

Verh. orn. Ges. Bayern 23 (1977): 61—69

Verspäteter Heimzug als ein Regulationsmechanismus bei dichteabhängigen Invasionen, nach Befunden an Eichelhäher *Garrulus glandarius* und Tannenmeise *Parus ater*

Von **Wulf Gatter**

1. Vorbemerkungen

Invasionen sind vielgestaltige Erscheinungen entsprechend den großen Unterschieden in Ökologie und verwandtschaftlichen Beziehungen in der Gruppe der Zugvögel (Schüz 1971).

Allgemein nimmt man vom Invasionsgeschehen an, daß durch Abwanderung überfließender Bestände die Populationsgröße zurückgeht. Diese in vielen Abstufungen bis zum „Totwandern“ der Invasoren erfolgende Bestandsverminderung wird als wesentlich dafür angesehen, die Populationsgröße auf ein tragbares Maß zurückzuführen.

An dieser Ansicht ändert auch die Tatsache nichts, daß bei den meisten Arten überlebenden Invasoren nur eine geringe bis mäßige Heimzugsbereitschaft zugestanden wird.

Nach BERNDT & HENSS (1967) geht ein Teil der Invasoren auf der Wanderung zugrunde, ein weiterer Teil kann sich im Durchzugsland oder Invasionsendgebiet ansiedeln und ein eventueller Restteil zieht zurück.

Daß die Invasionsverluste während des Wegzugs und Winters oft die Überproduktion nicht aufzehren und ein umfangreicher Heimzug erfolgt, wurde bisher wenig oder nicht beachtet. Tatsächlich gibt es aber Invasionsvögel mit so großen Heimzugszahlen nach manchen Emigrationen, daß die Verluste während des invasionsartigen Wegzugs und des folgenden Winters nicht ausreichen dürften, um die Populationsdichte wirksam zu vermindern. Hier scheint ein weiterer bisher kaum beachteter Regulationsmechanismus zu bestehen: Der verspätete Heimzug.

SCHÜZ (1971): gibt für den Eichelhäher „eine Art Heimzug“ bis in die dritte Junidekade an. GATTER (1974) hat bei der Eichelhäherinvasion 1972/73 durch Planbeobachtung während der zugaktiven Stunden eindeutigen Heimzug nachgewiesen, der zahlenmäßig dem Wegzug fast gleichkam; tageszeitliche Zugaktivität, zielgerichtete Zugwellen, die denen des Wegzugs entsprachen, und weitere Verhaltensweisen ließen keinen Zweifel daran. Einziger Unterschied war die jahreszeitliche Verspätung.

Nun hat die Tannenmeise *Parus ater* nach der Großinvasion 1974 ein weiteres Beispiel für verspäteten Heimzug geliefert und damit den Anstoß gegeben, dieses offensichtlich doch weiter verbreitete Phänomen genauer zu durchleuchten. Auf das Problem der eingeschalteten Zwischeninvasion werden wir später zurückkommen.

Obwohl wir sehr viele Belege von Invasionsvögeln besitzen, die in ihre Ausgangsgebiete zurückkehrten, sind wir über den Heimzug selbst kaum orientiert. Eine wesentliche Ursache dafür ist das weitgehende Fehlen von Stationen, die den Heimzug registrieren, und der Umstand, daß die tageszeitlichen Zughöhepunkte viel früher liegen (Sonnenaufgang) als beim Wegzug. So z. B. beim Eichelhäher im Herbst von 7—11 Uhr, im Frühjahr dagegen 5—7.30 Uhr (GATTER 1974).

Mein besonderer Dank gebührt Herrn Dr. H. LÖHRL von der Vogelwarte Radolfzell, daß er mir Daten aus der Populationsdynamik seiner Tannenmeisen-Versuchsgebiete zur Verfügung gestellt hat, ohne die weiterführende Erklärungen des Emigrationsgeschehens nicht möglich gewesen wären.

Ihm, meinem Freund H. MATTES und Herrn Prof. Dr. E. SCHÜZ darf ich für die Ratschläge und kritischen Anmerkungen zu diesem Thema meinen herzlichen Dank aussprechen. Herr R. WINKLER, Sempach, überließ mir dankenswerter Weise seine Ergebnisse vom Walliser Col de Bretolet.

2. Das Ausgangsmaterial

Sowohl beim Eichelhäher *Garrulus glandarius* als auch bei der Tannenmeise *Parus ater* dürfen wir davon ausgehen, daß hohe Populationsdichte als Emigrationsursache anzusehen ist. Im Zusammenhang mit dem Invasionsgeschehen bei Vögeln wird neuerdings häufig der Terminus „Gedrängefaktor“ verwendet. Er ist wohl nur dort zu verwenden, wo nachgewiesen ist, daß intraspezifische Kontakte zugauslösend wirken, sobald eine gewisse Bandbreite je Zeiteinheit überschritten wird. Da darüber meist nur spekuliert werden kann, wird hier der neutralere Begriff Dichteeffekt vorgezogen.

2.1 Die Eichelhäherinvasionen am Randecker Maar

Nach der zweigipfligen Invasion 1972/73 mit ihren massiven Heimzugsbewegungen, deren Problematik eingehend erörtert wurde (GATTER 1974), konnten 1973 praktisch keine Wegzugsbeobachtungen bemerkt werden (Tab. 1). Bereits 1974 kam es wieder zur Emigration, die aber nicht die Stärke des Invasionsjahres 1967, geschweige denn die des Jahres 1972 erreichte. Kräftiger Heimzug wurde im darauffolgenden Frühjahr 1975 beobachtet. Im Herbst 1975 erfolgte wiederum Abzug mit invasionsartigen Merkmalen (Tab. 1). Im Invasionsintervall 1967—1972 gab es keine solchen „Zwischeninvasionen“. Die Invasion 1967 zeigte aber auch folgende Unterschiede gegenüber der von 1972: Sie verlief nur eingipflig, war schwächer und im darauffolgenden Frühjahr erfolgte kaum Heimzug.

Zur Beurteilung des Invasionsgeschehens 1972/73 kann noch ergänzt werden, daß der Heimzug in Schleswig-Holstein im Gegensatz zu unserem Gebiet kaum auffiel (BUSCHE, BOHNSACK & BERNDT 1975).

Tabelle 1: Weg- und Heimzugzahlen beobachteter Eichelhäher *Garrulus glandarius* von 1967 bis 1975

Jahr	Heimzug	Wegzug	Jahr	Heimzug	Wegzug
1967	3	1182	1972	4	3255
1968	44	29	1973	2853	11
1969	3	63	1974	0	878
1970	23	17	1975	337	273
1971	0	19			

2.2 Die Tannenmeiseninvasion am Randecker Maar

Auf die sehr schwachen Zugjahre 1970/71 erfolgte 1972 eine Invasion, 1973 wieder schwächerer Wegzug. 1974, ein Jahr, bei dem in den Versuchsflächen der Vogelwarte Radolfzell eine immens hohe Populationsdichte, viele Zweitbruten und guter Bruterfolg registriert wurden (LÖHRL mdl.), brachte am Randecker Maar eine Invasion bisher unbekannten Ausmaßes. In allen anderen Jahren war der Tannenmeisenzug um die Monatswende Oktober/November abgeschlossen. 1974 dauerte er den ganzen November über an. Nach Abbruch der Planbeobach-

tungen konnten bis Ende Dezember während aller Stichproben ziehende Tannenmeisen gesehen werden. Die Laubwälder der Schwäbischen Alb waren den ganzen Winter über voller Tannenmeisen. Selbst in Feldgehölzen waren ihre „tui“-Rufe zu hören. Sonst sind sie hier außerhalb der Zugzeiten selten. Nach Rückkehr von einer längeren Reise am 22. 4. 1975 vermittelten stundenweise Zugbeobachtungen, meist vor 7 Uhr, und Zufallsergebnisse während des Tages eindrucksvollen Heimzug von Tannenmeisen. Allein am 23. und 24. April zogen 303 Vögel nach NE, weitere 193 in den letzten Apriltagen. Im Mai zählte ich 303 Zieher und 23 noch bis zum 11. Juni. Dabei hatte ich bereits am 1. Juni flügge Junge auf der 800 m hohen Albhochfläche bemerkt. Auf den Versuchsflächen von H. LÖHRL war in der folgenden Brutzeit 1975 die Populationsdichte zwar deutlich geringer als 1974 ohne jedoch den sonst nach Emigrationen üblichen Einbruch zu erleiden. Die Brutzeit war jedoch gekennzeichnet durch extremen Nahrungsmangel, wenig Eier und hohe Jungenverluste. Zum ersten Mal seit 13 Jahren wurde keine Zweitbrut registriert (LÖHRL mdl.). Damit waren gewiß keine Voraussetzungen für eine dichtebedingte Invasion im kommenden Herbst gegeben. Trotzdem gehörte die Emigration 1975 zu den größeren der vergangenen 10 Jahre am Randecker Maar.

Tabelle 2: Weg- und Heimzugzahlen beobachteter Tannenmeisen *Parus ater* von 1970 bis 1975

Jahr	Heimzug	Wegzug	Jahr	Heimzug	Wegzug
1970	66	303	1973	21	1269
1971	31	495	1974	16	10653
1972	1	4342	1975	880	3858

3. Diskussion und Ergebnis

3.1 Die Ursachen des verspäteten Heimzugs

Beim Eichelhäher *Garrulus glandarius* ist das Problem des verspäteten Heimzugs bekannt (PUTZIG 1938, BERNDT & DANCKER 1958, KEVE 1969) und in seinen möglichen populationsökologischen Folgen auch diskutiert worden (GATTER 1974). Einblicke in die Dynamik der Brutbestände sind uns bisher kaum möglich. Die Deutungen des Invasionsgeschehens müssen deshalb vorläufig weitgehend hypothetischen Charakter behalten. Anders bei den Meisen, wo hervorragende, langjährige Untersuchungen aus verschiedenen Probeflächen vorliegen. Hier besteht die Möglichkeit einer wirkungsvollen Zusammenarbeit zwischen Populationsforschern und Zugbeobachtern.

Wenn wir auf das Material aus den Abschnitten 2.1 und 2.2 zurückgreifen, so fällt auf, daß auf die umfangreichsten Emigrationen Heimzug in großer Zahl, jedoch verspätet erfolgte. Die Größenordnung dürfte beim Eichelhäher fast derjenigen des Wegzugs entsprochen haben (GATTER 1974) und bei der Tannenmeise unter Berücksichtigung der beim Heimzug wenig gründlichen Erfassungsmethode (2.2) vielleicht ein Viertel oder mehr betragen haben. Nach den anderen Invasionsjahren erfolgte bei der Tannenmeise zwar schwacher Heimzug, der aber immer ziemlich zeitig vonstatten ging und Mitte April abgeschlossen war. Lediglich nach dem Invasionsjahr 1972 bemerkte ich noch am 24. 5. 73 zwei und am 26. Mai 1973 drei ziehende Meisen.

LÖHRL (1974) berichtet (p. 91): „Am 8. 5. 1970, also nach der großen Emigration im Herbst 1969 sah ich in Möggingen zehn Tannenmeisen ziehen, also zu einer Zeit, als die Weibchen der ortsansässigen Population teilweise schon brüteten,

teils eben ihre Eier legten“ Somit wäre verspäteter Heimzug zumindest in Einzelfällen nach allen Invasionsjahren von 1969 bis 1974 nachgewiesen. Beim ausgeprägten Heimzug nach der Massenemigration 1974 war die Verspätung großer Scharen unübersehbar (2.2).

Einzelne heimziehende Eichelhäher werden fast alljährlich beobachtet. Auch nach Nichtinvasionsjahren scheint der Heimzug verspätet zu erfolgen, wenngleich ich von solchen Jahren keine Zugdaten nach Mitte Mai habe. Auch der Heimzug nach der kleineren Invasion 1974 war mit Ausnahme eines Spätdatums (29. 5.) gegen Ende der ersten Maidekade beendet. Sowohl der extrem verspätete Heimzug nach der Emigration 1972, der bis Anfang Juni reichte, als auch der mäßig verspätete der übrigen Jahre dürften ausreichen, große Anteile der heimkehrenden Emigranten an der Brut im selben Jahr zu hindern (Teilausschluß der Population von der Fortpflanzung). Inwiefern die Eichelhäher des nördlichen Europa weniger zu Heimzug neigen, wofür vielleicht auch die Ausführungen PUTZIGS (1938) sprechen, sie also dem klassischen Invasionsvogel näher kommen, dessen Überproduktion beim Wegzug und Überwinterung aufgerieben wird wäre noch nachzuprüfen. Unterschiede können aber auch im unterschiedlichen Altersgefüge von einer Invasion bzw. Population zur anderen begründet sein. Auf den Schweizer Alpenpässen beringte Invasions-Eichelhäher haben jedenfalls ausreichende Beweise für ausgeprägten Heimzug über große Entfernungen geliefert (SCHIFFERLI 1969, 1972, 1973). Einzelfälle auch früher. Die vorstehenden Fakten verdeutlichen uns bereits die zusätzliche Möglichkeit einer Regulierung von Emigrationen durch den verspäteten Heimzug. Unter Voraussetzung der beim Eichelhäher vermuteten Brutreife erst im zweiten Lebensjahr würde eine wirksame Regulierung die zahlreiche Beteiligung mehrjähriger Vögel an der Invasion bedingen. Diese ist durch die Beringungen an den Schweizer Alpenpässen für die Invasionen 1967 und 1972 in genügendem Umfang nachgewiesen (SCHIFFERLI 1969, 1972, 1973). Nach R. WINKLER mdl. und briefl. waren von 74 altersmäßig bestimmbaren Eichelhähern der Invasion 1972 am Col de Bretolet 54 diesjährig und 20 nicht diesjährig, was einem Altvogelanteil von 27 % entspräche. Auch am Randecker Maar waren unter verspätet heimziehenden Eichelhähern im Mai 1973 zwei von neun Vögeln bereits im dritten Jahr oder älter (GATTER 1974).

Anders dagegen bei der Tannenmeise, die mit einem Jahr brutreif ist und bei einer „sehr geringen Lebenserwartung“ (LÖHRL 1974) bei Brutausfall erhebliche Bestandseinbußen hinnehmen müßte. Welche Faktoren kommen nun für den verspäteten Heimzug in Frage? Mit BERNDT & HENSS (1967) dürfen wir annehmen, „daß für die Auslösung einer solchen dichtebedingten Invasion ein sich durch Revierkämpfe und eventuellen Nahrungsmangel sicherlich verstärkender psychisch wirkender Gedrängefaktor ausschlaggebend sein dürfte, der über eine Hypersensibilisierung eine neuroendokrine Umschaltung vom Strand-/Strichvogelverhalten auf den Zugtrieb vornimmt und damit Emigration und Invasion veranlaßt“ Bei schwächeren Invasionen dürfte der Dichteeffekt schon im Durchzugsgebiet abebben und spätestens im Überwinterungsgebiet durch Verteilung der Individuen aufgehoben sein. Die Faktoren, welche den beim Invasionsvogel jahrelang gesperrten Zugtrieb auslösten, entfallen, wie auch der Auslöser für den Heimzug. Als Folge der ungeheueren Meisenmassen 1974 ist der Dichteeffekt auch in den Durchzugs- und Überwinterungsgebieten nicht weggefallen. Dies trat durch zahlreiche Überwinterung in suboptimalen Laubwaldbiotopen, in Verbindung mit einem um mindestens zwei Monate bis zur Jahreswende verlängerten Wegzug in Erscheinung. Ein extrem milder Winter und eine Fichtenvollmast in weiten Teilen Mitteleuropas hielten sicherlich die Ausfälle in Grenzen. Die Umgehung der Alpen (keine Invasion am Col de Bretolet, R. WINKLER briefl.) als

Folge der starken Schneefälle ab Ende September wirkte sich sicher ebenfalls positiv aus, indem größere Teile der Emigranten in mittelmeeerküstenfernere (und damit günstigere, waldreichere?) Überwinterungsräume gelenkt wurden. LÖHRL (1974 p. 92) deutet an, welche Verluste in waldarmen Küstenlandstrichen ziehende Tannenmeisen erleiden. SCHERRER (1972) zeigt in seiner Karte, daß die Tannenmeisen, welche die Alpen im Bereich der Pässe Golèze — Bretolet überqueren, größtenteils in solche Gebiete wandern.

Der Heimzug ist bei der Kohlmeise, obwohl Emigrationsvogel (BERNDT & HENSS 1967), recht gut ausgeprägt (RIEGEL 1961, CLEMENS & VAUK 1975). Bei der Tannenmeise gibt es dagegen nur Gelegenheitsbeobachtungen geringen Umfangs (LÖHRL 1974), wie bei uns vor 1975. Die Ringfunde der Tannenmeise zeigen ein weit geringeres Heimzugsverhalten als die des Eichelhähers (SCHIFFERLI 1969, 1972, JACOBY 1966, LÖHRL 1974), was natürlich auch an der äußerst geringen Wiederfundrate liegt. Als Auslöser für einen umfangreichen Heimzug dichteabhängiger Invasionsvögel vermute ich deshalb wiederum den Dichteeffekt, der die im Frühjahr in Zugdisposition kommenden Vögel sozusagen in eine weitere Invasion in Richtung Heimat treibt. Stattfinden und Ausmaß des Heimzugs wäre demnach dichtebedingt. Das heißt, daß bei einer Art und gleichem Altersklassenanteil lediglich Vorhandensein und Stärke des Dichteeffekts für die prozentuale Intensität des Heimzugs verantwortlich wäre.

Als Ursache für den verspäteten Heimzug kämen verschiedene Hypothesen in Frage.

- a) Eine zu große Heimatentfernung als Folge des um zwei Monate und entsprechend streckenmäßig verlängerten Wegzugs (Tannenmeise).
- b) Die durch den Dichteeffekt anhaltende Streßsituation wirkt verzögernd auf die während des Winters unterbrochene Zugdisposition. Dabei könnte retardiertes Gonadenwachstum im Spiel sein. Daß Sexualhormone den Heimzug stimulieren können, ist bekannt, obwohl den Gonaden wahrscheinlich nur eine modifizierende Rolle zukommt (BERTHOLD 1971, p. 284). Immerhin werden die verspätete Heimkehr und das Verbleiben im Winterquartier und in Durchzugsgebieten von Vögeln, die erst nach mehreren Jahren Brutreif werden (Störche, Greifvögel und verschiedene Limikolen) dahingehend gedeutet, daß den Vögeln infolge fehlender oder zu schwacher Gonadenentwicklung der Impuls für den Heimzug fehlt (BERTHOLD 1971, GLUTZ 1971).

Auch ein am 23. Mai 1977 auf der Schwäbischen Alb bei Böhringen gefundenes Bergfinken-♀, das bei der Aufnahme von Splittsteinchen von einem Auto getötet wurde, hatte völlig unentwickelte Ovarien (M. KINZLER, Dr. F. Kipp, Verf.). Dieser Fund stellt meine weiteren 13 Maibeobachtungen dieser Art mit zusammen 40 Vögeln in ein neues Licht.

- c) Eine gegen Winterende auftretende Nahrungsverknappung (man denke z. B. an die in Laubwaldgebieten überwinterten Tannenmeisen) könnte durch schlechte Konstitution die Vögel zu spät in Zugdisposition kommen lassen.

Annahme a) ist wohl am unwahrscheinlichsten. b) und c) könnten jeweils für sich allein oder ineinandergreifend eine Erklärung für die Verspätung abgeben. Es scheint mir als sicher, daß weitere Erscheinungen, wie sie nach Invasionen auftreten, fließende Übergänge zum Brutaussfall durch verspäteten Heimzug mit ein und denselben Ursachen darstellen: und zwar einerseits das Hängenbleiben und Brüten oder späte Verschwinden von Invasionisten beim Sibirischen Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* SCHÜZ 1971 und Kleiber *Sitta europaea asiatica* ERIKSSON 1970 u. a..

Andererseits der verkürzte Zug (abbreviated migration) von Invasionsvögeln, deren Südgrenze sich nach vermehrungsreichen Jahren erheblich nach Süden

verschiebt (SCHÜZ 1971, OTTERLIND 1954, HANSSON & WALLIN 1958). Auch Ansiedlungen im Durchzugsgebiet nach partiellem Heimzug, wie er bei der Tannenmeise vielleicht die Regel ist, gehören hierher. Die Mehrzahl der Heimzugsfunde der in den Westalpen beringten Tannenmeisen weist nicht sehr weit nach NE (SCHERRER 1972).

Ungeachtet dessen müssen wir mehr als bisher an einen recht vollständigen Heimzug vieler Invasionsvogelarten in die Ausgangsgebiete denken. Sonst wäre die differenzierte Ausbildung zahlreicher Rassen beim Eichelhäher, wie auch bei den Meisen (HARTERT 1910) nicht zustande gekommen. Heute wissen wir, daß mitteleuropäische Tannenmeisen selbst die Brutgebiete der Nordafrikaner berühren (BERNDT & JÜRGENS 1977).

3.2 Der Einfluß auf die Populationen

An den beiden folgenden Beispielen wird gezeigt, wie der verspätete Heimzug zahlreicher Invasoren auf Populationen einwirken kann, die sich nach Massenvermehrungen durch Emigration reduziert hatten. Diese Fälle sind gleichzeitig bezeichnend dafür, wie der Faktor Heimzug in die Populationsdynamik eingreifen kann und wie er dabei die Voraussagbarkeit von Invasionen auf Grund von Brutdichte und -erfolg erschwert oder gar unmöglich macht.

3.2.1 Beim Eichelhäher

Unter Voraussetzung einer Brutreife nach zwei Jahren und der erwiesenen Teilnahme adulter Vögel (s. Abschn. 3.1) kamen die 1972 emigrierenden Alt- und Jungvögel weitgehend erst 1974 zur Brut; sie könnten die am Ort verbliebene Restpopulation so vergrößert haben, daß dadurch die „Zwischeninvasion“ des Jahres 1974 erklärt werden könnte (Tab. 1).

3.2.2 Bei der Tannenmeise

Ein beachtlicher Teil der Emigranten, die nach der Massenvermehrung 1974 ihr Brutgebiet verließen, wanderte zurück. Die Vögel füllten die zu Hause gebliebene Restpopulation oder bei verkürztem Zug Populationen des Durchzugsgebietes auf, die bereits Gelege, im Extremfall sogar schon flügge Junge hatten (2.2) LÖHRL (1974) ermittelte auf einer 250 m über NN gelegenen Versuchsfläche im Nordschwarzwald als spätesten Eiablagebeginn der ersten Brut die 1. Maidekade, auf einer knapp 1000 m hoch gelegenen Fläche im Südschwarzwald die letzte Maidekade. Starker Zug herrschte noch zu einem Zeitpunkt, wo selbst Tannenmeisen unserer Hochlagen mindestens Gelege hatten. Der überwiegende Teil der Heimzügler dürfte 1975 nicht mehr zur Brut geschritten sein. Trotzdem stellten sie als Altvögel mit geringer Sterblichkeitsquote einen nicht zu übersehenden Populationsbestandteil. Dieser war zusammen mit der am Ort verbliebenen Population trotz deren schlechtem Bruterfolg (2.2) so stark, daß es bereits im folgenden Herbst erneut zur Emigration — zur Zwischeninvasion — kam (Tab. 2.).

3.3 Zwischeninvasionen

Dieser schon in den Abschnitten 1, 2.1 und 3.2.2 verwendete Begriff wird für Invasionen vorgeschlagen, die offenbar wesentlich durch denjenigen Populationsanteil mitbeeinflußt werden, der von der vorigen Invasion (Emigration) heimgekehrt ist und somit zur dichtbedingten Emigration des zurückgebliebenen Bestandes führt; ohne diesen Anteil wäre erst in einem späteren Jahr nach weiterer Bestandsvermehrung die Emigration erfolgt.

Zusammenfassung

1. Die Arbeit will durch Deutung des Weg- und Heimzugs von Invasionsvögeln einen weiteren Beitrag zur Invasionstheorie leisten.
2. Der Eichelhäher *Garrulus glandarius* führt nach Invasionen einen zeitlich stark verzögerten (April-Juni), aber oft individuenstarken Heimzug aus. Die Tannenmeise *Parus ater* zieht nach Invasionen gewöhnlich nur in geringem Umfang heim. Der Höhepunkt liegt dann um die Monatswende März/April. Nach der sehr starken Invasion 1974 kam es zu kräftigem, aber stark verspätetem Heimzug, der sich bis Juni erstreckte.
3. Bei beiden Arten schließt später Heimzug einen Teil der Population von der Brut aus und hat damit eine Bestandsverminderung zur Folge. Die eigentliche Bestandsmin- derung ergibt sich also erst aus der Verbindung von zu geringen Invasionsverlusten mit dem durch verspäteten Heimzug erzielten Brutausschlag.
4. Die Auffüllung der zu Hause gebliebenen, rechtzeitig zum Brüten gekommenen Rest- population kann aber trotzdem zu einem verglichen mit dem normalen Turnus frü- heren Zeitpunkt zu einer erneuten Emigration führen: Beim Eichelhäher wurde nach einer Invasion mit starkem Heimzug bereits nach zwei Jahren wieder eine Emigration ausgelöst. Nach Invasionen ohne starken Heimzug lag der Intervall bei 4 — 5 Jahren. Bei der Tannenmeise kam es im selben Jahr des überdurchschnittlichen Heimzugs trotz schlechten Bruterfolgs zur erneuten Emigration.
5. Auch für den Heimzug von Invasionsvögeln wird ein maßgeblicher Einfluß des Dichteeffekts vermutet. Als wahrscheinlichste Ursache für den verspäteten Heimzug werden vermutet:
 - a. Schlechter Zustand infolge Nahrungsverknappung läßt die Vögel zu spät in Zug- disposition kommen.
 - b. Der bis ins Frühjahr anhaltende Dichte- bzw. Gedrängefaktor nach Großinvasio- nen wirkt sich verzögernd auf das Gonadenwachstum aus.
6. Der verspätete Heimzug wird als Regulationsmechanismus zusätzlich zu den Weg- zugs- und Winterverlusten wirksam.
7. Das Hängenbleiben, sogar Brüten von Invasionsvögeln im Winterquartier, der ver- kürzte Zug mit Ansiedlung südlich bis westlich der Arealgrenze und ebenso aber der Brutausschlag verspäteter Heimkehrer sind unterschiedliche, aber zusammenhängende Folgen des Invasionsvorgangs.
8. Die Auffüllung der Restpopulation durch verzögerten Zug verspäterer Heimkehrer kann zu eingeschalteten Zwischeninvasionen führen, die auf Grund der Brutdichte nicht voraussagbar sind.

Summary

Delayed return migration as a regulation mechanism following density-dependent invasions from observations of Jay *Garrulus glandarius* and Coal Tit *Parus ater*.

1. The study offers an explanation of the departure and return migration of invasion birds as a further contribution to the invasion theory.
2. Following invasions, the Jay *Garrulus glandarius* makes a very delayed (April-June) return, but which is often numerically strong. The Coal Tit *Parus ater* usually returns in insignificant numbers following an invasion. The peak is around the turn of the months March/April. Following the strong invasions in 1974 there was a vigorous but very delayed return in 1975, which lasted until June.
3. In both species a late return prevents part of the population from breeding and results in a decrease in the population. The actual decrease in population is thus caused primarily by the combination of too slight invasion losses and the breeding deficiency caused by late return.

4. The replenishment of the home population which is able to breed punctually, may even so cause a renewed emigration compared to the normal habits of an earlier period. In the case of Jay, following an invasion with a strong return movement, a renewed emigration was released after only 2 years. Following invasions without a strong return movement there was an interval of 4–5 years. In the case of Coal Tit, in spite of bad breeding results, there was a renewed emigration in the same year of the over-average return movement.
5. The decisive influence of the density effect on the return of the invasionists is assumed. The most probable causes of the delayed return movement are assumed to be
 - a. Weak condition due to food scarcity retards the migration urge.
 - b. The density and crowding factor following strong invasions, which continues into the Spring, has a delaying effect on the growth of the gonads.
6. The delayed return movement, in addition to the departure and winter losses, is an effective regulation mechanism.
7. The invasion movement shows different but consistent consequences. Invasionists remain and even breed in the winter quarters. An abbreviated migration with settlement south to west of the territory margin and the breeding failure of latecomers, are also further results.
8. The replenishment of the remaining population through the delayed migration of latecomers can lead to interim migration movements which cannot be anticipated on the strength of the breeding density.

Literatur

- BERNDT, R. & P. DANCKER (1958): Analyse der Wanderungen von *Garrulus glandarius* in Europa von 1947 bis 1957. Proc. Intern. Ornith. Congr. Helsinki XII: p. 97—109.
- BERNDT, R. & M. HENS (1967): Die Kohlmeise *Parus major* als Invasionsvogel. Vogelwarte 24: 17—37.
- BERNDT, R., & R. JÜRGENS (1977): Niedersächsische Tannenmeise *Parus ater* als Wintergast in Nordafrika. Vogelwarte 29: 65—66.
- BERTHOLD, P. (1971): Physiologie des Vogelzugs. In E. SCHÜZ: Grundriß der Vogelzugskunde, p. 257—299. Parey, Berlin & Hamburg.
- BUSCHE, G., P. BOHNSACK & R. K. BERNDT (1975): Invasionen in Schleswig-Holstein 1972/73. Corax 5: 114—126.
- CLEMENS, Th., & G. VAUK (1975): Untersuchungen zu Zug, Rast und Überwinterung der Kohlmeise (*Parus major*) auf Helgoland 1959—1973. Vogelwarte 28: 134—145.
- ERIKSSON, K. (1970): The invasion of *Sitta europaea asiatica* Gould into Fennoscandia in the winters of 1962/63 and 1963/64. Ann. Zool. Fennici 7: 121—140.
- GATTER, W. (1974): Analyse einer Invasion des Eichelhähers (*Garrulus glandarius*) 1972/73 am Randecker Maar (Schwäbische Alb). Vogelwarte 27: 278—289.
- GLUTZ, U. N., E. BEZZEL & K. BAUER (1972): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4 *Falconiformes*. Akad. Verlagsges. Frankfurt a. M.
- HANSSON, G. & L. WALLIN (1958): Invasionen av Sidensvans (*Bombycilla garrulus*). Vår Fågelvärld 17: 206—241.
- HARTERT, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna I. Berlin.
- JACOBY, H. (1966): Ringfunde der Tannenmeise (*Parus ater*). — Auspicium 2: 226—230.
- KEVE, A. (1969): Der Eichelhäher. Neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- LÖHRL, H. (1974): Die Tannenmeise. Neue Brehmbücherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- OTTERLIND, G. (1954): Flyttning och utbredning. Vår Fågelvärld 13: Sonderdruck p: 1—99.

- PUTZIG, P. (1938): Die Wanderungen des Eichelhäfers im Licht neuerer Ergebnisse. Schriften Phys. ökon. Ges. Königsberg 70: 189—216.
- RIEGEL, M. (1961): Auffallend starker Durchzug der Kohlmeise im Frühjahr 1960. Beitr. Naturk. Niedersachsen 14: 19—20.
- SCHERRER, B. (1972): Migration et autres types de déplacements de la mésange noire *Parus ater* en transit au Col de la Golèze. I. Terre et la Vie 1: 54—97.
- SCHÜZ, E. (1971): Grundriß der Vogelzugskunde. Parey, Berlin & Hamburg.
- SCHIFFERLI, A. (1969): Bericht der Schweizerischen Vogelwarte Sempach für die Jahre 1967 und 1968. Orn. Beob. 66: 173—223.
- — (ders. 1972): Bericht der Schweizerischen Vogelwarte Sempach für die Jahre 1969 und 1970. Orn. Beob. 69: 53—109.
- — (ders. 1973): Bericht der Schweizerischen Vogelwarte Sempach für die Jahre 1971 und 1972. Orn. Beob. 70: 203—226.

Anschrift des Verfassers:

Wulf G a t t e r , 7318 Lenningen-Schopfloch

(Eingegangen am 15. 10. 1976)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [23_1_1977](#)

Autor(en)/Author(s): Gatter Wulf

Artikel/Article: [Verspäteter Heimzug als ein Regulationsmechanismus bei dichteabhängigen Invasionen, nach Befunden an Eichelhäher Garrulus glandarius und Tannenmeise Parus ater 61-69](#)