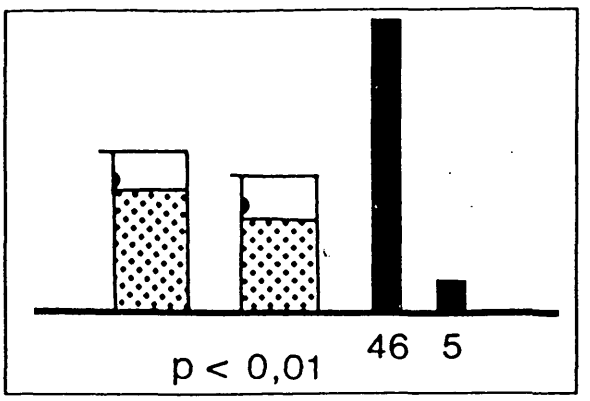

Abbildung 6. Stehen Höhlen unterschiedlicher Tiefe zur Wahl, so bevorzugt die Kohlmeise eindeutig die tiefste Höhle.

Es ergaben sich also bei der Kohlmeise zwei Bevorzugungen: einerseits wählten sie bei gleicher Tiefe vom Flugloch ab die Höhle mit dem größten Innendurchmesser, andererseits wählten sie bei Höhlen mit gleicher Innenweite die um 5 cm tiefere Höhle mit 19 cm. Wurden nun diese beiden optimalen Höhlentypen nebeneinander zur Wahl angeboten, so bevorzugten die Kohlmeisen eindeutig die Höhle mit dem größten Brutraum.

Daraufhin haben wir die Eigenschaften dieser beiden Höhlen kombiniert, also eine *weite* Höhle mit der *Tiefe* von 19 cm zur Wahl geboten gegenüber der weiten Höhle mit normaler Tiefe von 14 cm. Bei diesem Versuch wurden nun die Kombination von weit *und* tief vollständig verschmäht zugunsten der weiten, aber weniger tiefen Höhle.

Eine mögliche Erklärung dafür könnte der Feinddruck sein, der vor allem vom Baummarder ausgeht. Es war sehr auffallend, daß sowohl tiefe wie sehr weite Höhlen *nicht* vom Baummarder ausgeraubt wurden, während in demselben Waldgebiet, oft bei der zur Auswahl gebotenen Nachbarhöhle, die Brut vernichtet wurde. Es ist verständlich, daß die Marder als Nesträuber die Nester mit der Vorderpfote umso weniger erreichen, je weiter sie vom Flugloch entfernt sind. Bei der weiten wie auch bei der tiefen Höhle ist die Entfernung der Nestmulde vom Flugloch aus etwa gleich. Eine noch größere Tiefe bzw. Entfernung vom Flugloch würde einen unnötigen höheren Energieaufwand beim Nestbau und Füttern bedeuten und überdies Schwierigkeiten für die flüggen Jungen beim Ausfliegen mit sich bringen; außerdem wird bei größerer Entfernung die Helligkeit in der Höhle gering sein.

Trotzdem könnte man nicht sagen, daß die biologische Funktion ausschließlich auf diesem „Sicherheitsabstand" beruht, da sich gerade bei diesen Versuchen gezeigt hat, daß die Kohlmeise in den weiten Höhlen signifikant mehr Eier legt als in engen (LÖHRL, 1973).

Zuletzt war noch zu prüfen, ob die Kohlmeise auch bezüglich der **Fluglochweite** Bevorzugungen zeigt: Beim Angebot von Höhlen mit Fluglochdurchmessern von 35 und 32 mm ergab sich eine weitgehend gleichartige Verteilung, also keinerlei Präferenz. Das anschließende Angebot von 38, 32 und 30 mm weiten Fluglöchern ließ zwar eine leichte Vorliebe für 32 mm erkennen, ergab jedoch keine signifikante Bevorzugung. Erst bei einem Angebot von Fluglöchern von 40 und 32 mm Durchmesser ergab sich ein Verhältnis, das zugunsten des kleineren 32 mm-Fluglochs gerade noch auf dem 5 %-Niveau gesichert ist (Abb. 7).

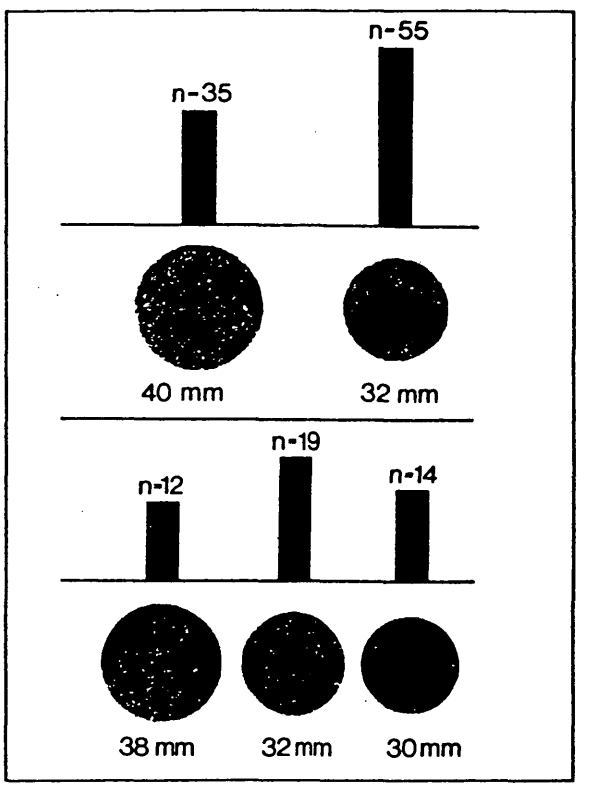

Abbildung 7. Unter verschieden großen Fluglöchern trifft die Kohlmeise nur beim Vergleich von 40 mm- und 32 mm-Durchmesser eine nur wenig deutliche Wahl für das kleinere Flugloch.

Man kann also von einer weitgehenden Gleichgültigkeit der Kohlmeise gegenüber der Fluglochweite sprechen. Die beginnende Abneigung beim 40 mm-Fluglochdurchmesser ist vielleicht biologisch damit zu erklären, daß dieses Maß sich der Fluglochgröße nähert, durch die Stare *Sturnus vulgaris* und der Buntspecht *Dendrocopos major* eindringen können, die im allgemeinen von 43 mm an durchkommen. Der Versuch, festzustellen, ob 45 mm Fluglochweite noch entschiedener abgelehnt würde, ist in unseren Versuchsgebieten stets daran gescheitert, daß

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Stare die Höhlen besetzten und die Versuche störten.

Der bereits für die Tannenmeise erwähnte Versuch, der die Höhe der Höhle über dem Erdboden betraf, ergab, als er im Laubwald durchgeführt wurde, einen deutlichen Unterschied der bevorzugten Höhe bei Blau- und Kohlmeise: Blaumeisen wählten klar eine Höhle in großer Höhe, während Kohlmeisen in der unteren Baumhälfte siedelten. Dies entspricht den Ergebnissen, die in England veröffentlicht wurden; sie zeigten, daß sich Blaumeisen bei der Nahrungssuche in erster Linie in der Wipfelregion der Bäume aufhalten, während Kohlmeisen im unteren Teil, teilweise sogar auf dem Boden, ihre Nahrung suchen. Auf diese Weise sind diese beiden Arten unter natürlichen Bedingungen keine starken Konkurrenten, weder bei der Nahrungssuche noch bei der Höhlenwahl.

Die nach der Kohlmeise häufigsten Höhlenbrüter in Mitteleuropa sind neben dem Kleiber die beiden schwarzweißen Fliegenschnäpperarten, der Halsband- und der Trauerschnäpper, *Ficedula albicollis* und *F. hypoleuca*. Die Fliegenschnäpper kommen aus dem Winterquartier erst an, wenn die Meisen bereits Nester gebaut haben. Sie sind also auf die noch nicht besetzten Höhlen angewiesen, und das sind bei dem ohnehin geringen Angebot nur noch ganz wenige und die schlechtesten. Dementsprechend fällt bei Auswahl-Versuchen auf, daß sich spezielle Ansprüche gar nicht feststellen lassen. Trauer- wie Halsbandschnäpper brüten in allen Höhlentypen, in die sie eindringen können, mit allen Fluglochweiten und Höhlentiefen. Lediglich bei den Höhenversuchen ist angedeutet, daß der Halsbandschnäpper die oberste Baumregion zu bevorzugen scheint, doch sind bei der späten Rückkehr dieser Vögel kaum jemals freie Auswahlmöglichkeiten vorhanden, da stets ein Teil der Höhlen schon von Meisen besetzt ist.

Vielleicht als Anpassung an den Höhlenmangel infolge der späten Ankunft haben die Fliegenschnäpper allerdings eine Verhaltensweise entwickelt, die manchmal zur Folge hat, daß Meisen kampflos verdrängt werden. Dies erfolgt in der Weise, daß sie innerhalb weniger Stunden ein Meisennest völlig überbauen können, solange die Meisen noch nicht brüten. In dieser Zeit erscheinen diese oft stundenlang nicht an ihrer Bruthöhle. Wenn sie zurückkommen, treffen sie anstelle ihres eigenen Moosnestes ein völlig andersartiges aus Grashalmen und dürrem Laub an und verlassen dann vielfach die Bruthöhle. Wenn jedoch die Kohlmeise schon brütet und ein Fliegenschnäpper schlüpft zur Besichtigung der Höhle ein, so wird er ohne Umstände von der Meise getötet und bleibt dann am Rande des Nestes liegen.

Das Problem Feldsperling

Das größte Problem für sämtliche kleinen Höhlenbrüter-Arten stellt in manchen kleineren Waldgebieten der Feldsperling *Passer montanus* dar. Im Inneren großer Waldungen fehlt er allerdings völlig. Sein Populationsdruck erfolgt vor allem in Feldgehölzen und kleineren Waldstükken, die von Feldern umgeben sind. Für die Meisen stellen solche kleineren Waldstücke vollwertige Reviere dar; der Feldsperling benützt dort jedoch nur die Höhlen zur Brut, während er zur Nahrungssuche meistens auf die Felder fliegt.

Solche kleinen Wäldchen sind natürlich ein Produkt der Landschaftsveränderung in unserer Kulturlandschaft, und die an den Wald angepaßten Meisen haben keinerlei Verhaltensweisen entwickelt, die sie vor dem Feldsperling schützen könnten. Dieser ist in der Lage, sämtliche Arten nicht nur vom Besetzen einer Höhle abzuhalten, sondern sie auch vom fertigen Nest oder Gelege weg zu vertreiben. Setzen diese Vögel sich, wie häufig die Kohlmeisen, zur Wehr, so werden sie vom Sperling getötet.

Unter natürlichen Verhältnissen würde jedoch auch die Konkurrenz durch den Feldsperling nur

Abbildung 8. Hier hat der Feldsperling einen Trauerschnäpper umgebracht, der in den Rand des Nistmaterials eingebaut wurde.

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

selten zur Vernichtung anderer Arten führen. Viele Feldsperlinge bauen schon in den Herbstmonaten ein Nest, das so umfangreich ist, daß anschließend kein anderer Höhlenbrüter eine solche Höhle im Frühjahr besetzen kann. Dadurch werden tödliche Kämpfe vermieden. Ein Teil der Feldsperlinge erscheint aber auch erst im Frühjahr, und dann gibt es erbitterte Auseinandersetzungen. Unter den kleinen Höhlenbrütern ist der Feldsperling der kräftigste, was sich auch am Körpergewicht zeigt, und bei Auseinandersetzungen bleibt er wohl in allen Fällen siegreich. Der letzte Kampf spielt sich oft erst nach Beginn der Eiablage ab. In nicht wenigen Fällen haben Feldsperlinge und Kohlmeisen gleichzeitig, jeweils während der Abwesenheit des anderen, in derselben Höhle gebaut. Erst wenn die Kohlmeise die ersten Eier abgelegt hat und Feldsperlinge *und* Kohlmeise die Höhle zum Übernachten aufsuchen wollen, kommt es zu Auseinandersetzungen, die nun in keiner Weise harmlos verlaufen. Mögliche Höhlenkonkurrenten werden vom Feldsperling in der Nisthöhle getötet, und zwar durch Bisse mit dem kräftigen Schnabel in den Hinterkopf. Die Opfer sind in vielen Fällen Kohlmeisen, aber auch Arten wie Trauer- und Halsbandschnäpper (Abb. 8); sogar Kleiber können vom Feldsperling vertrieben werden, allerdings wurden keine Fälle bekannt, wonach sie getötet worden wären.

Die Abbildung 9 zeigt, wie Feldsperlinge, die in einem Gebiet auftreten, parallel zu ihrer jährlichen Zunahme eine Abnahme der Kohlmeise verursachen können (nach SCHÖNFELD & BRAUER, 1972).

Auswirkung der Konkurrenz auf Populationen

Wenden wir uns nun ab von den geschilderten Verhaltensweisen und Einzelfällen und betrachten die Verhältnisse der Populationen im Verlauf mehrerer Jahre, so kommen die Folgen der Konkurrenz um die Höhlen sehr deutlich zum Vorschein. Sieht man die Ergebnisse der Freilandexperimente im Zusammenhang, so kann festgestellt werden, daß die Ansprüche der Kohlmeise an Höhlen im wesentlichen nicht von der Konkurrenz, sondern vom Feinddruck her erklärbar sind. Bei der Größe dieser Art könnte die Bevorzugung eines möglichst engen Fluglochs weder Konkurrenten noch Feinde ausschalten, da der Feldsperling als Hauptkonkurrent dieselben Eingänge passieren kann, wie dies auch den Schläfern möglich ist.

Im Gegensatz dazu ist die Auswahl möglichst enger Höhleneingänge durch die kleinen Meisen ein Schutz nicht nur gegenüber den beiden Mardern als gefährlichen Nestfeinden, sondern auch den wichtigsten Konkurrenten, nämlich

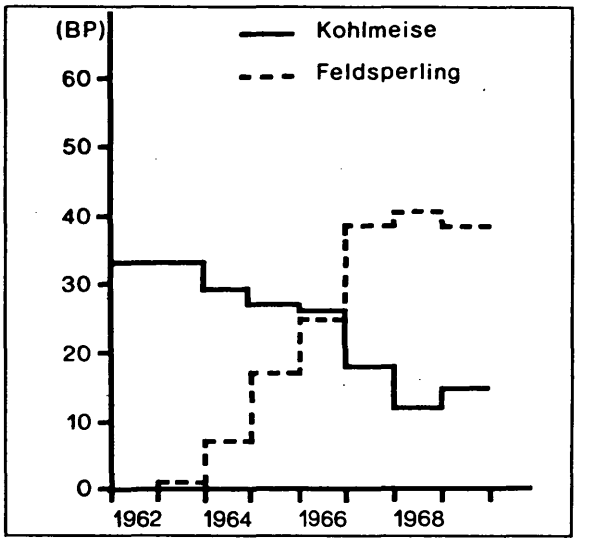

Abbildung 9. Ein deutlicher Zusammenhang zwischen der jährlichen Zunahme des Feldsperlings und der Abnahme der Kohlmeise ist hier zu sehen.

Kohlmeise, Kleiber und Feldsperling wie auch erwachsenen Sieben- und Gartenschläfern, *Glis glis* und *Eliomys quercinus*. Unter diesen Umständen können es sich die Kleinmeisen leisten, eine weniger tiefe Höhle zu beziehen. Die Lichtmenge ist bei einem kleinen Flugloch im Inneren der Höhle zwar entsprechend geringer, bei weniger tiefen Höhlen aber trotzdem ausreichend. Allen kleineren Höhlenbrütern ist die Kohlmeise überlegen. Sie ist in der Lage, diese aus ihren bereits gewählten Höhlen zu vertreiben, wenn sie nicht für sie unzugänglich sind.

In einem Versuchsgebiet im Auwald am Oberrhein wurden insgesamt zwölf Jahr lang 200 gleichartige Normalhöhlen kontrolliert auf 10 ha Fläche. Es bestand dort absichtlich ein hohes Überangebot, das zur Folge hatte, daß alljährlich – trotz der zusätzlichen Besetzung durch die später eintreffenden Trauerschnäpper – nahezu die Hälfte der Höhlen leer blieb.

Nachdem feststand, daß Blaumeisen Höhlen mit engem Flugloch bevorzugen, tauschten wir im 13. Versuchsjahr die Vorderwände von 100 der 200 Höhlen gegen solche mit nur 26 mm Fluglochdurchmesser aus. Bei gleichbleibendem Kohlmeisen-Bestand stieg die Zahl der Blaumeisen-Brutpaare sofort an und war höher als jemals in den vorhergehenden zwölf Jahren. Auch im 14. Jahr blieb dieser höhere Anteil an Blaumeisen bestehen. Trotz der gleichbleibenden Anzahl von Bruthöhlen, ja sogar *derselben* Bruthöhlen, hatte der Austausch jeder zweiten Vorderwand gegen eine solche mit engerem Flugloch eine höhere Dichte der Blaumeise zur Folge.

Um festzustellen, welche Dichte Blaumeisen erreichen können, wenn die Konkurrenz oder

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Belästigung durch Kohlmeisen so weit wie möglich ausgeschaltet sind, wählten wir in einiger Entfernung ein weiteres Auwaldgebiet mit sehr ähnlichem Charakter aus und befestigten dort auf einer Fläche von gleichfalls 10 ha zunächst wieder 200 Normalhöhlen mit 32 mm Flugloch, also allen Meisenarten zugänglich. Es brüteten dort im ersten Jahr 30 Paare der Kohl- und 11 der Blaumeise. Im zweiten Jahr wurde die Hälfte der Höhlen mit engem Flugloch versehen; die Zahl der Blaumeisen stieg daraufhin auf 20, die Kohlmeisenpaare verminderten sich um eines auf 29. Vom dritten Jahr ab wurden die Kohlmeisen fast ganz ausgeschlossen. Die Nisthöhlen wurden auf 100 vermindert, durchweg mit 26 mm-Fluglöchern. Lediglich für Baumläufer und Kleiber blieben einige Spezialhöhlen hängen. Die ihrer Höhlen beraubten Kohlmeisen besetzten nun einen Teil der sonst völlig verschmähten Baumläuferhöhlen, sodaß immerhin noch 10 Paare unterkamen. Als auch diese letzten zehn Höhlen beseitigt waren, gab es im Gebiet keine Kohlmeisenbruten mehr, die Zahl der Blaumeisenpaare stieg nochmals an und blieb ein weiteres Jahr auf gleicher Höhe. Ein Kohlmeisenpaar brütete abseits in einer beschädigten Höhle.

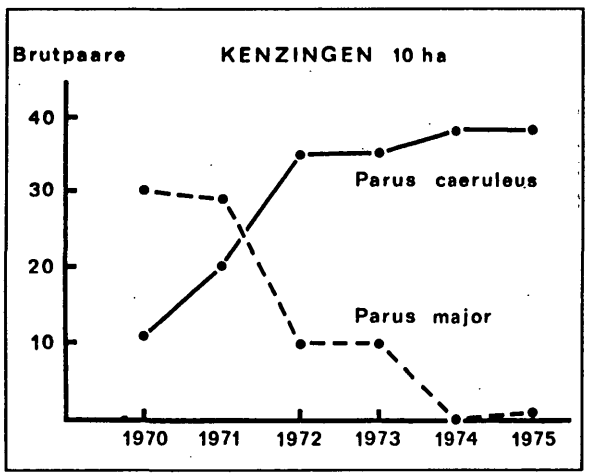

Abbildung 10. Ergebnis eines Versuchs, die Zahl der Kohlmeisen zu vermindern. Erstmals 1972, dann 1974 mit völligem Ausschluß dieser Art. Es ist deutlich zu erkennen, wie die Blaumeisen an Zahl zunehmen.

Diese Blaumeisen-Dichte (Abb. 10) war die höchste, die wir jemals in einem derartigen Gebiet registrierten, und deutet darauf hin, daß es der Einfluß, d.h. die Konkurrenz der Kohlmeise ist, die eine höhere Dichte bei der Blaumeise verhindert. Es erscheint dabei fraglich, ob in diesem Gebiet auch die Ausschaltung einer etwaigen Nahrungskonkurrenz zusätzlich eine Rolle spielte. Stark kann diese nicht sein, da in vielfältigen Untersuchungen der Nestlingsnahrung der Meisen nachgewiesen wurde, daß Kohlmeisen bevorzugt größere Beutetiere eintragen als Blaumeisen.

Einen letzten Beweis dafür, wie sehr die Kohlmeise die Siedlungsdichte der Blaumeise zu beeinflussen vermag, fanden wir in einem Gebiet, wo nur vereinzelt Bruthöhlen vorhanden waren. Die Entwicklung in einem solchen Gebiet zeigt die Abbildung 11. Es handelt sich wiederum um einen Auwald, nur wenige Kilometer von den anderen Gebieten entfernt, mit völlig gleichartigem Charakter, jedoch durch Wiesen und Äcker getrennt. Die Blaumeise ist dort als Brutvogel dieser Nisthöhlen völlig verdrängt worden. Am Ende hatten dann Feldsperlinge dieses Nisthöhlenangebot entdeckt. Sie besetzten auf Anhieb über 40 der Höhlen, und der Anteil der Kohlmeise fiel entsprechend.

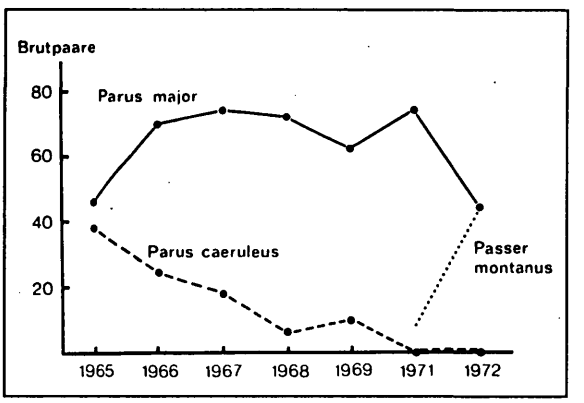

Abbildung 11. In einem nahrungsreichen Auwaldgebiet, in dem nur wenige Nisthöhlen angeboten waren, haben die Kohlmeisen die zunächst vorhandenen Blaumeisen im Lauf der Jahre vollständig verdrängt. 1971 trat in jenem Gebiet der Feldsperling auf, was sofort eine Verminderung der Kohlmeisen zur Folge hatte.

Daß Blaumeisen immer noch, wenn auch vergeblich, versuchten, sich anzusiedeln, geht daraus hervor, daß wir alljährlich eine ganze Anzahl von *Mischgelegen* vorfanden. Es handelte sich dabei um Nester und angefangene Gelege der Blaumeise, die gewaltsam durch Kohlmeisen okkupiert wurden, sodaß nun Eier der Blau- und der Kohlmeise gleichzeitig im Nest lagen. Meist wurden in solchen Höhlen dann die Blaumeisen auch mit aufgezogen und kamen zum Ausfliegen, obwohl die alten Blaumeisen, die ursprünglichen Nestbesitzer, nicht mehr in Erscheinung traten.

Auffallend ist, daß die Sumpfmeise in ihrer Dichte nicht zu beeinflussen war, gleich, ob Kohlmeisen zu allen Höhlen Zugang hatten und in großer Zahl vorhanden waren, oder ob sie weitgehend ausgeschlossen worden waren. Beim Verändern der Fluglochweite zogen die Sumpfmeisen zwar sofort ausschließlich in Höhlen mit engem Eingang, aber sonst änderte sich nichts, ein Zeichen dafür, daß die Sumpfmeise normalerweise gar nicht mit der Kohlmeise konfrontiert wird. Unter natürlichen Bedingungen brüten

©Birdlife Österreich, Gesellschaft für Vogelkunde, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Sumpfmeisen meist in Höhlen, die nicht nur ein enges Flugloch haben, sondern auch im Inneren so eng sind, daß sie für Kohlmeisen nicht in Frage kämen.

Hinweise für die Praxis

Die Bevorzugung von Höhlen mit größerem Brutraum durch Kohlmeisen und Kleiber könnte dazu verleiten, für diese Arten nun größere Nisthöhlen bereitzustellen. Dies ist nicht notwendig. Die üblichen Nisthöhlen sind seit Jahrzehnten voll ausreichend, um die notwendige Zahl von Jungen aufzunehmen. In England haben die Nistkästen noch kleinere Maße und bieten trotzdem noch mehr Raum als die meisten natürlichen Baumhöhlen, mit denen die Vögel ohne menschliche Hilfe auskommen müssen. In freier Natur gibt es solche optimalen Bruthöhlen fast nie.

Die Nachteile solch großer Höhlen aus der Sicht des Vogelschützers: Sie sind schwerer und umfangreicher, kosten also mehr, Verpackung und Transport verteuern sich, sodaß letztlich für dieselbe Geldsumme weniger Nisthilfe geschaffen werden kann. Dagegen wird – ohne größeren Aufwand – für die Vögel mehr erreicht, wenn man nicht nur die üblichen Einheitshöhlen mit 32 mm-Fluglochdurchmesser aufhängt, sondern daneben auch solche mit Vorderwänden mit nur 26 mm Fluglochweite. Es geht dabei nicht nur um die größere Beliebtheit bei den kleinen Meisenarten, sondern auch um den Bruterfolg und das Überleben, denn bei Nisthöhlen mit dem größeren Flugloch können, wie hier dargelegt wurde, kleine Meisen nicht nur vertrieben, sondern auch, wenn sie ihr Gelege verteidigen wollen, getötet werden. Dies wurde bisher für Blau-, Sumpf- und Tannenmeisen nachgewiesen, die von Kohlmeisen getötet worden sind (Abb. 12).

Abbildung 12. Eine von der Kohlmeise getötete Blaumeise im Nest; die Kohlmeise hat inzwischen Eier gelegt.

Als grobe Richtlinie mag gelten, daß im Laubwald, wenn Fliegenschnäpper nicht zu erwarten sind, ein Drittel der Höhlen für Kleinmeisen angeboten werden sollte, wo Fliegenschnäpper vorkommen, ein Viertel; im Tannenwald dagegen, wo Tannen- und Haubenmeisen vorherrschen, sollten drei Viertel der Höhlen für Kleinmeisen bestimmt sein.

Die im Handel angebotene Höhle mit kleinerem 26 mm-Flugloch hat noch einen zusätzlichen Vorteil, denn dieses Flugloch sitzt, wie es die Kleinmeisen bevorzugen, um 3 cm tiefer als bei der Normalhöhle. Dies hat zur Folge, daß der über dem Flugloch befindliche Raum höher und damit größer ist. Solche Nisthöhlen werden nun auch von kleinen Fledermausarten bevorzugt, da ja Fledermäuse oben in den Höhlen hängen. Gerade die seltenen insektenfressenden Fledermäuse sind besonders schützenswert.

Literatur

BIRCH, L. C. (1957): The meanings of competition. Amer. Nat. 91, 5-18.

DARWIN, C. (1858, in deutscher Sprache 1963): Die Entstehung der Arten. Stuttgart.

LÖHRL, H. (1977a): Zum Brutverhalten des Wiedehopfs *Upupa epops*. Vogelwelt 98, 41-58.

– (1977b): Nistökologische und ethologische Anpassungserscheinungen bei Höhlenbrütern. Vogelwarte 29, Sonderheft, 92-101.

– (1978): Höhlenkonkurrenz und Herbst-Nestbau beim Feldsperling (*Passer montanus*). Vogelwelt 99, 121-131.

MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg & Berlin.

SCHÖNFELD, M. & P. BRAUER (1972) Ergebnisse der achtjährigen Untersuchungen an der Höhlenbrüterpopulation eines Eichen-Hainbuchen-Linden-Waldes in der „Alten Göhle" bei Freyburg/Unstrut. Hercynia N.F. 9, 40-68.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Löhrl
Bei den Eichen 5
D-7271 Egenhausen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelschutz in Österreich - Mitteilungen von Birdlife Österreich

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 005

Autor(en)/Author(s): Löhrl Hans

Artikel/Article: Experimentelle Untersuchungen zum Konkurrenzproblem bei Höhlenbrütern 39-47