

Ornithologische Verhandlungen

Band 25 – Heft 4

Orn. Verh. 25: 193–210

Untersuchungen zur Brutbiologie und Populationsdynamik höhlenbrütender Vögel bei ganzjährig verabreichter Zusatznahrung

Von **Martin Kraft**

Inhalt

| | |
|---|-----|
| 1. Einleitung | 194 |
| 2. Die Untersuchungsgebiete | 194 |
| 2.1 Die Versuchsfläche | 194 |
| 2.2 Die Kontrollfläche | 194 |
| 3. Material und Methoden | 194 |
| 3.1 Anbringen von Nistkästen zur Steigerung der Siedlungsdichte | 195 |
| 3.2 Einrichtung eines maximalen Futterplatzes | 195 |
| 3.3 Vogelfang und individuelle Markierung mit Farbringen | 195 |
| 3.4 Brutvogelbestandsaufnahme im Untersuchungs- und Kontrollgebiet in den Jahren 1982, 1983 und 1984 | 195 |
| 3.5 Revierkartierung der Kohlmeise im Untersuchungsgebiet | 195 |
| 4. Ergebnisse | 195 |
| 4.1 Vergleich des Höhlenbrüterbestandes zwischen dem Untersuchungs- und Kontrollgebiet in den Jahren 1980 bis 1984 | 195 |
| 4.2 Populationsentwicklung ausgewählter Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1989 | 197 |
| 4.3 Nistkastenbesatz | |
| 4.4 Brutdatenvergleich (Erstbruten) bei der Kohlmeise | 197 |
| 4.5 Durchschnittlicher Bruterfolg der Kohlmeise in Nistkästen | 198 |
| 4.6 Verhalten und Populationsdynamik juveniler Kohlmeisen nach dem Ausfliegen | 200 |
| 5. Diskussion | 202 |
| Zusammenfassung | 205 |
| Literatur | 206 |

1. Einleitung

Die Auswirkungen von ganzjährig angebotenen Futter auf die Siedlungsdichte und Territorialbiologie freilebender Vögel wurden in einer zusammenfassenden Arbeit bereits dargestellt (vgl. KRAFT 1988).

Noch nicht veröffentlicht wurden die Ergebnisse zur Bedeutung eines maximalen Nahrungsangebotes für die Brutbiologie und Populationsdynamik von Wildvögeln. Diese Resultate sollen in der vorliegenden Arbeit vorgestellt werden (vgl. auch KRAFT 1983 und 1986).

Die Untersuchungen wurden auch in diesem Falle primär an höhlenbrütenden Vögeln, insbesondere an der Kohlmeise *Parus major*, durchgeführt. Hinsichtlich ihrer speziellen Brutbiologie (Bruten in Nistkästen) stellt die Kohlmeise ein relativ einfaches Untersuchungsobjekt zur Klärung o. a. Fragen dar.

Positive Korrelationen zwischen nutzbarem Nahrungsangebot und der Populationsgröße bei Vögeln wurden in vielen Untersuchungen gefunden (z. B. NICE 1933, HOWARD 1935, KLÜPPER 1951, HINDE 1952, LACK 1954, 1955, 1964, 1966, TINBERGEN 1957, GIBB 1960, PERRINS 1965, 1970, WATSON & MOSS 1970, NEWTON et al. 1977, GRANT & GRANT 1980, DRENT & DAAN 1980, SMITH et al.

1980, REMMERT 1980, KRAFT 1983, 1986 und 1988, ARCESE & SMITH 1988, CLAMENS & ISENMANN 1989 u. a.).

Versuche zur Bedeutung von Zusatzfutter für die Brutbiologie und Populationsdynamik von freilebenden Vögeln sind nach wie vor relativ selten (z. B. KREBS 1971, KÄLLANDER 1974, 1981, YOM-TOV 1974, ELZANOWSKI 1979, VAN BALEN 1980, BRÖMSEN & JANSSON 1980, SMITH et al. 1980, JANSSON, EKMAN & BRÖMSEN 1981, WIEHE 1981, ENOKSSON & NILSSON 1983, KRAFT 1983, 1986, SCHMIDT & WOLFF 1985, ARCESE & SMITH 1988, CLAMENS & ISENMANN 1989).

An dieser Stelle sei nochmals darauf hingewiesen, daß die meisten dieser Zufütterungsversuche im Winter vor oder nach und während der Brutsaison durchgeführt wurden. Bei der vorliegenden Untersuchung hingegen wurde über viele Jahre hinweg zusätzliche Nahrung angeboten (vgl. KRAFT 1983, 1986 und 1988). Neben den gravierenden Veränderungen innerhalb der Siedlungsdichte und Territorialbiologie bei Höhlenbrütern, konnte auch eine entscheidende, durch das Zusatzfutter bedingte, Manipulation der Brutbiologie und Populationsdynamik nachgewiesen werden.

2. Die Untersuchungsgebiete

2.1 Die Versuchsfläche

In der Nähe des Fachbereichs Biologie der Philipps-Universität Marburg/Lahnberge befindet sich ein Eichen-Buchen-Mischwald mit eingestreuten Fichten und anderen Bäumen. Freiflächen sowie natürliche und künstliche Gewässer sind ebenfalls zu finden. In diesem 19 ha großen Gebiet wurde ganzjährig Zusatzfutter angeboten.

2.2 Die Kontrollfläche

Auch sie setzt sich im wesentlichen aus einem Buchen-Eichen-Mischwald zusammen, ist ebenso 19 ha groß und ähnlich strukturiert wie das Gebiet mit Zusatzfutter. Im Kontrollgebiet wurde nicht zugefüttert. Nähere Angaben zu den Untersuchungsgebieten bei KRAFT (1988).

3. Material und Methoden

An dieser Stelle sei nur stichpunktartig auf Material und Methodik eingegangen (aus-

föhrliche Darstellung in KRAFT 1986 und 1988).

3.1 Anbringen von Nistkästen zur Steigerung der Siedlungsdichte

Zur Wahrung von einigermaßen natürlichen Verhältnissen wurden im Untersuchungsgebiet nur 18 bzw. 29, im Kontrollgebiet 21 Holz- und Holzbetonnistkästen angebracht.

3.2 Einrichtung eines maximalen Futterplatzes

Anfang März 1982 wurde im Zentrum des Untersuchungsgebietes eine Futterstelle eingerichtet. Bis Mitte Juni 1988 wurde kontinuierlich eine Fettfuttermischung dargeboten. Um Nahrungslücken zu vermeiden, wurde der Futterverbrauch ständig kontrolliert und bei Bedarf wurde Futter nachgefüllt.

3.3 Vogelfang und individuelle Markierung mit Farbringen

Mit Hilfe von Japannetzen wurden im Untersuchungsgebiet insgesamt 594 Vögel gefangen und farblich beringt. Im Kontrollgebiet 73 (meist Jungvögel in Nistkästen).

3.4 Brutvogelbestandsaufnahme im Untersuchungs- und Kontrollgebiet in den Jahren 1982, 1983 und 1984

Zur Erfassung des Brutvogelbestandes wurden alle singenden Männchen registriert, kartiert und deren Abundanz (Rev./10 ha) ermittelt.

Zum Vogelfang und zur Brutvogelbestandsaufnahme wurde den Empfehlungen von SCHÜZ (1948), SUNKEL (1961, 1971), DIERCKSEN & HÖNER (1963), PUCHSTEIN (1970), WAGNER (1975), BUB & OELKE (1980) Folge geleistet.

3.5 Revierkartierung der Kohl- meise (*Parus major*) im Unter- suchungsgebiet

Während der jeweiligen Brutsaison wurden alle markanten Gesangswarten beringter Kohlmeisenmännchen auf einer großmaßstäblichen Karte (1: 2000) eingetragen und die äußeren Singwarten miteinander verbunden, so daß es möglich war, die genauen Revierstrukturierungen, intra- und interspezifische Überlappungen und Flächengrößen zu ermitteln.

Nähere Angaben zu Material und Methoden s. KRAFT (1986 und 1988).

4. Ergebnisse

4.1 Vergleich des Höhlen- brüterbestandes zwischen dem Unter- suchungs- und Kontroll- gebiet in den Jahren 1980 bis 1984

Um die Populationsentwicklung höhlenbrütender Vögel, die mehr oder minder regelmäßig vom Zusatzfutter Gebrauch

machten, darzustellen, sind in der folgenden Tabelle die Abundanzen von 1980 bis 1984 dargestellt. Für die Untersuchungsgebiete standen dabei auch Daten früherer Revierkartierungen (1980 und 1981) zur Verfügung, wodurch die Bedeutung des Zusatzfutters (ab März 1982) im Versuchsgebiet auf die Populationsdynamik noch deutlicher wird (vgl. KRAFT 1986 und 1988).

Erläuterungen zu Tabelle 1:

Der Vergleich der vorliegenden Daten zeigt in besonderem Maße den deutlichen Abundanzanstieg bei Buntspecht *Picoides major*, Kohlmeise *Parus major*, Feldsperling *Passer montanus* und Star *Sturnus vulgaris* im Untersuchungsgebiet

mit Zusatzfutter, während sich bei denselben Arten im Kontrollgebiet (keine Fütterung) eher konstante Verhältnisse widerspiegeln. Insgesamt sind dort Abundanz und Populationsdynamik auffallend geringer.

Tab. 1: Revieranzahlen der wichtigsten Höhlenbrüter

| | Untersuchungsgebiet | | | | | Kontrollgebiet | | | | |
|--------------------------|---------------------|------|------|------|------|----------------|------|------|------|------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 |
| <i>Picus canus</i> | 01 | 01 | 01 | 02 | 02 | | | | | |
| <i>Picoides major</i> | 01 | | 01 | 01 | 06 | 01 | | 01 | 01 | 01 |
| <i>Parus major</i> | 05 | 03 | 06 | 22 | 29 | 10 | 05 | 08 | 13 | 12 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 03 | 03 | 02 | 05 | 06 | 04 | 03 | 02 | 03 | 04 |
| <i>Parus palustris</i> | 02 | | 01 | 03 | 04 | 01 | | 01 | 01 | 01 |
| <i>Sitta europaea</i> | 01 | 01 | 02 | 02 | 03 | 04 | 02 | 02 | 04 | 02 |
| <i>Passer domesticus</i> | 05 | 02 | 04 | 06 | 09 | 05 | 02 | 04 | 02 | 06 |
| <i>Passer montanus</i> | | 01 | | 09 | 11 | | | | | |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 03 | 01 | 03 | 05 | 06 | 01 | | 01 | | 01 |
| Summe Arten | 08 | 07 | 08 | 09 | 09 | 07 | 04 | 07 | 06 | 07 |
| Summe Reviere | 21 | 12 | 20 | 55 | 76 | 26 | 12 | 19 | 24 | 27 |
| Abundanz (Rev./10 ha) | 11,1 | 6,3 | 10,5 | 28,9 | 40,0 | 13,7 | 6,3 | 10,0 | 12,6 | 14,2 |

Erläuterungen zu Tabelle 2:

Die Revieranzahlen ausgewählter Höhlenbrüter (Arten, die regelmäßig vom Zusatzfutter Gebrauch machen), zeigen insbesondere bei Buntspecht, Kohl- und Sumpfmeise, Kleiber, Haus- und Feldsperling einen deutlichen Rückgang seit Einstellung der Fütterungsergebnisse im Juni 1988. Dieser Bestandsrückgang ist nicht nur auf die Dichtekompensation durch Beutegreifer (KRAFT in Vorbereitung), sondern offensichtlich auch auf den Wegfall der optimalen Nahrungsquelle zurückzuführen. Besonders gravierend sind die Einbußen bei der Kohlmeise, also bei demjenigen Vogel, der ohnehin

die Zusatzressource am meisten nutzte. Mit einer Anzahl von nur 9 Revieren hat sie beinahe den Häufigkeitsstatus erreicht, wie vor den Fütterungsversuchen. Das gleiche gilt auch für den Feldsperling. Diese Ergebnisse machen den Haupteinfluß des Zusatzfutters auf die Populationsdichte und deren Entwicklung in auffälliger Weise deutlich. Andere Faktoren (wie Naturhöhlen- und Nistkastenangebot, Witterungsverhältnisse, Konkurrenz etc.), scheinen zumindest bei den beschriebenen Höhlenbrütern eine untergeordnete Rolle zu spielen.

Tab. 2: Revieranzahlen ausgewählter Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1989

| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 |
|--------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Picus canus</i> | 01 | 01 | 01 | 02 | 02 | 01 | 01 | 02 | 01 | 02 |
| <i>Picoides major</i> | 01 | | 01 | 01 | 06 | 06 | 05 | 05 | 02 | 03 |
| <i>Parus major</i> | 05 | 03 | 06 | 22 | 29 | 31 | 25 | 24 | 14 | 09 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 03 | 03 | 02 | 05 | 06 | 07 | 04 | 08 | 05 | 08 |
| <i>Parus palustris</i> | 02 | | 01 | 03 | 04 | 02 | 02 | 01 | 01 | 01 |
| <i>Sitta europaea</i> | 01 | 01 | 02 | 02 | 03 | 01 | 02 | 04 | 03 | 01 |
| <i>Passer domesticus</i> | 05 | 02 | 04 | 06 | 09 | 05 | 05 | 05 | 02 | 01 |
| <i>Passer montanus</i> | | 01 | | 09 | 11 | 11 | 08 | 07 | 03 | 01 |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 03 | 01 | 03 | 05 | 06 | 07 | 07 | 08 | 07 | 08 |
| Summe Arten | 08 | 07 | 08 | 09 | 09 | 09 | 09 | 09 | 09 | 09 |
| Summe Reviere | 21 | 12 | 20 | 55 | 76 | 71 | 59 | 64 | 38 | 34 |
| Abundanz (Rev./10 ha) | 11,1 | 6,3 | 10,5 | 28,9 | 40,0 | 37,4 | 31,1 | 33,7 | 20,0 | 17,9 |

4.2 Populationsentwicklung ausgewählter Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet von 1980 bis 1989

Im Kontrollgebiet fanden nur bis 1984 Revierkartierungen statt, so daß im folgenden auch nur die Populationsentwicklungen ausgewählter Höhlenbrüter im Gebiet mit Zusatzfutter dargestellt ist. Um die spezielle Sukzession des Höhlenbrüterbestandes besser verstehen zu können, sei abermals darauf hingewiesen, daß die ganzjährige Fütterung Anfang März 1987 begann und Mitte Juni 1988 endete. Die Beurteilung der Abundanzentwicklung vor, während und nach den Fütterungsversuchen wird somit gut ermöglicht.

4.3 Nistkastenbesatz

Von 1982 bis 1984 wurden im Untersuchungsgebiet regelmäßig Nistkastenkontrollen zur Ermittlung der Brutdaten durchgeführt. Im Kontrollgebiet fanden brutbiologische Untersuchungen nur in den Jahren 1983 und 1984 statt, so daß nur diese beiden Jahre mit den Daten des Untersuchungsgebietes verglichen werden können.

Im Gebiet mit Zusatzfutter stieg der Nistkastenbesatz von 44 % 1982 auf 100 % in den beiden Folgejahren an. Auch der erfolgreiche Nistkastenbesatz (= Nistkä-

sten, aus denen Jungvögel ausflogen) stieg von 1982 27,8 % fast um das Dreifache im Jahre 1983. 1984 ging der Besatz wieder um 3,4 % Punkte zurück, was auf den hohen Anteil ausgeräuberter Jungvögel zurückging (KRAFT in Vorber.). Im Kontrollgebiet lagen die Prozentwerte sowohl für den Besatz wie auch für den erfolgreichen Besatz deutlich unter denen des Untersuchungsgebietes. In beiden Untersuchungsjahren blieben die Werte im Kontrollgebiet konstant.

Obwohl 1982 im Untersuchungsgebiet 11 Nistkästen weniger zur Verfügung standen, ist der Anstieg der besetzten Nistkästen sehr eindeutig. Die im Jahre 1982 nicht benutzten Nistkästen wurden in den Folgejahren allesamt benutzt, was sicherlich mit dem optimalen Nahrungsangebot in Zusammenhang gebracht werden muß (vgl. Tab. 3).

In Gebieten mit wenig Nistmöglichkeiten sind Siedlungsdichtesteigerungen durch Aufhängen von Nistkästen seit langem bekannt. Berlepschs Untersuchungen (s. PFEIFER 1953) waren hierbei richtungsweisend.

4.4 Brutdatenvergleich (Erstbruten) bei der Kohlmeise

Beim Vergleich der Erstbrutdaten zeigte sich im Untersuchungsgebiet eine Verschiebung des Legebeginns von 1982 bis

Tab. 3: Nistkastenbesatz

| | Untersuchungsgebiet | | | Kontrollgebiet | |
|---------------------------|---------------------|-------|-------|----------------|------|
| | 1982 | 1983 | 1984 | 1983 | 1984 |
| Zahl der Nistkästen | 18 | 29 | 29 | 21 | 21 |
| besetzt | 8 | 29 | 29 | 16 | 16 |
| unbesetzt | 10 | 0 | 0 | 5 | 5 |
| Besatz in % | 44,4 | 100,0 | 100,0 | 76,2 | 76,2 |
| erfolgreicher Besatz in % | 27,8 | 79,3 | 75,9 | 47,6 | 47,6 |

1984 um durchschnittlich 2 Tage, während er im Kontrollgebiet in den Jahren 1983 und 1984 im Schnitt konstant blieb. Dies ergab 1984 einen durchschnittlich 3 Tage späteren Legebeginn als im Gebiet mit Zusatzfutter. Auch die durchschnittliche Brutdauer war im Untersuchungsgebiet 1984 einen Tag kürzer als 1982, im Kontrollgebiet hingegen stieg die Brutdauer 1983 nach 1984 leicht an. Noch deutlicher waren die Unterschiede bei der durchschnittlichen Nestlingszeit, die im Zufütterungsgebiet 1984 bereits 1,3 Tage kürzer war als 1982. Im Kontrollgebiet stieg die durchschnittliche Nestlingszeit in den beiden Untersuchungsjahren um 2,2 Tage an und war damit 3,3 Tage länger als im selben Jahr (1984) im Untersuchungsgebiet (s. auch Tabelle 4). Mit ansteigender Zahl der Bruten nahm zwar die durchschnittliche Eizahl im Untersuchungsgebiet leicht ab, aber dennoch legten die Kohlmeisen hier im Schnitt 0,5 Eier mehr (1984) als im Gebiet ohne Zusatzfutter. Auf die sehr differierenden Mortalitätsverhältnisse wird in einer späteren Publikation noch eingegangen (KRAFT in Vorbereitung). An dieser Stelle sei nur kurz erwähnt, daß die Nestlingsmortalität „normal“ toter, also verhungertes, unterkühlter oder sonstwie eingegangener Jungvögel, im Untersuchungsgebiet von 1982 bis 1984 deutlich abnahm, während die differentielle („nor-

male“) Mortalität (vgl. NEUB 1979) im Kontrollgebiet eine wesentlich bedeutendere Rolle spielte. Im Untersuchungsgebiet nahm jedoch die durch Beutegreifer (Waschbär, Steinmarder, Mauswiesel, Eichhörnchen, Wald- und Gelbhalsmaus sowie Sperber und Buntspecht) bedingte Mortalität im Laufe der Untersuchungszeit auffallend zu.

4.5 Durchschnittlicher Bruterfolg der Kohlmeise in Nistkästen

Im Zufütterungsgebiet sank der Bruterfolg der Kohlmeise von durchschnittlich 7,3 flüggen Jungvögeln im Jahr 1982 auf 4,5 im Jahr 1984. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß ein Großteil der halbwüchsigen Jungen im Jahr 1984 durch Beutegreifer gefressen wurde. Würde man bei allen ausgeraubten Jungmeisen, die sich vorher in einer sehr guten körperlichen Konstitution befanden, von einer Nichtausraubung, also auch einem Flüggewerden ausgehen, so läge der Bruterfolg im Jahr 1984 bei durchschnittlich 6,8 Jungvögeln pro Brutpaar und wäre damit höher als im Jahr 1983 gewesen.

Im Kontrollgebiet blieb die durchschnittliche Anzahl flügger Jungmeisen nahezu konstant, lag aber deutlich unter der Zahl

Tab. 4: Brutdatenvergleich (Erstbruten) bei der Kohlmeise (*P. major*)

| | Untersuchungsgebiet | | | Kontrollgebiet | |
|-------------------------------|---------------------|--------|--------|----------------|--------|
| | 1982 | 1983 | 1984 | 1983 | 1984 |
| Ø Legebeginn | 29. 4. | 28. 4. | 27. 4. | 30. 4. | 30. 4. |
| Ø Eizahl | 9 | 9,1 | 8,4 | 6,5 | 7,9 |
| Ø Brutdauer (Tage) | 14,3 | 13,7 | 13,3 | 14,9 | 15,2 |
| Ø Nestlingszeit (Tage) | 18,3 | 17,2 | 17,0 | 18,1 | 20,3 |
| Ø Zahl geschlüpfter Jungvögel | 7,9 | 7,3 | 6,8 | 5,3 | 4,3 |
| Zahl der Bruten | 6 | 12 | 17 | 11 | 8 |

Tab. 5: Durchschnittliche Anzahl flügger Kohlmeisen pro Brutdauer (= Bruterfolg) in Nistkästen

| | Gesamtzahl der Bruten | | | Erstbruten | | | Ersatzbruten | | | Zweitbruten | | |
|---------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------|------------------------|------------------------|-------------|------------------------|------|
| | 1982 | 1983 | 1984 | 1982 | 1983 | 1984 | 1982 | 1983 | 1984 | 1982 | 1983 | 1984 |
| Untersuchungsgebiet | n = 6 $\bar{x}=7,3$ | n = 14 $\bar{x}=5,9$ | n = 21 $\bar{x}=4,5$ | n = 6 $\bar{x}=7,3$ | n = 12 $\bar{x}=6,1$ | n = 17 $\bar{x}=4,1$ | | n = 1 $\bar{x}=5,0$ | n = 4 $\bar{x}=6,0$ | | n = 1 $\bar{x}=4,0$ | |
| Kontrollgebiet | | n=13 $\bar{x}=2,2$ | n=11 $\bar{x}=2,3$ | | n=11 $\bar{x}=2,3$ | n=8 $\bar{x}=1,9$ | | n=1 $\bar{x}=3,0$ | n=3 $\bar{x}=3,3$ | | n=1 $\bar{x}=0,0$ | |

des Untersuchungsgebietes. In beiden Gebieten wurden nur wenig Ersatzbruten und jeweils 1983 nur eine Zweitbrut durchgeführt, wobei der Bruterfolg auch bei Ersatz- und Zweitbruten im Gebiet mit Zusatzfutter erheblich höher war als auf der Kontrollfläche.

Der Anteil der Ersatzbruten an den aufgegebenen Erstbruten lag im Untersuchungsgebiet in beiden Jahren, in denen überhaupt Ersatzbruten getätigt wurden, bei 100%. Im Gebiet ohne Zusatznahrung machten die anteilmäßigen Ersatzbruten 1983 25% und 1984 37,5% aus.

Die Bereitschaft der Kohlmeisen, bei gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut anzuschließen, war nur im Kontrollgebiet unterschiedlich groß (vgl. EINLOFT-ACHENBACH & SCHMIDT 1984). Zweitbruten in Nistkästen konnten in beiden Gebieten nur 1983 festgestellt werden.

Auf die Schwierigkeiten, die bei der exakten Ermittlung von Zweitbruten auftreten können, hat bereits LÖHRL (1970 und 1980) hingewiesen. WILHELM (1982) ermittelte bei seinen Untersuchungen keine Zweitbruten auf den Marburger Lahnbergen. Bei der vorliegenden Arbeit lag der Anteil der Zweitbruten an allen erfolgreichen Erstbruten im Untersuchungsgebiet bei 8,3 %, im Kontrollgebiet bei 7,7 %. Jungvögel flogen aber nur im Gebiet mit Zusatzfutter aus, während sie im Kontrollgebiet offensichtlich verhungert waren (vgl. NEUB 1979, EINLOFT-ACHENBACH & SCHMIDT 1984).

Die Nistkastenzweitbrut, die 1983 im Untersuchungsgebiet getätigt wurde, war ca. 160 m vom ersten Brutplatz entfernt, wobei die Meisen ein Nistgerät aussuchten, welches deutlich näher an der Futterstelle lag. Als mittlere Entfernungen der Zweitbruten zu den Erstbruten werden in der Literatur u. a. folgende Werte für die Kohlmeise angegeben: 750 m (v. HAARTMAN 1969), 625 m (KLUYVER 1951), 132 m (KIZIROGLU 1982) und 76,9 m (WINKEL 1975).

Im Jahr 1984 konnten im Zufütterungsgebiet insgesamt 5 Kohlmeisenpaare registriert werden, die im Juli/August noch Junge führten. 3 Paare ließen sich aufgrund der individuellen Markierungen leicht als vorher erfolgreiche Erstbrüter in Nistkästen ermitteln, so daß ein erneutes Führen von Jungmeisen auf mindestens 3 Zweitbruten schließen ließ. Die nachgewiesenen 5 Zweitbruten wurden wohl alle in Naturhöhlen getätigt.

Bei zwei Paaren konnte jedoch nicht mit Bestimmtheit angenommen werden, daß es sich um Zweitbruten und keine Ersatzbruten handelte (vgl. auch LÖHRL 1980).

Somit wurden im Untersuchungsgebiet 1984 mindestens 3, höchstens jedoch 5 Zweitbruten in Naturhöhlen durchgeführt, was einem Anteil der Zweitbruten an den erfolgreichen Erstbruten von 17,6 bzw. 26,3 % entsprach.

Im Gebiet ohne zusätzlich verabreichtes Futter wurden weder in Nistkästen, noch in Naturhöhlen einwandfrei nachweisbare Zweitbruten durchgeführt.

4.6 Verhalten und Populationsdynamik juveniler Kohlmeisen nach dem Ausfliegen

Junge Kohlmeisen bilden schon bald nach dem Flüggewerden lockere Trupps mit den Jungen anderer Brutten (HINDE 1952). Wenige Wochen später werden die Jungvögel von den Adulten aus den Brutgebieten vertrieben und emigrieren. Oft sind sie dann an kilometerweit entfernten Stellen wiederzufinden (HINDE 1952).

Nach DHONDT (1979) fallen die Hauptabwanderungen der Jungvögel in zwei Perioden, einmal 1 bis 1,5 Monate nach dem Flüggewerden, zum anderen Anfang September. SCHMIDT (mündl.) meint, daß im Oktober nochmals eine stärkere Abwanderung stattfindet. Junge weibliche Kohlmeisen scheinen dabei einen größeren Wander- und Emigrationstrieb zu besitzen als juvenile Männchen (DHONDT & HUBLÉ 1968, DHONDT 1979, WINKEL 1981). Offenbar wird das Emigrieren der Kohlmeisen sehr stark vom Nahrungsangebot beeinflusst. Die nach HINDE (1952) dafür verantwortliche Populationsdichte scheint aber nur bei nicht ausreichender Nahrung ein wesentlicher Faktor zu sein (vgl. KRAFT 1983). Dichteabhängige Invasionswanderungen bei Kohlmeisen wurden in den Untersuchungen von KLUYVER (1951), VAUK (1959), LACK (1964), PERRINS (1965), BERNDT & HENSS (1967), BERNDT & WINKEL (1974), LUCAN & SCHUMANN (1982) festgestellt.

Eine Dispersion ist notwendig, um den Genfluß aufrecht zu erhalten. Je weiter die Dispersion, je stärker also der Genfluß ist, um so weniger geografische Rassen werden ausgebildet (BERNDT & STERNBERG 1969).

Wie sehr sich der Faktor Nahrung auf das Wanderverhalten auswirkt, konnten BERNDT (1941 und 1949), GIBB (1950), BERNDT & WINKEL (1979) u. a. bei Untersuchungen über den Einfluß strenger Winter und somit weniger vorhandener Nahrung nachweisen. GIBB (1950) stellte erhebliche Abwanderungstendenzen fest.

Ist der Faktor Nahrung nicht limitiert, so wirkt sich dies deutlich auf die Altersstruktur der Kohlmeisen aus, in dem der Anteil ortstreuer Jungvögel am Ende eines Jahres bzw. im nächsten Frühjahr sehr hoch ist (KRAFT 1983, 1986, 1988). Im Dezember 1982 wurden am Futterhaus 53 beringte Kohlmeisen festgestellt, wobei es sich bei 71,7 % um diesjährige Jungvögel handelte (vgl. KRAFT 1988), davon waren wiederum 65 % männlichen und 35 % weiblichen Geschlechts. Am Ende des Jahres 1983 wurden von allen beobachteten beringten Kohlmeisen 43,6 % juvenile und 56,4 % adulte an der Futterstelle festgestellt. Dabei lag der Anteil der Jungmännchen mit 60 % wiederum deutlich über dem der jungen Weibchen mit 40 %. Von insgesamt 294 beringten Kohlmeisen (adulte und juvenile) konnten im Dezember 1984 immerhin noch mindestens 127 (= 43,2 %) am Futterplatz beobachtet werden (vgl. KRAFT 1986, 1988). Davon waren fast die Hälfte diesjährige Jungvögel (48,8 %) mit einem Anteil von 56 % Männchen und 44 % Weibchen. Diesjährige Jungvögel, die am jeweiligen Jahresende noch im Gebiet mit Zusatzfutter anwesend waren, machten 1982 76 %, 1983 32,4 % und 1984 sogar 95,4 % aus (vgl. Abb. 1). Nicht alle beringten juvenilen Kohlmeisen konnten direkt an der Futterstelle nachgewiesen werden, welches aber einen Besuch an derselben nicht ausschließt. Dieses Faktum scheint im wesentlichen vom nicht limitierten Nahrungsangebot abhängig zu sein. ZANG (1982) ermittelte im Harz einen weiblichen Altvogelanteil von 61 %, SCHMIDT (1979) konnte bei Schlüchtern (Hessen) 51 % Altvögel registrieren. Diese, ebenfalls recht niedrigen Altvogelanteile, sind wohl im wesentlichen auf Laubwaldgebiete beschränkt (vgl. SCHMIDT 1979, ZANG 1982), während der Anteil der Altvögel in Nadelwäldern deutlich ansteigt (ZANG 1982), was mit der unterschiedlichen „Ansiedlungsattraktivität“ für Jungvögel in diesem Pessimalbiotop zu erklären ist (SCHMIDT 1979). Nach DHONDT (1979) überleben in

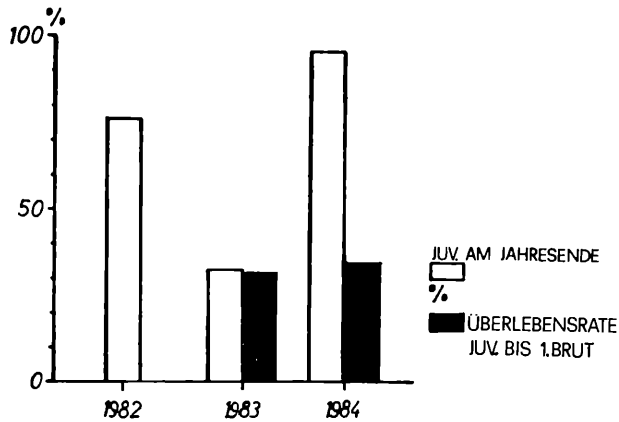


Abb. 1

Holland und Belgien 15 % der Jungen vom Ausfliegen bis zum ersten Brüten. PERRINS (1979) ermittelte in England mit 22 % deutlich mehr. Bei den vorliegenden Untersuchungen überlebten im Gebiet mit zusätzlichem Futter vom Schlüpfen bis zur ersten Brut im Jahr 1983 32 % aller Jungvögel, 1984 waren es sogar 34,3 % (s. auch Abb. 1). Diese prozentualen Werte liegen somit erheblich über den in Holland/Belgien und England ermittelten (vgl. DHONDT 1979, PERRINS 1979).

Durch die ansteigende Prozentzahl der jungen Weibchen von 1982 35 auf 44 im Jahre 1984 (Abb. 2) scheint sich ein unbegrenztes, also optimales Nahrungsangebot,

negativ auf das Emigrationsverhalten derselben auszuwirken (vgl. hierzu DHONDT & HUBLÉ 1968, DHONDT 1979, WINKEL 1981). Das stets verfügbare Zusatzfutter erhöhte demnach die Ansiedlungsbereitschaft sowohl für junge Männchen, als auch für juvenile Weibchen, deren Überlebensrate, die im allgemeinen niedriger liegt als die der jungen Männchen (vgl. CURIO & REGELMANN 1982), sich ebenfalls deutlich verbesserte.

Nach CURIO & REGELMANN (1982) und CURIO (1983) gibt es viele Hinweise darauf, daß Fortpflanzung Überleben kostet. Diese Überlebenschancen werden aufgrund eines nicht limitierten Nahrungsangebotes be-

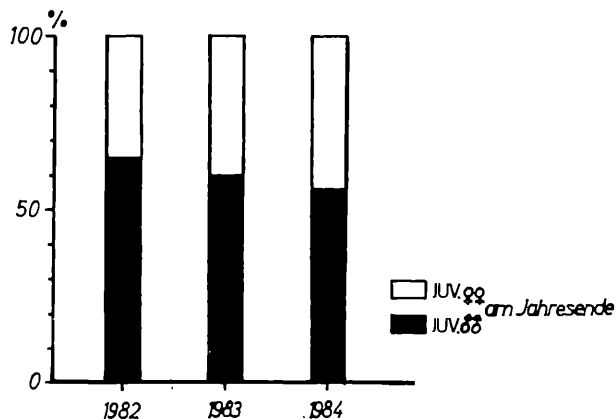


Abb. 2

deutend gesteigert. Mindestens 18 % der Jungvögel müssen überleben, um eine stabile Population zu sichern (ORELL & OJANEN 1983).

Die relativ hohe Anzahl verbliebener Jungvögel im Gebiet mit Zusatzfutter und die damit erhebliche Geburtsortstreuung so-

wie die Brutortstreuung der Altvögel waren maßgeblicher Faktor der durch das maximale Nahrungsangebot bedingten Populationsdynamik (KRAFT in Vorber.).

Im Kontrollgebiet (ohne Zusatzfutter) hingegen siedelten sich von den markierten jungen Kohlmeisen keine im Gebiet an!

5. Diskussion

Ganz entscheidend wirkte sich das jährlich angebotene Zusatzfutter auf Brutbiologie und Populationsdynamik, insbesondere der Kohlmeise, aus.

JONES (1970) in von BRÖMSEN & JANSSON (1980) bezeichnet das Nahrungsangebot als unmittelbaren Regulationsfaktor während der Brutsaison der Kohlmeisen (vgl. auch LACK 1954). Sobald das Nahrungsangebot im Frühling in ausreichender Dichte vorhanden ist, um eine Produktion von Eiern zu gewährleisten, beginnen Vögel mit dem Brüten (PERRINS 1970), so daß in Waldgebieten die Nestlingsperiode in die Zeit des höchsten Nahrungsangebotes fällt (GIBB 1950, PERRINS 1979). Beim Vergleich der Brutbiologie von Höhlenbrütern städtischer und stadtferner Biotope konnten SCHMIDT & STEINBACH (1983) im Frankfurter und Schlüchtener Raum in den städtischen Biotopen mit ungünstigeren Nahrungsbedingungen einen deutlich geringeren Brutefolg nachweisen.

Schlechte Nahrungsvoraussetzungen können im natürlichen Falle durch ungünstige Witterungsverhältnisse hervorgerufen werden, die von Vögeln zur Überwindung dieses Energieengpasses mit Legepausen beantwortet werden (z. B. KLUYVER 1951, WINKEL 1970, WINKEL & WINKEL 1974, SCHMIDT & HAMANN 1983). Neben dem Nahrungsangebot können auch andere Faktoren wie: endogene Periodik, genetische Variabilität, Temperatureinflüsse, Niederschläge, Tageslängenveränderungen, selbst die Verfügbarkeit von Nistkästen, weiterhin Paarbindung und Alter der

Vögel die Eiablage beeinflussen (vgl. MARSHALL 1949, KLUYVER 1951, LÖHRL 1957, DUDERSTADT 1964, PERRINS 1965, 1970, COULSON 1966, DHONDT 1970, BERNDT & WINKEL 1971, IMMELMANN 1971, VAN BALEN 1973, VAN NOORDWIJK et al. 1981, a, b, SCHMIDT 1984, BLONDEL 1985, GWINNER et al. 1987 u. a.).

Einen größeren Einfluß auf den Legebeginn als o. a. Faktoren mißt SCHMIDT (1984) den Frühjahrstemperaturen bei seinen Untersuchungen über eine Höhlenbrüterpopulation im Raum Schlüchtern (Hessen) bei.

Im natürlichen Falle können Meisen ein hohes Nahrungsangebot in Laubwäldern nur über einen relativ kurzen Zeitraum nutzen (GIBB 1950).

Ist ein gutes Nahrungsangebot das ganze Jahr über reichlich vorhanden, z. B. durch zusätzliche Fütterung, so wird diese Ressource über einen längeren Zeitraum verfügbar und vor allem von Kohlmeisen genutzt (KRAFT 1983, 1986, 1987, 1988).

Welch großen Einfluß die Zusatzfutterquelle auf die Brutbiologie von Höhlenbrütern hatte, wird zunächst durch die Beurteilung des prozentualen Nistkastenbesatzes im Versuchs- und Kontrollgebiet deutlich. Der 100%ige Besatz sowie der erheblich höhere erfolgreiche Besatz der Nistkästen im Gebiet mit Zusatzfutter als im ähnlich strukturierten Kontrollgebiet verwundert um so mehr, als im Untersuchungsgebiet ein enorm großes Naturhöhlenangebot vorhanden war (s. auch WILHELMI 1982). Der Vergleich der brut-

biologischen Daten zwischen dem Gebiet mit zusätzlichem Futter und der Kontrollfläche zeigt eine geringe Vorverschiebung des durchschnittlichen Legebeginns von 1982 bis 1984. Die mittlere Temperatur im April ergab in diesen Jahren nur geringfügige Differenzen (vgl. NICOLAI 1985), so daß ein Einfluß der Temperatur nur unbedeutend sein dürfte.

Schwankungen im Legebeginn kommen in mehr oder minder starkem Maße auch unter natürlichen Bedingungen vor (s. SCHMIDT 1984). Im Kontrollgebiet blieb der durchschnittliche Legebeginn in den beiden Untersuchungsjahren 1983 und 1984 konstant, lag aber um 2 bzw. 3 Tage (1984) später als auf der Versuchsfläche. Viel gravierender werden die Unterschiede, wenn nur die Kohlmeisen berücksichtigt werden, die nahe der Futterstelle im Untersuchungsgebiet nisteten. In diesen Fällen lag der durchschnittliche Legebeginn im Vergleich zum Kontrollgebiet 1983 um 8 Tage, 1984 bereits um 15 Tage früher. Innerhalb des Gebietes mit Zusatzfutter konnte bei 3 Kohlmeisenpaaren, die nahe der Futterstelle nisteten, eine Vorverschiebung des Legebeginns von 1983 nach 1984 um 9, 12 und 19 Tage festgestellt werden. KÄLLANDER (1974) und YOM-TOV (1974) konnten bei Kohlmeisen bzw. Rabenkrähen durchschnittlich 5 Tage frühere Eiablagetermine durch zusätzliches Futter nachweisen. Zu ähnlichen Resultaten kamen von BRÖMSEN & JANSSON (1980) bei Hauben- und Weidenmeisen (*Parus cristatus* und *Parus montanus*). CLAMENS & ISENMANN (1989) ermittelten bei Blaumeisen durchschnittlich 6 Tage (1986) und 5 Tage (1987) frühere Legetermine durch Zusatzfutter in mediterranen Habitaten. Bei Kohlmeisen hingegen konnten sie keinen Effekt nachweisen. Ebenfalls keine Beeinflussung der Eiablagetermine durch verabreichtes Futter wiesen KREBS (1971) bei Tannenmeisen *Parus ater* und JONES (1973) bei Kohlmeisen nach.

Bei anderen Vogelarten bewirkte zusätzliches Futter in einigen Untersuchungen eine Vorverlegung der Eilegedaten (vgl. HÖGSTEDT 1981, NEWTON & MARQUISS 1981, DIJKSTRA et al. 1982, EWALD & ROHWER 1982, DAVIES & LUNDBERG 1985, HOCHACHKA & BOAG 1987).

Durchschnittlich 25 bzw. 18 Tage frühere Eiablagetermine ermittelten SMITH et al. (1980) und ARCESE & SMITH (1988) sowie SMITH (1989 mündl.) bei der Singammer *Melospiza melodia*.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen im besonderen bei den nahe der Futterstelle nistenden Kohlmeisen einen signifikanten Unterschied der durchschnittlichen Eilegedaten im Vergleich zum Kontrollgebiet und entsprechen in etwa denen der Literatur.

Beim Vergleichen der restlichen Brutdaten (s. auch Tabelle 4), zeigt sich im Gebiet mit Zusatzfutter eine geringe Tendenz zur Verminderung der durchschnittlichen Eizahl, was einerseits einen Kompensationseffekt zur großen Brutdichte haben könnte (vgl. KLUYVER 1951, REMMERT 1980), zum anderen aber an der relativ hohen Zahl einjähriger Weibchen liegen dürfte die nach KLUYVER (1951) kleinere Gelege haben als mehrjährige. Ein sicherlich nicht zu unterschätzender Faktor sind die Nesträuber gewesen, die nicht nur Eier zerstörten, sondern auch entwendeten, was eine exakte Festlegung der Gelegegröße zusätzlich erschwerte. Der maßgebliche Einfluß der Beutegreifer auf die Brutbiologie der Höhlenbrüter im Untersuchungsgebiet wird später publiziert (KRAFT in Vorber.).

Die durchschnittliche Gelegegröße im Gebiet mit Zusatzfutter entsprach im wesentlichen den Literaturwerten (vgl. ZINK 1959, PFEIFER 1960, v. HAARTMAN 1969, LÖHRL 1973, WINKEL 1975, EINLOFT-ACHENBACH & SCHMIDT 1984 u. a.). Im Kontrollgebiet lagen die durchschnittlichen Gelegegrößen etwas unter europäischer Optimalbiotope; im Vergleich zum Untersuchungsgebiet ergab sich vor allem 1983 ein deutlicher Unterschied von im Schnitt 2,6 Eiern weniger.

Ob hinsichtlich der Gelegegröße bei den Erstbruten der Kohlmeise eine Aussage bezüglich des Einflusses der Zusatznahrung gemacht werden kann, ist aufgrund des geringen Datenmaterials und der nur zum Teil signifikanten Unterschiede recht schwer. Einige Autoren nehmen an, daß das verfügbare Nahrungsangebot nicht den Hauptfaktor bei der Determinierung der Gelegegröße ausmacht (s. PERRINS 1965, KLOMP 1970, SLAGSVOLD 1976, SLAGSVOLD et al. 1984, SCHMIDT 1984, SMITH 1988). CLAMENS & ISENMANN (1989) konnten durch Zusatzfutter für die Blaumeise *Parus caeruleus* im Jahr 1986 eine ansteigende mittlere Gelegegröße nachweisen. Ebenso DIJKSTRA et al. (1982) bei Turmfalken *Falco tinnunculus* und ARCESE & SMITH (1988) bei amerikanischen Singammern. Die Qualität des Zusatzfutters spielt wohl die wesentliche Rolle bei der positiven Beeinflussung der Gelegegröße (EWALD & ROHWER 1982, KRAFT 1986 und 1988, ARCESE & SMITH 1988, CLAMENS & ISENMANN 1989 u. a.).

Bei den vorliegenden Untersuchungen zeigen sich auch beim durchschnittlichen Schlüpfertag im Gebiet mit Zusatzfutter deutlich höhere Werte als im Kontrollgebiet im letzten Untersuchungsjahr. Auf der Versuchsfläche lag der durchschnittliche Schlüpfertag 1982 bei 86,7 %, 1983 bei 80,2 % und 1984 bei ca. 81 %. Nur 54,4 % machte er 1984 im Gebiet ohne Zusatzfutter aus. Die Werte aus dem Untersuchungsgebiet entsprechen in etwa denen der Literatur (vgl. NEUB 1977, 1979, KIZIROGLU 1982 u. a.).

Der auffallende Unterschied des Schlüpfertages im Untersuchungsgebiet im Vergleich zur Kontrollfläche läßt sich unter anderem dadurch erklären, daß die Bebrütungsphase in den Mai fiel und dieser im Jahre 1984 durch schlechte Witterungsbedingungen gekennzeichnet war, so daß die Vermutung nahe liegt, daß das Zusatzfutter maßgeblicher Faktor des guten Schlüpfertages im Untersuchungsgebiet trotz schlechter Wetterbedingungen war.

Um während der Bebrütungszeit die Eier ausreichend zu erwärmen, muß das Weibchen ganz erhebliche Stoffwechsellösungen vollbringen, die bei niedrigen Temperaturen noch erhöht werden müssen (vgl. KLUYVER 1950, v. HAARTMAN 1956, PRINZINGER 1978, PERRINS 1979, MERTENS 1980, WINKEL 1980 u. a.).

So konnten im Kontrollgebiet 1984 vermehrt abgestorbene Embryonen gefunden werden, weil die Weibchen längere Verweildauern zur Nahrungssuche benötigten oder von den Männchen in sehr unregelmäßigen Intervallen gefüttert wurden, daß die Gelege oft nicht besetzt waren.

Da das Weibchen während der Bebrütungsphase meist vom Männchen gefüttert wird (KLUYVER 1951, HINDE 1952), brauchten im Gebiet mit Zusatzfutter keine oder kaum Energieverluste hingenommen zu werden. Witterungsbedingte Legepausen traten im Untersuchungsgebiet auch nicht auf (vgl. KLUYVER 1951, WINKEL 1970, WINKEL & WINKEL 1974, SCHMIDT & HAMANN 1983). Das stets verfügbare Futter ermöglichte überdies eine Reduzierung der durchschnittlichen Brut- und Nestlingsdauer, die besonders im Vergleich zum Kontrollgebiet deutlich differierten. Da sowohl das Verfüttern der Zusatznahrung durch das Männchen an das Weibchen während der Bebrütungsperiode als auch das Weitergeben an die Jungvögel während der Aufzuchtphase eindeutig nachgewiesen werden konnte, und somit seitens der Vögel Zeiteinsparungen vorgenommen bzw. Energieverluste vermieden wurden, kann am maßgeblichen Einfluß des zusätzlich dargebotenen Futters kein Zweifel erhoben werden. Beim Feldsperling *Passer montanus* traten Brutdauern von nur 9 bis 11 Tagen, Nestlingszeiten von 11 bis 14 Tagen auf (vgl. DECKERT 1962, WÜST 1970).

Im Gebiet ohne Zusatzfutter traten bei der Kohlmeise vermehrt Legepausen auf und außerdem wurde auch nach Ablage des letzten Eies oft nicht sofort mit dem Brüten begonnen (vgl. auch GIBB 1950, KLUYVER

1950, ZINK 1959 u. a.). Die Brutzeit war hier 1984 immerhin durchschnittlich 2 Tage, die Nestlingszeit 3,3 Tage länger als im Gebiet mit der Zusatznahrung.

Die durch niedrige Temperaturen während der Nestlingsperiode bedingten Probleme durch die erhöhte Huderbelastung und größeren Nahrungsbedarf der Jungvögel (s. SCHMIDT & HAMANN 1983) entfielen fast völlig im Untersuchungs-, aber nicht im Kontrollgebiet. Die ermittelte Nestlingszeit liegt im Untersuchungsgebiet an der unteren Grenze der Literaturdaten (Zusammenstellung in KRAFT 1986), die des Kontrollgebietes an der oberen Grenze oder darüber.

Brut- und Nestlingszeitverkürzungen kommen auch unter natürlichen Bedingungen vor: In einer späten Brutsaison (ZINK 1959), vor allem bei Ersatzbruten (EINLOFT-ACHENBACH & SCHMIDT 1984) oder wenn die asynchron geschlüpften Jungvögel bereits nach 15 bis 16 Tagen ihr Ausflugs-gewicht erreicht haben (RHEINWALD 1975). In Stadtbiotopen mit Dauerbeleuchtung und damit

künstlich veränderter Tageslänge wiesen SCHMIDT & STEINBACH (1983) und BERRESSEM et al. (1983) eine vorverlegte Brutsaison und sogar Winterbruten bei Kohlmeisen nach. Die ungenügende Synchronisation mit dem Nahrungsangebot führte jedoch zu erhöhter Mortalität.

Trotz ganzjährig verfügbarer Eiweißnahrung kam es im Gebiet mit Zusatzfutter niemals zu Winterbruten, wohl aber zu einer vorverlegten Brutsaison, durchschnittlich hohen Gelegegrößen, kürzeren Brut- und Nestlingszeiten und einem insgesamt besseren Bruterfolg. Die zusätzliche Nahrung ermöglichte den Altvögeln eine unverminderte Fütterungsfrequenz, die sich wachstumsfördernd auf fast alle Jungvögel, auch der sogenannten „Nesthäkchen“ (vgl. LÖHRL 1968), auswirkte. Der hohe Bruterfolg der Kohlmeisen führte zu ansteigenden Siedlungsdichten im Untersuchungsgebiet, Kompensation der hohen Dichte durch Räuber und Populationsrückgang bei Wegfall des Zusatzfutters (s. Tab. 2 und KRAFT in Vorber.).

Zusammenfassung

In einem etwa 19 ha großen Eichen-Buchen-Fichten-Mischwald mit angrenzendem botanischen Garten, freien und bebauten Flächen, wurden Untersuchungen zur Brutbiologie und Populationsdynamik höhlenbrütender Vögel bei ganzjährig verabreichter Zusatznahrung durchgeführt und die Ergebnisse mit einer ähnlich strukturierten ebenfalls 19 ha großen Kontrollfläche (ohne Zusatzfutter) auf den Marburger Lahnbergen verglichen. Zwecks individueller Kontrolle war in beiden Gebieten eine farbige Markierung der Vögel unerlässlich. Wegen der relativ einfach zu messenden Brutbiologie wurden die Hauptuntersuchungen an der Kohlmeise *Parus major* durchgeführt. Die zusätzliche Fütterung im Untersuchungsgebiet begann im März 1982 und endete Mitte Juni 1988. Brutbiologische Vergleichsdaten zwischen dem Kontrollgebiet und der Versuchsfläche mit Zusatznahrung konnten nur in den Jahren 1983 und 1984 ermittelt werden.

Siedlungsdichteuntersuchungen fanden im Untersuchungsgebiet von 1980 bis dato, im Kontrollgebiet von 1980 bis 1984 statt. Im Gebiet mit Zusatzfutter konnten die Auswirkungen desselben auf die Populationsdichte höhlenbrütender Vögel von 1982 bis 1988 ermittelt und mit den Daten danach (1989) verglichen werden.

Bei den vorliegenden Untersuchungen ergaben sich folgende Resultate:

- die Siedlungsdichte der Kohlmeise stieg im Gebiet mit Zusatzfutter deutlich an, während sich der Bestand auf der Kontrollfläche nur unwesentlich veränderte,
 - auch bei anderen Höhlenbrütern zeigte sich ein Anstieg der Populationsdichte im Untersuchungsgebiet, im Kontrollgebiet ergaben sich hingegen annähernd konstante Verhältnisse,
- die Abundanzen ausgewählter Höhlenbrüter erreichten im Gebiet mit der ganzjährigen Zu-

satznahrung 1984 ihren höchsten Wert, danach einen tendenziellen Rückgang,

dieser tendenzielle Populationsrückgang ist im wesentlichen auf Dichteregulation durch Beutegreifer, aber auch auf den Wegfall des Zusatzfutters seit Mitte Juni 1988 zurückzuführen,

- der erfolgreiche Nistkastenbesatz war im Untersuchungsgebiet erheblich höher als im Gebiet ohne Zusatzfutter,

das maximale Nahrungsangebot bewirkte auf der Versuchsfläche eine Vorverlegung des durchschnittlichen Legebeginns, vor allem bei Kohlmeisen, die nahe der Futterstelle nisteten. Überdies wurden im Schnitt größere Gelege, kürzere Brut- und Nestlingszeiten, geringere

Mortalitäten und insgesamt erfolgreichere Bruten als im Kontrollgebiet ermittelt,.

der größte Teil der Nestlingsmortalität bei der Kohlmeise war im Untersuchungsgebiet jedoch meistens auf Verluste durch Unterkühlung mit einhergehenden Nahrungsmangel zurückzuführen,

einen entscheidenden Einfluß hatte das Zusatzfutter auf das Emigrationsverhalten vor allem junger Kohlmeisen, deren Bereitschaft im Gebiet zu bleiben ziemlich hoch war. Diesjährige Jungvögel, die am jeweiligen Jahresende noch im Gebiet mit Zusatzfutter anwesend waren, machten 1982 76 %, 1983 32,4 % und 1984 sogar 95,4 % aus. Dies wiederum beeinflusste in tiefgreifender Weise die Populationsdynamik im Untersuchungsgebiet.

Literatur

- ARCESE, P. & J. N. M. SMITH (1988): Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song sparrows. *J. Animal Ecol.* 57: 119–136.
- BALEN, J. H. van (1973): A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1–93.
- – van (1980): Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143–164.
- BERNDT, R. (1941): Über die Einwirkung der strengen Winter 1928/29 und 1939/40 und den Einfluß der Winterfütterung auf den Brutbestand der Meisen. *Die Gefiederte Welt* 70: Heft 7–12.
- – (1949): Zwölf Jahre Kontrolle des Höhenbrüterbestandes eines nordwestsächsischen Parkes. *Beitr. Vogelkunde*: 1–20.
- – & M. HENSS (1967): Die Kohlmeise, *Parus major*, als Invasionsvogel. *Vogelwarte* 24: 1.
- – R. & H. STERNBERG (1969): Über Begriffe, Ursachen und Auswirkungen der Dispersion bei Vögeln. *Die Vogelwelt*: 90: 41–53.
- – & W. WINKEL (1971): Über die Beziehungen zwischen Geburtsdatum und Fortpflanzungszyklus beim weiblichen Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). *Die Vogelwelt* 92: 53–58.
- & – – (1974): Ökoschema, Rivalität und Dismigration als öko-ethologische Dispersionsfaktoren. *J. f. Orn.* 115: 398–417.
- – & – – (1979): Zur Populationsentwicklung von Blaumeise (*Parus caeruleus*), Kleiber (*Sitta europaea*), Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*) und Wendehals (*Jynx torquilla*) in mitteleuropäischen Untersuchungsgebieten von 1927–1978. *Die Vogelwelt* 100: 55–69.
- BERRESSEM, K. G., H. BERRESSEM & K. H. SCHMIDT (1983): Vergleich der Brutbiologie von Höhlenbrütern in innerstädtischen und stadtfernen Biotopen. *J. f. Orn.* 124: 431–445.
- BLONDEL, J. (1985): Breeding strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in mainland and island mediterranean habitats: a comparison. *J. Animal Ecol.* 54: 531–556.
- BROMSSEN, A. VON & C. JANSSON (1980): Effects of food addition to Willow Tit (*Parus montanus*) and Crested Tit (*P. cristatus*) at the time of breeding. *Ornis Scand.* 11: 173–178.
- BUB, H. & H. OELKE (1980): Markierungsmethoden für Vögel. *Neue Brehm-Bücherei* Wittenberg.
- CLAMENS, A. & P. ISENMANN (1989): Effect of supplemental food on the breeding of Blue and Great Tits in mediterranean habitats. *Ornis Scand.* 20: 36–42.
- COULSON, J. C. (1966): The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull. *J. Animal Ecol.* 35: 269–279.
- CURIO, E. (1983): Begehen Kohlmeisen den „Concorde-Fehler“? *J. f. Orn.* 124: 196–198.
- – & K. REGELMANN (1982): „Fortpflanzungswert“ und „Brutwert“ der Kohlmeise (*Parus major*). *J. f. Orn.* 123: 237–257.

- DAVIES, N. B. & A. LUNDBERG (1985): The influence of food on time budget and timing of breeding of the Dunnock (*Prunella modularis*). *Ibis* 127: 100–110.
- DECKERT, G. (1962): Zur Ethologie des Feldsperlings (*Passer m. montanus L.*). *J. f. Orn.* 103: 428–486.
- DHONDT, A. A. (1970): De regulatie der aantallen in Gentse Koolmees-populaties (*Parus m. major L.*). Dissertation Rijksuniv. Gent.
- (1979): Summer dispersal and survival of juvenile Great Tits in Southern Sweden. *Oecologia* 42: 139–157.
- & J. HUBLE (1968 a): Fledging-date and sex in relation to dispersal in young Great Tits. *Bird Study* 15: 127–134.
- & -- (1968 b): Age and territory in the Great Tit (*Parus m. major L.*). *Angewandte Ornithologie* 3: 20–24.
- DIRCKSEN, R. & P. HÖNER (1963): Quantitative ornithologische Bestandsaufnahme im Raum Ravensburg-Lippe. *Abh. Landesm. Naturkunde Münster* 25: Heft 3.
- DIJKSTRA, C., L. VUURSTEEN, S. DAAN & D. MASMAN (1982): Clutch size and laying date in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): effect of supplemental food. *Ibis* 124: 210–213.
- DRENT, R. H. & S. DAAN (1980): The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- DUDERSTADT, E. (1964): Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß höhlenbrütender Singvögel auf die Insekten- und Spinnenfauna eines jungen Eichenwaldes. *Z. angew. Zool.* 51: 129–177, 257–310.
- EINLOFT-ACHENBACH, H. & K. H. SCHMIDT (1984): Die biologische Bedeutung von Ersatzbruten bei Kohlmeisen (*Parus major*). *Vogelwarte* 32: 161–182.
- ELZANOWSKI, A. (1979): Próba ustalenia wpływu zimowego dokarmiania na liczebność siskiw borach sosnowych. Ermittlungsversuch des Einflusses der Winterfütterung auf den Meisenbestand in Kiefernwäldern. *Prace Instytutu Badawczego Lesnictwa, Warszawa* 551: 43–61.
- ENOKSSON, B. & G. NILSSON (1983): Territory size and population density in relation to food supply in the Nuthatch (*Sitta europaea*) (Aves). *J. Animal Ecol.* 52: 927–935.
- EWALD, P. W. & S. A. ROHWER (1982): Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch-size and polygyny in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *J. Animal Ecol.* 51: 429–450.
- GIBB, J. A. (1950): The breeding biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis* 12: 507–539.
- (1960): Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis* 102: 163–208.
- GRANT, P. R. & B. R. GRANT (1980): Annual variation in finch numbers, foraging and food supply on Isla Daphne Major, Galápagos. *Oecologia* 46: 55–62.
- GWINNER, H., E. GWINNER & J. DITTAMI (1987): Effects of nestboxes on LH, testosterone, testicular size and the reproductive behaviour of male European Starlings in spring. *Behaviour* 103: 68–83.
- HAARTMAN, L. VON (1956): Der Einfluß der Temperatur auf den Bruthrhythmus experimentell nachgewiesen. *Ornis Fenn.* 33: 100–107.
- (1969): The nesting habitats of finnish birds. I. Passeriformes. *Com. Biologicae* 32: 1–187.
- HINDE, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour Suppl.* 2: 1–201.
- HOCHACHKA, W. M. & D. A. BOAG (1987): Food shortage for breeding Black-billed Magpies (*Pica pica*): and experiment using supplemental food. *Can. J. Zool.* 65: 1270–1274.
- HÖGSTEDT, G. (1981): Effect of additional food on reproductive success in the Magpie (*Pica pica*). *J. Animal Ecol.* 50: 219–229.
- HOWARD, H. E. (1935): Territory and food. *British Birds* 28: 285–287.
- IMMELMANN, K. (1971): Ecological aspects of periodic reproduction. In: FARNER, D. S. and KING, J. R. (eds). *Avian biology*. Vol. 1. Acad. Press, New York, pp. 342–389.
- JANSSON, C., & J. EKMAN & A. VON BRÖMSEN (1981): Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37: 313–322.
- JONES, P. J. (1973): Some aspects of the feeding ecology of the Great Tit (*Parus major L.*). Unpublished Ph. D. Thesis, Oxford University, Oxford, England.
- KÄLLANDER, H. (1974): Advancement of laying of Great Tits by the provision of food. *Ibis* 116: 365–367.
- (1981): The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*P. caeruleus*). *Ornis. Scand.* 12: 244–248.
- KIZIROGLU, I. (1982): Brutbiologische Untersuchungen an vier Meisenarten (*Parus*) in der Umgebung von Ankara. *J. Orn.* 123: 409–423.
- KLOMP, H. (1970): The determination of clutch size in birds: a review. *Ardea* 58: 1–124.

- KLUYVER, H. N. (1950): Daily routines of the Great Tit (*Parus m. major L.*). *Ardea* 38: 99–135.
- (1951): The population ecology of the Great Tit, (*Parus m. major L.*). *Ardea* 39: 1–135.
- KRAFFT, M. (1983): Territorialität und Rangordnung bei freilebenden Vögeln. Diplomarbeit, Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- (1986): Die Bedeutung eines maximalen Nahrungsangebotes für die Populationsdynamik bei freilebenden Vögeln. Dissertation am FB Biologie der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- (1987): Die Bedeutung eines maximalen Nahrungsangebotes für die Populationsdynamik bei freilebenden Vögeln (hier: Siedlungsdichte und Populationschwankungen). *Vogelkundliche Jahresberichte Marburg-Biedenkopf* 6/1987 S. 142–150.
- (1988): Untersuchungen zur Siedlungsdichte und Territorialbiologie freilebender Vögel bei zusätzlich verabreichtem Futter. *Verh. orn. Ges. Bayern* 24: 555–590.
- KREBS, J. R. (1971): Territory and breeding density in the Great Tit (*Parus major L.*). *Ecology* 52: 2–22.
- LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford, Clarendon Press.
- (1955): British Tits (*Parus ssp*) in nesting boxes. *Ardea* 43: 50–84.
- (1964): A long-term study of the Great Tit (*Parus major*). *J. Animal Ecol.* 33, Suppl.: 159–173.
- (1966): Population studies of birds. Oxford, Clarendon Press.
- LÖHRL, H. (1957): Populationsökologische Untersuchungen beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). *Bonn. Zool. Beitr.* 2: 130–177.
- (1968): Das Nesthäkchen als biologisches Problem. *J. f. Orn.* 109: 383–395.
- (1970): Nachweis und Problematik von Zweitbruten. *Die Vogelwelt* 91: 223–230.
- (1973): Einfluß der Brutraumfläche auf die Gelegegröße der Kohlmeise (*Parus major*). *J. f. Orn.* 114: 339–347.
- (1980): Brutbiologie. In: *Praktische Vogelkunde*, Hrsg. BERTHOLD, P., BEZZEL, E., THIELKE, G., Kilda Verlag: 49–52.
- LUCAN, V. & G. SCHUMANN (1982): Zum sichtbaren Wanderzug der Meisen (Blau-, Kohl- und Tannenmeise, *Parus caeruleus*, *P. major*, *P. ater*) im Kreis Kassel 1979–1982. *Vogel und Umwelt* 2: 61.
- MARSHALL, A. J. (1949): Weather factors and spermatogenesis in birds. *Proc. Zool. Soc.* 119: 711–716.
- MERTENS, J. A. L. (1980): Energy requirements for incubation in Great Tits and other bird species. *Ardea* 68: 185–192.
- NEUB, M. (1977): Evolutionsökologische Aspekte zur Brutbiologie von Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*P. caeruleus*). Diss. Univ. Freiburg i. Br.
- 1979): Brutbiologische Konsequenzen des asynchronen Schlüpfens bei Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*). *J. f. Orn.* 120: 196–214.
- NEWTON, J., MARQUISS, M., WEIR, D. N. & MOSS (1977): Spacing of Sparrowhawk nesting territories. *J. Anim. Ecol.* 46: 425–441.
- NEWTON, I. & MARQUISS, M. (1981): Effect of additional food on laying dates and clutch sizes of Sparrowhawks. *Ornis. Scand.* 12: 224–229.
- NICE, M. M. (1933): The theory of territorialism and its development. *Vogelzug* 2: 104.
- NICOLAI, V. (1985): Die ökologische Bedeutung verschiedener Rindentypen bei Bäumen. Diss. an der Phillips-Universität Marburg/Lahn.
- NOORDWIJK, A. J. VAN BALEN J. H. & W. SCHARLOO (1981 a): Genetic and environmental variation in clutch size of the Great Tit. *Netherlands J. Zool.* 31: 342–372.
- (1981 b): Genetic variation in the timing of reproduction in the Great Tit. *Oecologia* 49: 158–166.
- PERRINS, C. M. (1965): Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major L.* *J. Anim. Ecol.* 34: 601–647.
- (1970): The timing of birds breeding season. *Ibis* 112: 242–255.
- (1979): *British Tits*. Collins, London.
- PFEIFER, S. (1953): Vorläufiger Bericht über Versuche zur Steigerung der Siedlungsdichte höhlen- und buschbrütender Vogelarten auf forstlicher Kleinfläche. *Biol. Abhandl.* 6: 3–20.
- (1960): Untersuchungen über die Gelegestärke von Kohl- (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*) in Versuchsgebieten zur Steigerung der Siedlungsdichte. *Tagungsber.* 30, *Probl. d. angew. Orn.*: 33–34.
- PRINZINGER, R. (1978): Freilanduntersuchungen zur Regulation einiger Bebrütungsparameter bei der Kohlmeise (*Parus major*). *J. f. Orn.* 119: 116–118.
- PUCHSTEIN, K. (1966): Zur Vogelökologie gemischter Flächen. *Die Vogelwelt* 87: 161–176.

- REMMERT, H. (1980): Ökologie – Ein Lehrbuch –. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- RHEINWALD, G. (1975): Gewichtsentwicklung einiger nestjunger Höhlenbrüter. J. f. Orn. 116: 55–64.
- SCHMIDT, K. H. (1979): Untersuchungen zur Jahresdynamik einer Kohlmeisenpopulation. Diss. Uni Frankfurt/Main.
- (1984): Frühjahrstemperaturen und Legebeginn bei Meisen (*Parus*). J. f. Orn. 125: 321–331.
- & H. J. HAMANN (1983): Unterbrechung der Legefolge bei Höhlenbrütern. J. f. Orn. 124: 163–176.
- & J. STEINBACH (1983): Niedriger Bruterfolg der Kohlmeise (*Parus major*) in städtischen Parks und Friedhöfen. J. f. Orn. 124: 163–176.
- & S. WOLFF (1985): Hat die Winterfütterung Einfluß auf Gewicht und Überlebensrate von Kohlmeisen (*Parus major*)? J. f. Orn. 126: 175–180.
- SCHÜZ, E. (1948): Verwendungsweise von Farbringen bei der Planberingung am Nistplatz. Vogelwarte 15: 44–47.
- SLAGSVOLD, T. (1976): Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. Ornis Scand. 2: 127–145.
- J. SANDVIK, G. ROFSTAD, O. LORENTSEN & M. HUSBY (1984): On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. Auk 101: 685–697.
- SMITH, H. G. (1988): Reproductive cost and offspring quality: the evolution of clutch-size in Tits (Paridae). Doctoral Dissertation, Lund University.
- SMITH, J. N. M., R. D. MONTGOMERIE, J. J. TAITT, Y. YOM-TOV (1980): A winter feeding experiment on an island song sparrow population. Oecologia 47: 164–170.
- SUNKEL, W. (1961): Vogelfang für die Beringung im Sommer. Vogelring 30: 4.
- (1971): Vogelberingung. Vogelring 33: 107.
- TINBERGEN, N. (1957): The functions of territories. Bird Study 4: 14–27.
- VAUK, G. (1959): Invasionsartige Wanderungen von Kohlmeise und Blaumeise (*Parus major* und *Parus caeruleus*) in der Deutschen Bucht, besonders auf Helgoland, im Herbst 1957 und Frühjahr 1958. Vogelwarte 20: 124–127.
- WAGNER, G. (1975): Siedlungsdichteuntersuchungen an der Sommervogelpopulation verschieden alter Bestände der Kiefer (*Pinus silvestris*) im Burgwald, Landkreis Marburg-Biedenkopf. Staatsexamensarbeit an der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- WATSON, A. & R. MOSS (1970): Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Animal Populations in Relation to Their Food Resources (Ed. by A. WATSON), pp. 167–218. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WIEHE, H. (1981): Auswirkungen von ganzjährig verabreichter zusätzlicher Nahrung auf Brutbiologie und Siedlungsdichte von Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*Parus caeruleus*). Orn. Mitt. 33: 90–92.
- WILHELMI, W. (1982): Untersuchungen zur Biologie und Ökologie von höhlenbrütenden Vögeln auf den Lahnbergen. Staatsexamensarbeit an der Philipps-Universität Marburg/Lahn.
- WINKEL, W. (1970): Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*). J. f. Orn. 111: 154–174.
- (1975): Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisenarten (*Parus* spp.) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärche (*Larix leptolepis*). Die Vogelwelt 96: 41–63, 104–114.
- (1980): Über den Bebrütungsrythmus einer Kohlmeise (*Parus major*) bei experimenteller Veränderung der Nisthöhlentemperatur. J. f. Orn. 121: 102–105.
- (1981 a): Zur Populationsentwicklung von fünf Meisenarten (*Parus* spp.) in einem Lärchen-Versuchsgebiet vor und nach dem strengen Winter 1978/79. Die Vogelwelt 102: 41–47.
- (1981 b): Zum Ortstreu-Verhalten von Kohl-, Blau- und Tannenmeisen (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. ater*) in einem 325 ha großen Untersuchungsgebiet. Die Vogelwelt 102: 81–106.
- & D. WINKEL (1974): Brutbiologische Untersuchungen am Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) während seiner Legeperiode. Die Vogelwelt 95: 60–70.
- WÜST, W. (1970): Die Brutvögel Mitteleuropas, München.

- YOM-TOV, (1974): The effect of food and predation on breeding density and success, clutchsize and laying date of the crow (*Corvus corone* L.). *J. Animal Ecol.* 43: 479–498.
- ZANG, H. (1982): Der Einfluß der Höhenlage auf Alterszusammensetzung und Brutbiologie bei Kohl- und Blaumeise (*Parus major*, *P. caeruleus*) im Harz. *J. f. Orn.* 123: 145–154.
- ZINK, G. (1959): Zeitliche Faktoren im Brutablauf der Kohlmeise (*Parus major*) *Vogelwarte* 20: 128–134.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Martin Kraft

Fachbereich Biologie der Universität

Lahnberge, Karl-von-Frisch-Straße,

35043 Marburg/Lahn

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [25_4_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Kraft Martin

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Brutbiologie und Populationsdynamik höhlenbrütender Vögel bei ganzjährig verabreichter Zusatznahrung 193-210](#)