

(Aus der Vogelschutzwarte Niedersachsen)

**Die Kohlmeise, *Parus major*, als Invasionsvogel<sup>1</sup>**Herrn Dr. Huybert N. Kluyver, Arnheim (Niederlande),  
zum 65. Geburtstag gewidmet

Von Rudolf Berndt und Michael Henß, Braunschweig

**Inhalt**

	Seite
1. Einleitung	17
2. Material und Methode	17
3. Bestandsentwicklung und Invasionen von <i>Parus major</i> in Mitteleuropa von 1927 bis 1964	18
4. Diskussion und Folgerungen	24
4. 1. Die Beziehungen zwischen Gradationen, Invasionen und Zug	24
4. 2. Das Reproduktionspotential als Grundlage des Gradationsrhythmus und Invasionsintervalls	25
4. 3. Die Überdichte als Emigrationsursache	26
4. 4. Die Auslösung der Emigrationen	27
4. 5. Die Auswirkungen der Invasionen auf die Populationsentwicklung	29
4. 6. Die Emigration als Mechanismus und Adaptation zur intra-spezifischen Dichteregulation	30
5. Zusammenfassung	31
6. Summary	33
7. Literatur	34

**1. Einleitung**

Da sich in einer früheren Arbeit bei der Blaumeise (*Parus c. caeruleus* L.) eine durchgängige Korrelation zwischen den Populationsmaxima ihres Brutbestandes und ihren Invasionsjahren ergeben hat (BERNDT & HENS 1963), was auf eine Auslösung der Emigrationen durch hohe Individuendichte schließen ließ, soll in dieser Untersuchung geprüft werden, ob bei der Kohlmeise *Parus major major* L. die gleichen Beziehungen zwischen ihrem jeweiligen Bestandsniveau und ihren bekannt unregelmäßigen Wanderungen bestehen.

**2. Material und Methode**

Die Grundlage für die Beurteilung der Populationsschwankungen der Kohlmeise in den 10 Jahren von 1955 bis 1964 bilden die Ergebnisse der (alljährlich zur Brutzeit mehrfachen) Nisthöhlenkontrollen in den 13 Versuchsgebieten (für biologische Forstschädlingsbekämpfung) der Vogelschutzwarte Niedersachsen (Leiter: W. HAHN).<sup>2</sup> Die 15 bis 50 km E bis NE Braunschweig (52.18 N; 10.30 E) liegenden Kontrollflächen umfassen rund 200 ha Eichen-Hainbuchen-Wald (Querceto-Carpinetum) und Eichen-Birken-Wald (Querceto-Betuletum) sowie Erlenbruch (Alnetum-Glutinosae) und Birkenbruch (Betuletum-Pubescentis) und 400 ha Kiefernforsten (Molinia-Oxalis-, Dicranum-Hypnum- und Cladonia-Pinusforsten). Von der Gesamtzahl der hierin lebenden und fast restlos erfaßten Kohlmeisen entfallen knapp 60% auf die Laubwälder und gut 40% auf die Nadelforsten. In den Spitzenjahren gab es in den Optimalbiotopen der Untersuchungsgebiete durchschnittlich je Hektar Waldfläche 2,5—3,3 Kohlmeisen-Brutpaare.

<sup>1</sup> Erweiterte Fassung eines von R. BERNDT am 2. September 1964 auf der 77. Jahresversammlung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in Berlin gehaltenen Vortrages.

<sup>2</sup> Ausstattung und Unterhaltung der Versuchsgebiete sowie die Freilanduntersuchungen wurden vom Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, von der Niedersächsischen Landesforstverwaltung, der Braunschweigischen Forstverwaltung sowie aus Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen finanziert. Die Auswertung des Materials erfolgte mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Diese Bestandskurve können wir durch die langjährigen Untersuchungen von HEINRICH KNOFF (†) und HANS KNOFF (Hattorf) in einem rotbuchenreichen Eichen-Hainbuchen-Wald („Hattorfer Wald“), inmitten der oben erwähnten Versuchsgebiete gelegen, um 12 vorhergehende Jahre, und zwar von 1944 bis 1955, ergänzen. — Um die Entwicklung noch weiter zurückverfolgen zu können, seien Kohlmeisen-Bestandskurven herangezogen, die 5 Jahre lang von 1940 bis 1944 von BERNDT und OTTO HELLER (Leipzig) in dem größtenteils aus Stieleichen-Rüstern-Auenwald (*Ficario-Ulmetum campestris*) und Kiefernforst bestehenden HERFURTHschen Park in Prödel bei Markleeberg-Zöbiger südlich Leipzig/NW-Sachsen (BERNDT & FRIELING 1939, BERNDT 1949) und solche, die weitere 14 vorhergehende Jahre von 1927 bis 1940 von Amtmann i. R. MAX BEHR (†), BERNDT, Dr. OTTO HENZE (München) und Revierförster FRANZ PLATE (†) in ähnlichen Auenwäldern und Kiefernforsten bei Steckby/Elbe, Kreis Zerbst/Anhalt, gewonnen wurden (HÄHNLE 1936, 1960, BERNDT 1941, PLATE 1964).

Wenn auch das sächsische Untersuchungsgebiet 135 km und das anhaltische 75 km in SE-Richtung vom braunschweigischen entfernt ist, so handelt es sich doch in allen Fällen um nördlich vor der Mitteldeutschen Gebirgsschwelle gelegene, sehr ähnliche Biotope und Waldgesellschaften. Wir glauben daher, die 4 Teilkurven zu einer volle 38 Jahre umfassenden Gesamtkurve zusammensetzen zu dürfen und damit ein im wesentlichen richtiges Bild von der Bestandsentwicklung der Kohlmeise von 1927 bis 1964 wenigstens für das südliche Hauptstück des Norddeutschen Flachlandes vorliegen zu haben. Die sich weiter unten ergebenden Beziehungen sprechen unseres Erachtens sogar dafür, daß die in der gezeichneten Bestandskurve enthaltenen Maxima in einem noch weit größeren Gebiet gleichlaufend eingetreten sind. Aber auch wenn man die 4 Teilkurven nur getrennt gelten lassen will, kommt man bei dem folgenden Vergleich zu denselben Ergebnissen.<sup>3</sup>

### 3. Bestandsentwicklung und Invasionen von *Parus major* in Mitteleuropa von 1927 bis 1964

Die 38jährige Populationskurve (Abb. 1) weist von 1927 bis 1964 elf deutliche Bestandsmaxima auf, und zwar in den Jahren 1928, 1932, 1937, 1941, 1943, 1945, 1949, 1954, 1957, 1959 und 1961. Das bedeutet im arithmetischen Mittel ein durchschnittliches Gradationsintervall der Kohlmeise von 3,5 Jahren mit Zwischenzeiten von  $4 \times 1$ ,  $1 \times 2$ ,  $3 \times 3$  und  $2 \times 4$  Jahren. Demgegenüber hat sich bei der Blaumeise ein Gradationsintervall von im Mittel nur 2,6 Jahren mit Zwischenzeiten von  $3 \times 1$ ,  $2 \times 2$  und  $1 \times 3$  Jahren herausgestellt (BERNDT & HENS 1963: 97). Damit ist das Gradationsintervall der Kohlmeise zwar auch recht kurz, jedoch deutlich länger als das der Blaumeise, weshalb die Populationsmaxima beider Arten nicht immer zusammenfallen, wenn es infolge der bei beiden Arten ähnlichen ökologischen Ansprüche und gleichen Umweltbedingungen auch oft vorkommt.

Im Idealfall müßte jetzt aus denselben Gebieten und für den gleichen Zeitraum das Vorkommen von Kohlmeisen-Emigrationen anhand von Nah- und (vorhandenen oder fehlenden) Fernfunden untersucht werden können, wie wir es für die Blaumeise schon einige Jahre durchführen (BERNDT & HENS 1963: 94). Da wir jedoch für diesen Zweck noch nicht genügend umfangreiche Kohlmeisen-Beringungen vornehmen konnten, ist zunächst nur ein Vergleich der Bestandskurve mit Literaturangaben über Kohlmeisen-Invasionen möglich. Dabei ist aber zu bedenken, daß das Herkunftsgebiet der gemeldeten Invasoren oft unbekannt und kaum jemals gerade unser Bestandskontrollgebiet ist, während andererseits die Abwanderungen aus

<sup>3</sup> Für umfangreiche Hilfeleistungen bei den Nisthöhlenkontrollen haben wir außer den schon genannten Herren zahlreichen Mitgliedern des Freundes- und Arbeitskreises der Vogelwarte Braunschweig sowie für die Anfertigung der Zeichnungen Fräulein Dipl.-Ing. MARGRIT FRANTZEN (Weddel), für Literaturausleihe den Herren Dr. F. FRANK (Oldenburg), Dr. F. GOETHE (Vogelwarte Helgoland), Dipl.-Biol. G. MAUERSBERGER (Berlin) und Dr. J. PINOWSKI (Warschau), außerdem für briefliche Auskünfte den Herren Studienrat K. PREYWISCH (Höxter), Fil. mag. St. ULFSTRAND (Lund), Dr. R. F. VERHEYEN (Brüssel), F. VAN CANTEREN (Hasselt) und Dr. B. JABŁOŃSKI (Warschau) sowie für Literaturhinweise den Herren Dr. R. KUHK (Vogelwarte Radolfzell) und Prof. Dr. E. SCHÜZ (Stuttgart) zu danken. Herrn Dr. P. DANCKER (Heidelberg) schulden wir vielen Dank für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Mr. MAX E. HODGE (USA; zur Zeit Athen/Griechenland) für die Übersetzung der Zusammenfassung ins Englische.

diesem meist gerade nicht erfassbar waren. Nur wenn also der registrierte Bestandswechsel für ein viel größeres Gebiet — etwa für ganz Norddeutschland oder ganz Mitteleuropa oder für das nördliche Mittel- und südliche Nordeuropa — repräsentativ war, könnten sich überhaupt Beziehungen zwischen den festgestellten Bestands-Gradationen und den Invasionsmeldungen in der Literatur ergeben.

Für eine große Weiträumigkeit der Kohlmeisenfluktuationen spricht, daß 1937, 1941 und 1943 auch in Holland Spitzenjahre der Siedlungsdichte waren (KLUYVER 1951: 108) und in England im dortigen Beobachtungszeitraum von 1946 bis 1962 sogar alle Bestandsmaxima mit den unsrigen zusammenfielen, und zwar 1949, 1954, 1957, 1959 und 1961 (LACK 1964: 160—163; PERRINS 1965: 605); entsprechend war es auch in Mecklenburg von 1955 bis 1963 mit den Spitzenjahren 1957, 1959 und 1961 (SIEFKE 1964: 26).

Da sich im Schrifttum (z. B. auf Helgoland nach GÄTKE, 1891, an einzelnen Tagen im Oktober 1847 Tausende, nach WEIGOLD, 1930: Taf. 19, sehr starke Invasion im Herbst 1910/ Fröhjahr 1911 und schwächere 1919/20, 1920/21 sowie im Herbst 1923 und in Holland nach KLUYVER, 1951: 28, starke Migration im Herbst 1926) regelmäßige Berichte über unauffälligere Invasionen wie die der Meisen (*Parus spp.*) nicht vor Begründung der Zeitschrift „Der Vogelzug“ finden, kann unser Vergleich (nicht schon 1927 wie unsere Bestandskurve, sondern) erst mit 1930 beginnen (cf. auch DROST 1932).

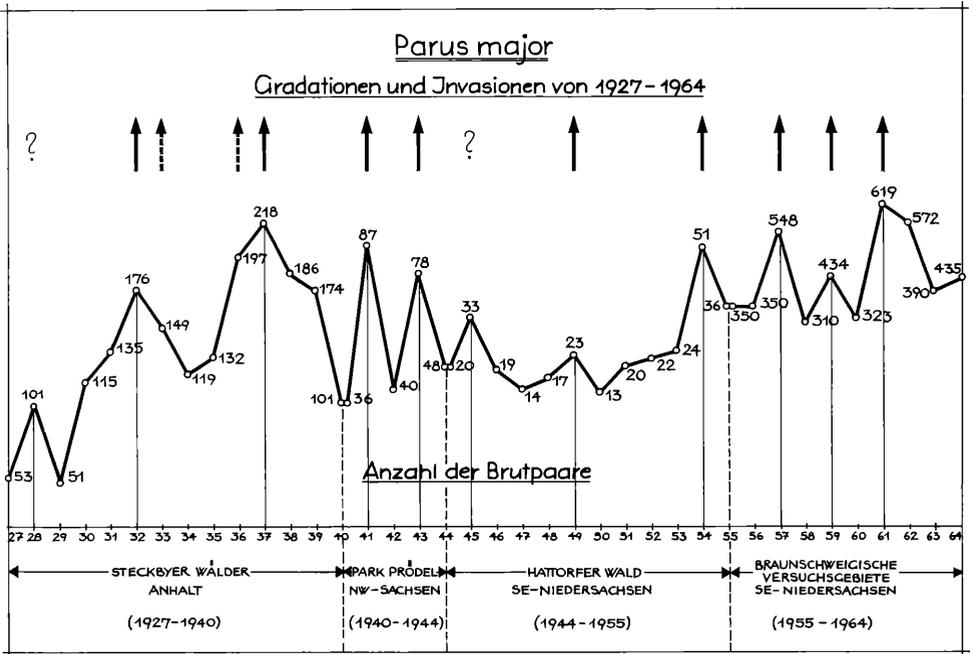


Abb. 1. Populationskurve für das mittlere Norddeutschland und Invasionen (Pfeile am oberen Rand) der Kohlmeise (*Parus major*) in Europa von 1927 bis 1964. Bei 1962 fehlt ein durchbrochener Pfeil, da nachträglich nicht mehr einzuzichnen. — Population curve („Anzahl der Brutpaare“ = number of pairs) of the Great Tit for the central North Germany and the Great Tit invasions (indicated by arrows on the upper edge) in Europe from 1927 to 1964 (a discontinued arrow for 1962 is missing in the figure).

Erstmals nach 1930 werden für den Herbst 1932 größere Kohlmeisenwanderungen gemeldet, z. B. für Ostpreußen, speziell die Kurische Nehrung, das Stettiner Haff, Helgoland und Holland (TISCHLER 1941: 252; BUB 1941; KLUYVER 1951: 28); außerdem ist durch Fernfunde bekannt, daß 9 sichere 1932er Emigranten aus Holstein, der Lüneburger Heide, Oldenburg und Hessen gebürtig waren (DROST & SCHÜZ 1933; RÜPPELL 1934:

61, 62), so daß ihre Abwanderung mit einigem Recht in Beziehung zu unserer (anhaltischen) Bestandskurve gesetzt werden darf (Abb. 1). Diese zeigt tatsächlich seit 1928 das erste Hoch ganz deutlich im Jahre 1932 mit 176 Brutpaaren. Außerdem wird von 2 im Winterhalbjahr 1932/33, also wohl im Winterquartier, bei Halle/Saale beringten Kohlmeisen später die eine in Polen, die andere in Rumänien wiedergefunden. Sie dürften also aus Osteuropa gebürtig gewesen und im Invasionsherbst 1932 etwa 750 bzw. 1000 km nach W gewandert sein (DOMANIEWSKI & KRECZMER 1936: 509, bzw. RÜPPELL 1934: 61). Der Herbstinvasion 1932 entsprechend wurde zur Rückzugzeit 1933 z. B. bei Hersfeld/Hessen im März ein auffälliger Durchzug von Kohlmeisen beobachtet (RÜPPELL 1934: 61).

Verfolgen wir die nun fallende Kurve (Abb. 1), so wird bei immer noch hohem Brutbestand 1933 (149 Paare) für Herbst 1933/Frühjahr 1934 zwar nur von Helgoland Zug gemeldet (VAUK 1959: 125), doch sind auch alle 8 von DROST & SCHÜZ (1933) und fast alle 36 von RÜPPELL (1934: 61—62) als Fernfunde aufgeführten Kohlmeisen mit Sicherheit oder größter Wahrscheinlichkeit entweder im Winterhalbjahr 1932/33 (29 Fälle) oder 1933/34 (14 Fälle) gewandert. Bei letzteren befinden sich wieder 7 aus Schlesien, Brandenburg, Anhalt, Provinz Sachsen, Thüringen und Niedersachsen gebürtige Emigranten, womit erneut die Bezugnahme auf die (anhaltische) Bestandskurve gerechtfertigt ist. Auch wanderte eine im Sommer 1933 in Polen nestjung beringte Kohlmeise im Herbst 1933 nach Frankreich (gegenüber 16 Nahfunden; DOMANIEWSKI 1934: 344—346, DOMANIEWSKI & KRECZMER 1936: 489—490) und wurden 2 im Winter 1933/34 in Schlesien und 1 in Ungarn beringte später in Polen wiedergefunden, gehören also wohl zur Herbstinvasion 1933 (DOMANIEWSKI & KRECZMER 1937: 130; RYDZEWSKI 1938: 289).

Aus dem Bestandstiefpunkt 1934 (119 Paare) wird allein von Helgoland geringfügiges Auftreten (BUB 1941: 138) und für das erste nun wieder leicht ansteigende Bestandsjahr 1935 (132 Paare) nur aus dem Baltikum (DROST & SCHÜZ 1936: 145) und von der Kurischen Nehrung (SCHÜZ 1936) etwas Zug gemeldet, wobei es sich wohl um Angehörige nördlicher bis östlicher Populationen mit abweichendem Bestandswechsel gehandelt hat. Auch von in Polen beringten Kohlmeisen gibt es aus der zweiten Jahreshälfte von 1934 nur 14 Nahfunde (DOMANIEWSKI & KRECZMER 1936: 489—490) und von 1935 unter 70 (!) Nahfunden nur 1 Fernfund (aus Italien; DOMANIEWSKI & KRECZMER 1937: 106—107). Doch könnte je 1 im Winter 1934/35 in Kassel bzw. bei Riesa/Sachsen beringtes und später in Polen gefundenes Stück im Herbst 1934 gewandert sein (DOMANIEWSKI & KRECZMER 1937: 130; RYDZEWSKI 1949 a: 103).

Vom Herbst 1936 gibt es zwar auch nur Zugmeldungen aus Lettland (BOGDANOWICZ 1937: 65) und Ostpreußen (TISCHLER 1941: 252) und einen (mittelweiten) Fund von Polen nach Schlesien (unter 52 Nahfunden; RYDZEWSKI 1938: 289; 1939: 478), doch liegen aus dem wieder stark angestiegenen Steckbyer Kohlmeisenbestand von 1936 nun selbst 2 Wiederfunde vor: der eine im Herbst 1936 53 km WSW, der andere in der ersten Jahreshälfte 1937 250 km NW (Helgoland 8278456, beringt pull. 4. 7. 36 in Steckby/Anhalt, wiedergefangen und freigelassen 20. 1., 21. 2., 16. 3., 16. und 20. 4. 37 in Bremen). Eine gewisse Emigration hat also 1936 von Steckby aus stattgefunden, wo der Bestand in diesem Jahre ja auch schon wieder eine beachtliche Höhe erreicht hatte (197 Paare).

Wenn auch im Bestandsspitzenjahr 1937 (218 Paare) in Steckby nicht mehr beringt werden konnte, so beweisen doch Meldungen aus Norwegen (HAFTORN 1950: 128), Ostpreußen (TISCHLER 1941: 252), Köslin (DROST & SCHÜZ 1938: 40), Helgoland (BUB 1941: 140) und Holland (KLUYVER 1951: 28) ganz einwandfrei, daß eine stärkere Kohlmeiseninvasion stattfand; außerdem wurde eine polnische Kohlmeise in Schleswig wiedergefunden (RYDZEWSKI 1939: 485). Auch für das immer noch gute Kohlmeisenjahr 1938 (186 Paare) wird wenigstens von Helgoland schwaches Auftreten (BUB 1941: 140—141)

gemeldet. Für das weiter abfallende Jahr 1939 (174 Paare) und für das (anhaltische und nordwestsächsische) Bestandsminimum 1940 (101 bzw. 36 Paare) fanden wir keine Zugangaben. Auch für Polen werden 1938, 1939 und 1940 keine Fernfunde gemeldet (RYDZEWSKI 1949 a, 1949 b).

Im plötzlichen Spitzenjahr 1941 (die nordwestsächsische Kurve mit 87 Paaren) wird trotz Krieg von mäßigem Zug aus Deutschland berichtet (DROST & SCHÜZ 1941: 166). Während im (nordwestsächsischen) Bestandsminimumjahr 1942 (40 Paare) nur im Osten (Woronesch, Rossitten, Frische Nehrung, Köslin) leichter Zug wohl von Angehörigen osteuropäischer Populationen erwähnt wird (DROST & SCHÜZ 1942: 144), muß der Zug im neuen (nordwestsächsischen) Spitzenjahr 1943 (78 Paare) erheblich stärker und viel weiter verbreitet gewesen sein; denn er wird in Ostpreußen (HORNBERGER 1943: 146), Falsterbo/Südschweden (416 Durchzügler; ULFSTRAND 1962: 94), der Deutschen Bucht (DROST 1943: 154) und Holland (KLUYVER 1951: 28) registriert. Das (sächsische und braunschweigische) Minimumjahr 1944 (48 bzw. 20 Paare) weist auch in Falsterbo nur sehr schwachen Durchzug auf (52 Ex.; ULFSTRAND 1962: 94).

Daß aus dem (braunschweigischen) Spitzenjahr 1945 (33 Paare) keine Angaben über Zug vorliegen, braucht in Anbetracht der unmittelbaren Nachkriegsverhältnisse nicht dessen Fehlen zu bedeuten. Aus den 3 Jahren 1946, 1947 und 1948 mit sehr niedrigem (braunschweigischem) Brutbestand (19, 14 bzw. 17 Paare) fanden wir nur für 1948 mäßigen Zug in Ottenby auf Öland/Ostschweden registriert (ULFSTRAND 1962: 109), sonst jedoch nichts; auch gibt es aus diesen Jahren keine polnischen Fernfunde (SZCZEPSKI 1951: 255—259).

Im (braunschweigischen) Spitzenjahr 1949 (23 Paare) kommt es in Nord- und Westeuropa zu einer deutlichen Invasion, wie die Angaben von den Åland-Inseln (LINKOLA 1961: 130), von Ottenby und Falsterbo (ULFSTRAND 1962: 94, 109), von der norwegischen Küste (HAFTORN 1950) und sogar aus England (CRAMP, PETTET & SHARROCK 1960: 114 bis 117) beweisen. Aus Deutschland fehlen zwar entsprechende Beobachtungsangaben infolge der hier vorerst nur spärlich erscheinenden ornithologischen Literatur, doch zeigen folgende Ringfunde, daß 1949 auch in Mitteleuropa Invasionsjahr war: So zieht im Herbst 1949 eine junge Kohlmeise von Polen nach Frankreich (SZCZEPSKI & SZCZEPKA 1957: 184—190) und werden 3 im Winter 1949/50 in Belgien, also wohl nach Herbstzug 1949 im Winterquartier, beringte Stücke später, also wohl im Geburts- und Brutgebiet, in Westfalen (2 Ex.; PREYWISCH in litt.) und Polen (VERHEYEN 1955), desgleichen 2 im Winter 1949/50 in der Tschechoslowakei beringte später ebenfalls in Polen wiedergefunden (SZCZEPSKI & SZCZEPKA 1957: 205; 1959: 278—279).

Kein Zufall dürfte es sein, daß für die schwachen (braunschweigischen) Bestandsjahre 1950, 1951, 1952 und 1953 (13, 20, 22 bzw. 24 Paare) keine Angaben aus Deutschland vorzuliegen scheinen; denn auch die Åland-Inseln, Ottenby und Falsterbo melden nur minimalen Durchzug (LINKOLA 1961: 130; ULFSTRAND 1962: 94, 109 und in litt.). Auch Ringwiedergefunden nach zieht in diesen 4 Jahren nur eine junge polnische Kohlmeise im Herbst 1950 nach Sachsen und eine andere im Frühjahr 1952 umgekehrt von der Tschechoslowakei nach Polen (SZCZEPSKI & SZCZEPKA 1957: 184—190; 1959: 278—279), ferner im Herbst 1952 wieder eine junge polnische Kohlmeise nach Belgien und im Jahre 1953 eine aus der Tschechoslowakei nach Polen (SZCZEPSKI 1963: 404—408, 424).

Bemerkenswerterweise schreiben nun aber im (braunschweigischen) Spitzenjahr 1954 (51 Paare) WEBER (1964: 268) von einer gewaltigen Invasion im Spätherbst 1954 in Mecklenburg und CRAMP, PETTET & SHARROCK (1960) von einem Einflug im Herbst 1954 wieder in England. Auch in der Schweiz überflog die Art im Herbst 1954 besonders zahlreich den Col de Cou-Bretolet (CODEL & DE CROUSAZ 1958: 103). An Einzelnachweisen zogen 2 junge westfälische Kohlmeisen im Herbst 1954 nach Belgien und umgekehrt 1 belgischer Überwinterer nach Westfalen (PREYWISCH in litt.). Außerdem wurde ein am 13. 6. 54 an der Oka, SE Moskau, wohl nestjung beringtes Stück am

7. 1. 55 bei Ansbach/Bayern (SERGEJEVA & TEPLOVA 1958), ein in Österreich 1954 nestjung beringtes später 400 km SSW in der Schweiz und ein im Winter 1954/55 in der Schweiz beringtes später in Ungarn, also wohl im Geburtsland, wiedergefunden (SCHIFFERLI 1957: 161). Diese Angaben im Verein mit einem in Nordeuropa fehlenden oder minimalen Durchzug (ULFSTRAND 1962: 94, 109) lassen erkennen, daß sich die Invasionswanderungen der Kohlmeise 1954 nur über Ost-, Mittel- und Westeuropa, nicht aber auch auf Nordeuropa erstreckten.

Während wir für 1955 und 1956 mit niedrigem (braunschweigischem) Brutbestand (gleichbleibend 350 Paare) wenigstens aus Deutschland keine Wanderungen gemeldet finden konnten (in Falsterbo ragt, nach ULFSTRAND 1962: 94, allerdings der Herbst 1956 mit fast 1500 Durchzüglern über den Durchschnitt hinaus — vielleicht als Ausgleich für die 1954 in Nordeuropa unterbliebene Invasion), ist nun das Jahr des sehr hohen (braunschweigischen) Bestandsmaximums 1957 (548 Paare) ein Invasionsjahr erster Ordnung in ganz Nord-, Ost-, Mittel- und Westeuropa (cf. z. B. RINGLEBEN 1958; VAUK 1959: ULFSTRAND 1962: 94; SCHIFFERLI 1959: 171—172; SCHMIDT 1958: 6; GODEL & DE CROUSAZ 1958: 103 usw.), einschließlich eines enormen Einfluges in Großbritannien und Irland (CRAMP, PETTET & SHARROCK 1960: 114—117). Auch wurden im Winter 1957/58 in der Schweiz beringte Stücke später in Polen (2 Ex.) und Rußland (1 Ex.), also wohl in ihren Herkunftsländern wiedergefunden (SCHIFFERLI 1961: 190—191).

Zum näheren Vergleich der Jahre 1957—1962 steht besonders die Kurve (Abb. 2) der Durchzügler in Falsterbo/Südschweden zur Verfügung (ULFSTRAND 1962: 94 und in litt.). Danach korrespondieren einerseits die niedrigen (braunschweigischen) Bestandszahlen von 1958 und 1960 (310 bzw. 323 Paare) auf das Beste mit dem äußerst geringen (Falsterboer) Durchzug in diesen Jahren (4 bzw. 7 Ex.) und andererseits die hohen Brutbestände 1957, 1959 und 1961 (548, 434 bzw. 619 Paare bei Braunschweig) mit dem Massendurchzug in denselben Jahren (890, 7535 bzw. 25 000 Ex. bei Falsterbo). Auch von 1961 auf 1962 zeigen beide Kurven übereinstimmend einen Abfall.

Dazu gibt ULFSTRAND (1962: 119) noch ausdrücklich an, daß im Herbst 1958 in Deutschland und England auch keine Kohlmeisenwanderungen registriert wurden, während im Herbst 1957 und im Herbst 1959 wieder Einflüge sogar bis England stattfanden und es im Herbst 1959 bemerkenswerten Zug auch auf Rügen gab. Für Schleswig-Holstein wird ebenfalls besonders für den Herbst 1959, aber auch für den Herbst 1961 stärkerer Kohlmeisendurchzug bestätigt; dabei wird Mitte September 1959 bei Bredstedt ein vorher auf der Kurischen Nehrung beringtes Exemplar wiedergefunden (SCHMIDT 1960: 10; 1961: 29; 1962: 10). Zu dieser Invasion gehört auch die Kohlmeise, die im Winterquartier am 27. 2. 1960 in Mouy (Oise), Frankreich, mit dem Ring SB 6357 Museum Paris gekennzeichnet und Ende April 1960 in Kaiserwinkel, Kreis Gifhorn, unweit eines unserer Untersuchungsgebiete tot gefunden wurde, also wahrscheinlich dort brüten wollte und wohl wenigstens ungefähr von hier stammte. Sicherlich auf dieselbe starke Invasion des Herbstes 1959 zurückzuführen sind noch 10 Funde im Winter 1959/60 im Elsaß/Frankreich beringter und später in Baden, Bayern, Thüringen, Tschechoslowakei (je 1), Polen und Weißrußland (je 3) wiedergefundener Stücke; umgekehrt wurde eine 1959 nestjung in Litauen markierte Kohlmeise im Winter 1959/60 in Luxemburg wiedergefangen (ISENMANN 1963; SCHIERER 1963). Ferner wurden 1 in Württemberg und 2 in Ostdeutschland 1959 geborene Exemplare im Herbst 1959 in der Schweiz kontrolliert (DE CROUSAZ 1960) sowie im Winter 1959/60 in der Schweiz beringte Stücke später in Bayern (1), Österreich (1), der Tschechoslowakei (3) und Polen (1) wiedergefunden (SCHIFFERLI 1961: 190; 1963: 191). Auch gab es im Frühjahr 1960 einen auffallend starken Durchzug — wohl Heimzug — von Kohlmeisen bei Wilhelmshaven (RIEGEL 1961). Für den gegensätzlichen Herbst 1960 betont auch DE CROUSAZ (1961) das fast völlige Fehlen von Kohlmeisenzug über die Alpen.

Für die Invasion vom Herbst 1961 gibt es außer der Parallele Braunschweig — Falsterbo (Abb. 2) eine Meldung über starken Kohlmeisenzug am Kurischen Haff (VAITKEVICIUS 1963) und den Fund eines 1961 nestjung in Litauen beringten Exemplares Anfang 1962 in der Schweiz (SCHIFFERLI 1963: 191). Ferner wurde die Kohlmeise mit Ring Helgoland 80093745, die von HENSS am 14. 5. 61 nestjung in einem unserer braunschweigischen Untersuchungsgebiete markiert war, am 14. 10. 63 und am 2. 6. 65 in Hasselt/Belgien wiedergefangen. Sie ist also offensichtlich im Herbst 1961 als Jungvogel nach Belgien gewandert und hat sich dort 420 km westlich ihres Geburtsortes als Brutvogel für ständig angesiedelt. Es liegt hier also eine noch weitere Ansiedlung wie bei der auf S. 20 erwähnten Kohlmeise 8278456 und eine genaue Entsprechung der

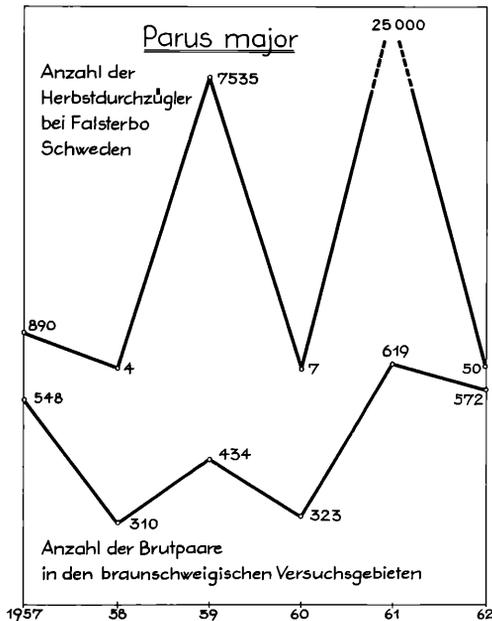


Abb. 2. Gegenüberstellung des Invasionszuges bei Falsterbo/Südschweden (obere Kurve; nach ULFSTRAND 1962 und in litt.) und des Brutbestandes in verschiedenen Vogelhegegebieten bei Braunschweig (untere Kurve) von 1957 bis 1962 bei der Kohlmeise (*Parus major*). — Comparison of the invasions of the Great Tit near Falsterbo / southern Sweden (upper curve; „Anzahl der Herbstdurchzügler“ = number of the autumn migrants; cf. ULFSTRAND and in litt.) and of the Great Tit breeding population (lower curve; „Anzahl der Brutpaare“ = number of the pairs) of some study areas provided with nestboxes near Brunswick / southeastern Lower Saxony from 1957 to 1962.

Fernansiedlung einer braunschweigischen Blaumeise 470 km WSW in Belgien vor (BERNDT & HENSS 1963: 94—95). Den wahrscheinlich bislang extremsten Fall dieser Art dürfte die Kohlmeise E 14.765 der Vogelwarte Sempach darstellen: sie wurde am 20. 5. 1961 nestjung in der Schweiz beringt und am 13. 12. 1964 rund 1470 km SW in Spanien wiedergefunden (SCHIFFERLI 1965: 161); vermutlich ist sie (entsprechend unseren von je einer Kohl- und Blaumeise geschilderten Fällen) 1961 als Jungvogel von der Schweiz nach Spanien gezogen und dort damals für immer ansässig geworden. Außerdem sind 7 im Winter 1961/62 in der Schweiz beringte Kohlmeisen später in Deutschland (4), Österreich (1), Polen (1) und Rußland (1) wiedergefunden (SCHIFFERLI 1965: 162). Auch zogen wieder von 3 im Winter 1961/62 im Elsaß beringten Kohlmeisen 1 nach

Deutschland und 2 nach Polen zurück (SCHIERER 1963). Alle diese Wiederfunde, deren Gesamtzahl sicher noch größer ist, ordnen sich also eindeutig oder höchstwahrscheinlich den starken Invasionsjahren 1957, 1959 und 1961 zu.

Aus den Jahren 1962, 1963 und 1964 mit fallendem oder sehr niedrigem Brutbestand (572, 390 bzw. 435 Paaren) haben wir keine Angaben über Kohlmeisenzug finden können. Für 1962 hätte dies wegen des immer noch relativ hohen Brutbestandes möglich sein können, wie wir es von der Blaumeise bei ähnlichem Bestandskurvenverlauf auch nachweisen konnten (BERNDT & FRANTZEN 1964: 129). Der starke Abfall von 1962 auf 1963 dürfte jedoch hauptsächlich durch den abnorm strengen Winter 1962/63 verursacht sein (BERNDT & FRANTZEN 1964: 127—128), eventuell allerdings im Verein mit einer gewissen Emigration. Nachträglich erhaltene Angaben von JABŁOŃSKI (1965 und in litt.) beweisen nun, daß an der südlichen Ostseeküste nicht nur im Herbst 1961 eine sehr starke Invasion war, sondern daß tatsächlich auch im Herbst 1962 eine mittelstarke stattfand: Es ergaben 886 im Herbst 1961 dort beringte Kohlmeisen im Winterhalbjahr 1961/62 zwölf Fernfunde, 973 im Herbst 1962 beringte Individuen im Winterhalbjahr 1962/63 aber immerhin noch sechs ebensolche Rückmeldungen; das Verhältnis von 1961er : 1962er Fernwanderern ist dort also wie 100 : 45 gewesen. Umgekehrt zog ein belgischer Überwinterer von 1962/63 nach Polen zurück (VERHEYEN 1966: 245).

#### 4. Diskussion und Folgerungen

##### 4. 1. Die Beziehungen zwischen Gradationen, Invasionen und Zug

Nach den obigen Befunden heben sich die Jahre 1932, 1937, 1941, 1943, 1949, 1954, 1957, 1959 und 1961 durch deutliche, meist sogar sehr starke Kohlmeiseninvasionen von den übrigen Jahren mit nur geringfügigen oder ohne Kohlmeisenwanderungen ab. Lassen wir die Jahre 1928 und 1945 wegen fehlender Vergleichsmöglichkeiten außer Betracht, so fallen also von 1930 bis 1964 alle *Populationsmaxima* und alle *Großinvasionen* zusammen, und zwar gibt es einerseits überhaupt kein Jahr mit *Populationskulmination*, in dem keine stärkere Invasion stattgefunden hätte, und andererseits keine Invasion in einem Jahr mit niedriger *Populationshöhe*. Dazu kommen leichte Invasionen in Jahren mit zwar nicht maximalem, aber doch hohem Brutbestand, wie z. B. 1933, 1936 und 1962.

Dabei ist aber bei der Kohlmeise keinesfalls — ebensowenig wie bei der Blaumeise (BERNDT & HENSS 1963: 97) — die Anzahl der Wanderer einfach proportional der Größe des jeweiligen Brutbestandes; denn während die Anzahl der Paare höchstens von 1 : 3 variiert, kann die Menge der Invasoren (z. B. bei Falsterbo/Südschweden) von 1 : 3500 (1960 : 1961) schwanken.

Daß überhaupt alljährlich ein gewisser Kohlmeisen-Zug stattfindet (cf. OELKE 1961: 38—40), spricht wie bei der Blaumeise (BERNDT & HENSS 1963: 97) nicht gegen die überwiegende Invasionsvogel-Natur dieser beiden Arten; denn die in Nicht-Invasionsjahren ziehenden Stücke können entweder aus jeweils nur lokal überfüllten Populationen stammen oder einzelne genetisch bedingte Jugend- bzw. Dauer-Wanderer sein. In letzterer Hinsicht sind beide Arten sicherlich auch als Teilzieher zu bezeichnen. So wird ja sogar beim Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* als ausgesprochenstem Invasionsvogel von einem kleinen Teil der Individuen in jedem Jahr ein regulärer Zug ausgeführt (SIVONEN 1941: 9, 13).

Wollen wir das Invasionsintervall der Kohlmeise berechnen, so können wir dafür nur die Teilstrecken der Kurve von 1930 bis 1943 und von 1946 bis 1964 verwenden. Da in diesen 33 Jahren 9 Großinvasionen stattfanden, ergibt sich für die Großinvasionsintervalle ein arithmetisches Mittel von 3,7 Jahren, was mit dem oben aus einem noch längeren Zeitraum errechneten arithmetischen Mittel von 3,5 Jahren für die Gradationsintervalle gut übereinstimmt. Da nach unserer Auffassung beide Werte gleich sein müssen, dürfen wir wohl mit einem arithmetischen Mittel von rund 3,5 Jahren sowohl für die Gradations- als auch für die Invasionsintervalle rechnen.

#### 4. 2. Das Reproduktionspotential als Grundlage des Gradationsrhythmus und Invasionsintervalls

Daß die Gradationen bzw. Invasionen im Mittel bei der Kohlmeise nur alle 3—4 Jahre, bei der Blaumeise jedoch bereits alle 2—3 Jahre stattfinden, hängt unseres Erachtens (cf. BERNDT & HENS 1963: 98) mit der unterschiedlichen Vermehrungsrate der beiden Arten zusammen. Die Eizahl der Kohlmeise ist zwar auch sehr hoch (nach NIETHAMMER 1937: „meist 8—10“; nach GROEBBELS, KIRCHNER & MOEBERT 1938: „6—12“), doch liegt sie unzweifelhaft etwas niedriger als die der Blaumeise (nach NIETHAMMER 1937: „10—13“; nach GROEBBELS & al. 1938: „8—15“).

Der Gradationsrhythmus und darüber hinaus der ganze populationsdynamische Zyklus scheint uns damit bei Meisen wie vielleicht überhaupt allgemein bei den zu zyklischer Massenvermehrung neigenden Arten primär grundsätzlich auf der potentiellen Reproduktionsintensität zu basieren; denn im Idealfall, das heißt im ungestörten Modellfall, ist es ja zweifellos die Vermehrungsrate und kann es als einziger positiver Faktor in diesem Geschehen überhaupt nur diese sein, die je nach ihrer Größe eine schnellere oder langsamere Wiedervermehrung von einem Bestandsminimum zum nächsten Bestandsmaximum bewirkt. Ob hierbei zusätzlich ein Lunarzykluseffekt, wie ihn SIVONEN & KOSKIMIES (1955) bei anderen Tierarten für möglich halten, mitwirken könnte (cf. auch CLOUDSLEY-THOMPSON 1961: 35—37), wäre noch zu prüfen, wenn auch eine solche Mondlichtauswirkung bei Vogelarten wie den Meisen, die weitgehend in Höhlen schlafen, nicht gerade wahrscheinlich ist.

Die auf der Vermehrungsrate beruhende, theoretisch stetige und meist sehr starke Zunahme der Individuenzahl kann dann durch abiotische und interspezifische Einwirkungen als zwar  $\pm$  intensiv wirksame, aber stets negative Faktoren einzig und allein  $\pm$  abgebremst bis aufgehoben werden, wodurch die Zyklik nur  $\pm$  verflacht bis zeitweise auch ganz ausgelöscht sein kann (cf. auch BERNDT & DANCKER 1966: 48—49).

Zu ähnlicher Auffassung über die Ursachen der Zyklenlänge im Massenwechsel ist ORNE-SORGE (1963) bei Insekten gekommen; denn für den vergleichbaren Fall „1b Durch hohe Dichte ausgelöste Gegenwirkung“ (p. 434) sagt er: „Beim Vorhandensein eines Übervölkerungsmechanismus nach Modell 1b wird die Wellenlänge durch die beiden Größen Vermehrungsdruck der Population und Ausmaß des übervölkerungsbedingten Zusammenbruches bestimmt“ (p. 452). Auch LACK (1954: 215) schreibt bei einem Vergleich zwischen Nagern und dem Schwarzwedelhirsch *Odocoileus hemionus*: „The slower rate of fluctuation in the deer would accord with their slower reproductive rate.“ Bezüglich des 3-Jahres-Rhythmus im Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* urteilt auch FRANK (1957: 113) entsprechend und sagt TISCHLER (1963): „... zeigt damit eine auffallende, in der Fortpflanzungskapazität liegende Gesetzmäßigkeit“ (p. 75), und nach Populationszusammenbruch „... bleibt schließlich nur ein kleiner Teil der Bevölkerung erhalten, der etwa 3 Jahre braucht, um wieder zu seiner maximalen Dichte anzuwachsen“ (p. 76).

Das Gradations- bzw. Invasionsintervall ist daher unseres Erachtens (cf. BERNDT & HENS 1963: 98) in erster Linie eine Funktion des artspezifischen Reproduktionspotentials.

Die zwischen Maxima und Minima hin und her schwingende Bestandskurve der Kohlmeisenpopulation wird also, um mit KALELA (1962: 26, 33) zu sprechen, von folgenden zwei Faktorengruppen bestimmt: einerseits inneren, also rein biologischen („purely biological factors“), und andererseits äußeren („external factors“), z. B. strengen Wintern. Diese Faktoren dürften sein: bei Zunahme einerseits als innere das immer hohe Reproduktionspotential der Kohlmeise, andererseits als äußere in diesem Falle nur möglichst schwach hemmende äußere Fortpflanzungs- und sonstige Bedingungen und bei Abnahme einerseits als innere wieder das hohe Reproduktionspotential und dazu die intraspezifische Dichteregulation als Gegenspieler, andererseits als äußere die in diesem Falle stärker reduzierenden Umwelteinflüsse (cf. auch FRANZ 1950). Allgemein betrachtet gehören im Sinne der Regeltechnik die extraspezifischen (= abiotische + interspezifische) Faktoren dem „Steuersystem“, die intraspezifischen Faktoren dem „Regelsystem“ der Populationsdynamik an.

#### 4. 3. Die Überdichte als Emigrationsursache

Die geschilderten Ergebnisse lassen sich nun unter dem Blickwinkel folgender Vorstellung einheitlich verstehen: Jede Vogel-, ja vielleicht Tierart überhaupt besitzt eine optimale Populationsdichte, die sich im Laufe der Stammesgeschichte an das jeweilige jährliche Nahrungsminimum angepaßt hat. Der Erreichung dieser optimalen Dichte stehen die — extraspezifischen — „Steuerfaktoren“, wie Witterungseinflüsse, Prädatoren, Nistplatz- und Nahrungskonkurrenten, entgegen. Erreicht die Populationsdichte dennoch ihren optimalen Wert, treten die „Regelfaktoren“ des — intraspezifischen — Regulationssystems in Kraft, dessen „Sollwert“ diese optimale Populationsdichte ist (cf. auch NICHOLSON 1954 und OHNESORGE 1963: 434). Als ein wichtiger bestandsreduzierender Faktor hat sich dabei für viele Tierarten die Emigration aus überfüllten Populationen erwiesen (BERNDT & DANCKER 1966).

Dies gilt auch für die Kohlmeise. Selbst wenn die oben zugrunde gelegte Vergleichsbasis nicht restlos befriedigend ist — denn eigentlich müßten die Nachweise für die Gradationen und Emigrationen durchgängig an ein und derselben Population geführt sein —, so ist die gefundene Korrelation zwischen Gradationen und Invasionen — wie auch früher schon bei der Blaumeise konstatiert (BERNDT & HENSS 1963) — so erstaunlich und ohne Ausnahme, daß dies nicht auf Zufall beruhen kann. Vielmehr müssen wir daher auch die Wanderungen der Kohlmeise als dichteabhängige Emigrationen bezeichnen und die Kohlmeise wie die Blaumeise (BERNDT & HENSS 1963), den Kleiber (*Sitta europaea*) (BERNDT & DANCKER 1960 b) und den Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) (BERNDT & DANCKER 1960 a) als in der Hauptsache dichtebedingte Invasions- oder Irruptionsvögel auffassen. Als weitere Beispiele von Emigration bei Überdichte betrachten wir z. B. die Wanderungen von Haselhuhn (*Tetrastes bonasia*) (PYNNÖNEN 1963), Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) und Birkhuhn (*Lyrurus tetrix*) (SIIVONEN 1952 b: 15—17).

Die Kohlmeise zählen auch KLUYVER (1951: 116—128) und ULFSTRAND (1962: 125; 1963: 782) zu den Invasionsvögeln, und FISHER & PETERSON (1964: 74) geben an, daß „in England . . . blue and great tits invade now and then from the continent“ Darüber hinaus schreibt LINKOLA (1961: 143) nicht nur, daß sich die Kohlmeise „mit Recht zu den Invasionsvögeln rechnen“ läßt, sondern auch, daß die Korrelation zwischen Gradationen und Invasionen „ganz evident“ ist. Für die genannten Arten müßte die Emigration bei Überfüllung nach OHNESORGE (1963: 434) als eine „durch hohe Dichte ausgelöste Gegenwirkung“ und nach NICHOLSON (1954) als eine „Density-triggered reaction“ bezeichnet werden.

Da außerdem, wie schon bei *Parus caeruleus*, *Sitta europaea* und *Garrulus glandarius* ausgeführt, zur Zeit des sommerlichen bis frühherbstlichen Aufbruchs kein Nahrungsmangel herrschen kann,<sup>4</sup> es sehr wohl aber bei nicht durch Emigration reduzierter Individuendichte im nächsten Winter oder Jahr dazu kommen könnte, möchten wir also die Ernährungsverhältnisse nicht als direkten oder „proximate“, sehr wohl aber als indirekten oder „ultimate“ Faktor für die Kohlmeiseninvasionen auffassen, wie es LACK (1954: 71—73) bezüglich anderer Arten auch annimmt und ausführlich begründet (cf. KALELA 1954 a: 17, 18, 42; 1958: 20—22; KLUYVER 1951: 126; KOSKIMIES 1955: 19—20, und besonders SCHÜZ 1952: 158—160).

Selbst beim Menschen (KURTH 1965) beruht ja letzten Endes die „innere Tragfähigkeit“ (p. 465) eines Raumes an Bevölkerung auf der Nahrungsmenge, und zwar auf der „regionalen Tragfähigkeit der Ernährungsbasis“, und „das Ausmaß der biologischen Abgabefähigkeit einer Population wird sowohl von ihrer Zuwachsrate wie der inneren Tragfähigkeit des von ihr besiedelten Raumes bestimmt“ (p. 517). Somit dürfte auch für die Wanderbewegungen mensch-

<sup>4</sup> Die bei Bestandskulminationen stattfindenden Groß-Invasionen vom Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* (SIIVONEN 1941: 16) und die Wanderungen nordischer Raufußhühner (*Tetraoninae*) starten (SIIVONEN 1952 b: 38) sogar meist bei Nahrungsüberfluß (cf. EIBL-EIBESFELDT, 1958: 22, über den Berglemming, *Lemmus lemmus*).

licher Horden und Völker die Nahrung als „ultimate cause“ wichtigster Beweggrund sein, scheint jedoch hier ebenfalls nicht als „proximate cause“ die auslösende Ursache bilden zu müssen. KURTH (1965: 490) nimmt nämlich an, daß die „reale Besiedlungsdichte“ des Ausgangsgebietes „zumeist weit geringer angesetzt werden muß, als die zu schätzende innere Tragfähigkeit bis zur ‚Sättigung‘ hypothetisch zuließe.“ Trotzdem wurde also schon gewandert; denn „Hier dürfte auch Emotionales wesentlich mitgesprochen haben!“, und „Die Empfindung ‚Sättigung‘ dürfte psychologisch außerordentlich relativ sein!“

Für diejenigen Arten der Invasionsvögel, bei denen die unter hinreichend günstigen Umweltbedingungen durch die artspezifische Vermehrungsrate entstandene, aber die zukünftigen Ernährungsmöglichkeiten überschreitende Überdichte an sich, das heißt als „proximate factor“, emigrationsauslösend wirkt, also gleichsam zu einer Eruption der Population führt, schlagen wir den Terminus „Eruptionsvogel“ (eruption birds) vor, um damit die dichtebedingten Invasionsvögel von den zahlreichen anderen Arten abtrennen zu können, deren „Invasionen“ auf andere Ursachen zurückgehen (cf. SVÄRDSON 1957, WAGNER 1962). Damit gehören zwar einerseits alle Eruptionsvögel zur großen Gruppe der „Gradationsvögel“ im Sinne von SCHÜZ (1952: 158), andererseits brauchen jedoch nicht alle Gradationsvögel gleichzeitig Eruptionsvögel zu sein; denn es wird sicherlich auch Gradationsvogelarten geben, bei denen, wenn im Verlauf einer Gradation eine Überdichte eintreten sollte, diese nicht durch Emigration, sondern auf eine andere dichtevermindernde Weise (Herabsetzung der Vermehrungsrate, Teilausschluß von der Fortpflanzung, Erhöhung der Sterblichkeit durch Nahrungsmangel, Krankheiten, Kannibalismus und ähnliche Faktoren) beseitigt wird.

#### 4. 4. Die Auslösung der Emigrationen

Im einzelnen dürften die Vorgänge bei der Auslösung einer dichtebedingten Emigration folgendermaßen ablaufen: Etwa 2—3 Wochen nach dem Ausfliegen der seither im dichten Familientrupp lebenden jungen Kohlmeisen beginnen sie sich auch normalerweise zu zerstreuen bzw. abzuwandern, was GOODBODY (1952: 279) ein „explosive dispersal“ („out from the breeding area to distances up to one mile or further“) nennt und GIBB (1954: 44—45) mit denselben Worten bestätigt (cf. DELMÉE 1940). Auch FRANZ (1950: 154) schreibt: „So mag die bei vielen Vögeln übliche Zusammenscharung nach der Fortpflanzungszeit bereits genügend abstoßende Massenwirkung haben.“ Als Parallele hierzu stellte FRANK (1954: 388) bei in Gehegen gehaltenen Feldmäusen (*Microtus arvalis*) fest, daß durch einfaches Anwachsenlassen einer Population künstlich ein Expansionsdrang erzeugt werden kann.

Wenn diese selbständig gewordenen jungen Kohlmeisen dann bei allgemein sehr hoher Populationsdichte überall wieder auf Revierpaare und zahlreiche gleich alte Artgenossen treffen, so scheinen sie, durch die dauernde gegenseitige optische und akustische Fühlungnahme und durch die häufigen auf Platz- und Nahrungskonkurrenz zurückgehenden Streitigkeiten stimuliert, in einen stark übererregten Zustand versetzt zu werden. Da aber, je geringer die Nahrungsmenge ist, die Nahrungskonkurrenz und damit die Streithäufigkeit um so größer wird (HINDE 1952, zit. nach J. Orn. 97, 1956: 99), müssen sowohl die innere Erregung als auch die aktive Vertreibung stärker bei geringerem als bei größerem Nahrungsangebot sein (cf. ULFSTRAND 1962: 70—74). An dieser Stelle kann also durchaus auch ein direkter Nahrungsfaktor in dem an sich dichteabhängigen Mechanismus der Emigrationsauslösung mit enthalten sein, wodurch zugleich die adaptive Herausbildung der Dichte-Emigrationen aus den sicherlich phylogenetisch älteren reinen Hungerwanderungen angedeutet ist (cf. EIBL-EIBESFELDT 1958: 22, über den Ursachenkomplex für die Auslösung der Wanderungen des Berglemming *Lemmus lemmus*, weiterhin COHRS & KÖHLER 1959: 11—12, über Nager und ferner allgemein KALELA 1954 a und 1954 b, KLOPPER 1962: 62, SCHWERDTFEGER 1963: 378—379, TISCHLER 1963: 78, DAVIS 1964: 65 ff. und GERLACH 1965: 429—432). Wir glauben daher,

diese Erscheinungen bei Meisen in gewissen Bezug zum SELYESchen Adaptionssyndrom (SELYE 1946) respektive zu der mit Hypoglykämie einhergehenden GREENSchen „shock disease“ (GREEN & LARSON 1938) setzen zu dürfen und möchten im Zusammenbruch von Säugerpopulationen (cf. CHRISTIAN 1950) eine gewisse Parallele zur Emigrationsauslösung bei Eruptionsvögeln sehen, welche Ansicht auch schon SCHÜZ (1952: 159—160) äußert.

Diese durch die Überdichte eingetretene Hypersensibilität bewirkt dann ihrerseits eine hormonale Umsteuerung vom normalen schwachen Strichtrieb der Kohlmeise in einen (sonst nur latent bleibenden) starken Zugtrieb (cf. BERNDT & DANCKER 1960 a: 106). „Die latente Bereitschaft kann jederzeit ausgelöst werden“, schreibt WAGNER (1962: 88) auch bezüglich der englischen Standvogelpopulation der Stockente (*Anas platyrhynchos*).

Derartige neuroendokrine Vorgänge dürften nicht allzu selten sein und sind bei Wanderheuschrecken (*Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria* und anderen; FRANZ 1940: 665—668) und Nagetieren (FRANK 1953: 112—118, 122—126) durch künstliche Dichteerhöhung sogar beliebig erzeugbar. So gibt es von den Schnecken (*Succinea putris*; ANDRZEJEWSKA 1958) über die Insekten und Nagetiere bis hin zum Menschen (LORENZ 1963: 372—373) zahlreiche Beispiele dafür, daß es über psychisch wirkende „Gedränge-Faktoren“ zu Verhaltensumstellungen, speziell zum Emigrieren kommt, das damit zu den typischen „Übervölkerungseffekten“ (TISCHLER 1963: 76, 78) bzw. „Masseneffekten“ (SCHWERDTFEGER 1963: 377) gehört. Dabei dürften im Falle der Meisen „Interferenz“ — das heißt die unmittelbare Einwirkung der Artgenossen aufeinander — und „Konkurrenz“ — das bedeutet die auch von anderen Artgenossen beanspruchte Nutzung einer Sache — stark miteinander verschränkt sein (cf. SCHWERDTFEGER 1963: 377—378).

Bei Meisen äußert sich ihr ungewöhnlicher Erregungszustand in Gradations-/Invasionsjahren auch in einem besonders rastlosen Bewegungsverhalten, indem die Vögel dann überall an die Häuser und in die Wohnungen kommen, wo sie sich durch ihr Umherfliegen, Hämmern und Naschen sehr auffällig machen (bezüglich der Blaumeise cf. LACK 1958: 92). Dieses besondere Verhalten, das wahrscheinlich auch mit der bei Übervermehrung eintretenden Erweiterung der artspezifischen „ökologischen“ bzw. „biotopischen Amplitude“ (cf. KALELA, 1963: 82, 85, bezüglich des Berglemmings, *Lemmus lemmus*) zusammenhängt, kennen die Nordamerikaner auch von ihrer Chickadee (*Parus atricapillus*) — jedoch nur aus den Jahren, in denen diese Art bei sehr hoher Individuendichte ausnahmsweise Invasionswanderungen ausführt (ODUM 1941/42, 1942; BLAKE 1952; GRISCOM 1952; LAWRENCE 1958: 419—421; KLUYVER 1961: 547—548).

In diesem Faktorenkomplex der Emigrationsauslösung durch Überdichte spielt das artspezifische Territorialverhalten sicherlich oft eine besonders wichtige Rolle (cf. KLUYVER 1951: 116; KALELA 1954, 1958; HOWARD 1960; JOHNSTON 1961; WYNNE-EDWARDS 1962; TISCHLER 1963: 79). Bei den Meisen und dem Kleiber (*Sitta europaea*) (cf. LÖHRL 1957: 15—16) dürfte dieses unter den Verhältnissen einer hohen Populationsdichte schon im Hochsommer und Frühherbst, einer Zeit besonders häufiger Streitigkeiten bei Reviersuche der jungen und Revierbehauptung der alten Vögel (cf. HINDE 1952, zit. nach J. Orn. 97, 1956: 100, 101, 103; KLUYVER & TINBERGEN 1953: 273; KALELA 1958: 29, 32; GIBB 1956: 420; 1960: 203—204), ± weitgehend verhindern, daß sich die selbständig gewordenen Jungvögel eigene Territorien zwischen denen der alten Revierinhaber errichten. Hierbei kann es zu tödlichen Kämpfen kommen, wie wir es beim Kleiber (*Sitta europaea*) nachweisen konnten (BERNDT & DANCKER 1960 b: 196). Entsprechende Vorgänge fand PINOWSKI (1965) beim Feldsperling (*Passer montanus*) und zitiert andere Autoren für weitere Arten.

So werden zweifellos die direkten Vertreibungen durch die Alteinsässigen ihr Teil dazu beitragen, daß bei hoher Populationsdichte, und zwar bei „kritischer“, das heißt überoptimaler Dichte, das „explosive Dispersal“ (cf. oben) der Jungvögel in eine „eruptive Migration“, wie KLUYVER (1951: 122) es nennt, übergeht. Damit ist die Invasion im Gange, die nun, nachdem der Zugtrieb einmal ausgelöst ist, ± zugartig weiter ablaufen, jedenfalls über weite Strecken führen kann und sich nicht nur auf das Abwandern aus den überfüllten Gebieten zu beschränken braucht.

#### 4. 5. Die Auswirkungen der Invasionen auf die Populationsentwicklung

Nach unserer obigen Gegenüberstellung von Bestandskurve und Invasionsjahren (Abb. 1) scheinen uns bei der Kohlmeise aber nicht nur Beziehungen zwischen höher Siedlungsdichte und dem Eintreten von Invasionswanderungen zu bestehen, sondern auch umgekehrt diese einen außerordentlichen Einfluß auf die Bestandsentwicklung der Art zu haben. So dürften alle starken Bestandsrückgänge von einem Jahr zum anderen, sofern bzw. soweit sie nicht wie 1928/29, 1939/40, 1941/42, 1946/47 und 1962/63 Auswirkungen eines abnorm strengen Winters gewesen sind (cf. BERNDT 1941, 1949; BERNDT & FRANTZEN 1964), auf Konto von Emigrationen gehen. Ein etwaiges schlechtes Brutergebnis des Vorjahres kann jedenfalls für einen Rückgang nach einem Normalwinter nicht verantwortlich gemacht werden, da bei überdurchschnittlicher Siedlungsdichte der Kohlmeise — und eine solche bestand in allen Jahren vor einem starken Rückgang — die Vermehrungsrate des Vorjahres keinen Einfluß auf die Höhe des Brutbestandes des Folgejahres hat (KLUYVER 1951: 119—120; cf. auch MEUNIER 1960).

Selbstverständlich können Emigration und Wintereinwirkung auch gemeinsam reduzierend auf den Bestand einwirken (z. B. bei der Blaumeise wahrscheinlich von 1962 auf 1963; BERNDT & FRANTZEN 1964: 129), wobei dann diese beiden Faktoren oft schwer auseinanderzuhalten sein werden. Im allgemeinen dürfte ein größerer Abgang von Individuen bzw. ein deutlicher Bestandsrückgang im Juni und in den folgenden Hochsommer- und Frühherbstmonaten stark für Emigration sprechen, ein solcher von November bis März dagegen für Winterflucht, Winterverluste oder/und Abwanderung zum Brüten in einem anderen als dem Überwinterungsgebiet.

Im ganz rohen Durchschnitt betrachtet, scheint bei der Kohlmeise die Population von einem Jahr zum anderen — wenn keine besonderen Emigrations- und Winterverluste eingetreten sind: um mindesten  $\frac{2}{3}$  des Vorjahrsbestandes zuzunehmen — wenn jedoch inzwischen eine nennenswerte Emigration stattgefunden hat: höchstens noch  $\frac{2}{3}$  der Vorjahrsbestandshöhe zu betragen. Bei der Blaumeise fanden wir dagegen unter entsprechenden Umständen eine Zunahme auf das Doppelte bzw. eine Abnahme auf die Hälfte (BERNDT & HENSS 1963: 98). Die Fluktuationen sind also bei der Blaumeise nicht nur kürzer im Rhythmus, sondern auch krasser im Ausmaß, welche beiden Erscheinungen gleichermaßen im größeren Reproduktionspotential der Blaumeise gegenüber der Kohlmeise begründet sein dürften (cf. p. 25).

Dem Bestandsrückgang im Invasionsursprungsgebiet, dem Eruptionsgebiet, durch Emigration kann nun im Auffanggebiet einer Invasion eine Bestandszunahme durch Immigration gegenüberstehen (Ansiedlungsbeispiele sind: anhaltische Kohlmeise in Bremen, cf. p. 6; braunschweigische Kohlmeise in Belgien, cf. p. 10; russische Kohlmeisen in Mitteleuropa, LICHATSCHEW 1957, zit. nach RENDAHL 1959: 375; braunschweigische Blaumeise in Belgien, BERNDT & HENSS 1963: 94—95; sibirische Kleiber (*Sitta europaea* ssp.) in Schweden, SVÄRDSON 1957: 326; sibirische Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) in Deutschland, BERNDT & SEVERIT 1958; außerdem cf. KLUYVER 1951: 112—128; SVÄRDSON 1957: 326).

Bei jedem Eintreten von Emigration bzw. Immigration oder eines kombinierten Falles muß also die Bestandsentwicklung der betreffenden Kohlmeisenpopulationen ohne Berücksichtigung des Invasionsvogelverhaltens der Art verständlich bleiben (z. B. STEFKE 1964: 32, 34) oder zu Trugschlüssen über jahreszeitliche und jährweise Mortalität und ähnliche Fragen führen. Aus ihren Untersuchungsgebieten in Schweden, Holland, England und der Schweiz melden nun ULFSTRAND (1962: 78), KLUYVER (1951: 117—118, 126), GOODBODY (1952: 282—284), HINDE (1952, zit. nach J. Orn. 97, 1956: 105), GIBB (1954: 44—45; 1960: 204), LACK, GIBB & OWEN (1957: 317), CRAMP, PETTET & SHAR-

ROCK (1960) und PLATTNER & SUTTER (1946/47), daß sommerliche und herbstliche Aus- und Einwanderungen hauptsächlich junger Kohlmeisen nicht nur alljährlich vorkommen, sondern auch, daß sie tatsächlich jahrweise verschieden groß sind. Darüber hinaus wird von KLUYVER, GIBB und ULFSTRAND ausdrücklich darauf hingewiesen, daß ein unterschiedlich starkes Verschwinden von Kohlmeisen aus einer Population zu dieser Jahreszeit weniger auf einem jahrweisen Wechsel der Mortalitätsrate als vielmehr auf der jahrweise unterschiedlichen Emigrationsquote beruht. KLUYVER (1961: 547—548) zeigt dies auch für die nordamerikanische Chickadee (*Parus atricapillus*) besonders deutlich auf. Solche Erscheinungen, zu denen noch der Puffermechanismus („Buffer Mechanism“, das heißt das Abstoßen bzw. Hinüberwandern aus überfüllten Gebieten in schwächer besiedelte suboptimale Biotope; KLUYVER & TINBERGEN 1953: 272 ff.) kommt, können die Erfassung der tatsächlichen Höhe der Mortalität außerordentlich erschweren, wenn nicht unmöglich machen (cf. BERNDT & STERNBERG 1965: 285) und müssen besonders bei Untersuchungen (z. B. PERRINS 1963, 1965, 1966; LACK 1964) über die jahrweise Verschiedenheit der Mortalität junger Kohlmeisen zwischen Ausfliegen und Winteranfang unseres Erachtens mehr berücksichtigt werden.

#### 4. 6. Die Emigration als Mechanismus und Adaptation zur intraspezifischen Dichteregulation

Nachdem wir, von den Erscheinungen der Kohlmeisen-Wanderungen ausgehend, diese Art als dichtebedingten Invasionsvogel erkannt und die Invasionen in ihren Abläufen, Ursachen und Auswirkungen erörtert haben, bleibt zu fragen, ob diese Migrationen nur zwangsläufige, zwecklose Folgeerscheinungen einer Überdichte der Population sind oder ob sie eine biologische Bedeutung haben, das heißt eine art-erhaltungsbegünstigende Funktion besitzen und sich in adaptiver Evolution zum heutigen Zustand entwickelt haben können. Unseres Erachtens ist letzteres der Fall.

Als kleine, auch in unbelaubtem Gelände lebende und daher stark feindgefährdete, ebenso aber als überwinternde und daher stark witterungsanfällige Vögel konnten sich unseres Erachtens die Meisen überhaupt nur unter gleichzeitiger Herausbildung eines sehr hohen Reproduktionspotentials entwickeln, um nicht den oft sehr ungünstigen Lebensbedingungen ganz zu erliegen. Bei günstigen Umweltsverhältnissen mit unterdurchschnittlicher Mortalitätsrate würde diese hohe Vermehrungsrate ohne Gegenregulation jedoch schon in 2—3 Jahren immer wieder zu einer untragbaren Übervölkerung führen. Zwar wirken der Nativität die sich zur Siedlungsdichte indirekt proportional verhaltenden Faktoren wie Nistgelegenheit, Eizahl, Brutenzahl, Bruterfolg und Gesundheitszustand entgegen, doch geschieht dies oft nur in ungenügendem Maße. Zum ausschlaggebenden Faktor für innerartliche Dichteregulation entwickelte sich daher ihr Verhalten als dichtebedingte Invasionsvögel, das heißt als Eruptionsvögel, als welche sie jederzeit durch dichteabhängige Emigrationsauslösung ihre zu hohe Individuenzahl herabsetzen können. Die Invasionswanderungen der Meisen dürften somit deren in Zusammenhang mit der lebensnotwendigen sehr hohen Vermehrungsrate erworbenen wichtigsten intraspezifischen Regulationsmechanismus gegen die ihnen stets drohende Übervölkerung darstellen (cf. zu diesen Fragen allgemein LEOPOLD 1933; KOSKIMIES 1955: 3—5; bezüglich der Kohlmeise KLUYVER 1951: 112—128).

Gleichzeitig treten damit weitere, die Artexistenz begünstigende Momente von Selektionswert in Erscheinung: (a) durch die hohe Vermehrungsrate können auch die sich in suboptimalen Biotopen und Gebieten ansiedelnden Invasoren „Neuland-Populationen“ begründen, wodurch der Selektion die Möglichkeit gegeben wird, bei diesen eine (immer bessere) Anpassung an die neuen Verhältnisse und damit für die Art eine Verbreiterung des „ökologischen Spektrums“ zu bewirken; (b) durch die in den Inva-

sionsendgebieten ansässig werdenden Exemplare erfolgt eine Ausweitung<sup>5</sup> des Verbreitungsgebietes bis zu den Existenzgrenzen (cf. allgemein ELTON 1963; bezüglich des Berglemmings, *Lemmus lemmus*, LACK 1954: 215; KALELA 1963: 84); (c) durch die ins Heimatgebiet zurückkehrenden Emigranten besteht eine zusätzliche Notfallsicherung der Stammpopulation gegen dort inzwischen eventuell eingetretene katastrophale Winterverluste (cf. BERNDT & FRANTZEN 1964); (d) durch die sich in anderen Teilen des Artareals ansiedelnden Wanderer resultiert allgemein ein weiträumiger Siedlungsdichteausgleich (cf. RÜPPELL 1934: 65, 66; BERNDT 1941: 117; PLATTNER & SUTTER 1947/48: 24; SIIVONEN 1952 b: 43—44) und (e) durch die Verluste während der Wanderungen wird die meist großräumig überhöhte Individuenzahl herabgesetzt (zum Überlebenswert des Emigrationsverhaltens für Individuum und Population einer Eruptionstierart gegenüber einer nicht emigrationsfähigen Spezies cf. auch CLOUDSLEY-THOMPSON 1961: 34—35). Wir möchten daher das Invasionsvogelverhalten der Meisen im Sinne von LACK (1965: 237, 244), der hierauf zwar nicht eingeht, als „population interactions“ zu den „ecological adaptations“ rechnen.

Der Zusammenhang zwischen hoher Vermehrungsrate und Eruptionswanderungen und die Funktion der Invasionen bei *Parus major*, *P. caeruleus* und wohl auch bei der Tannenmeise (*P. ater*) als innerartlicher Regulator der Siedlungsdichte erhellt ferner daraus, daß sich Invasionen hauptsächlich bei diesen Meisenarten mit ihrer sehr hohen Eizahl (8—16 im Gelege) und ihrer hohen Brutenzahl (2—3 im Jahre) finden. Bei Meisenarten mit geringeren Eizahlen (5—8) und meist nur 1 Jahresbrut wie Haubenmeise (*Parus cristatus*), Sumpfmeise (*P. palustris*) und Weidenmeise (*P. montanus*) kommen sie normalerweise nicht vor bzw. anscheinend nur in den äußerst seltenen Jahren, in denen auch bei ihnen einmal eine Übervölkerung eintritt, wie es von *Parus cristatus* und *P. montanus* schon bekannt geworden ist (RINGLEBEN 1958: 3; LINKOLA 1961: 138—139; bezüglich *P. atricapillus* cf. p. 28).

Die oben für *Parus major* und *P. caeruleus* gefundene Korrelation scheint damit für alle einheimischen *Parus*-Arten zu gelten: Je höher die durchschnittliche Vermehrungsrate bzw. je größer das Reproduktionspotential einer Spezies, desto kürzer ihr mittleres Gradations- und Invasionsintervall.

Gleichermaßen im Rückblick wie im Ausblick erscheinen uns die verschiedenen Meisenarten wegen ihres häufigen Vorkommens, der leichten Markierungsmöglichkeit und der guten Wiederfindsaussichten in vielfältigster Hinsicht als geradezu ideale Untersuchungsobjekte der Invasionsforschung.

## 5. Zusammenfassung

1. Auf Grund alljährlicher umfangreicher Nisthöhlenkontrollen in Anhalt, NW-Sachsen und SE-Niedersachsen wird für das Zentrum des südlichen Norddeutschland eine Bestandskurve von *Parus major* über die Zeit von 1927 bis 1964 aufgestellt.

2. Diese Bestandskurve von *Parus major* zeigt Populationsmaxima in den Jahren 1928, 1932, 1937, 1941, 1943, 1945, 1949, 1954, 1957, 1959 und 1961.

3. Eine Literaturdurchsicht belegt starke (bzw. schwächere) Invasionen von *Parus major* für die (zweiten Hälften der) Jahre 1932, (1933), (1936), 1937, 1941, 1943, 1949, 1954, 1957, 1959, 1961 und (1962).

<sup>5</sup> Wie extrem weit bei Invasionen die zur Ansiedlung führende Streuung (wohl meist Jugend-Streuung = immatures' dispersal; BERNDT & STERNBERG 1965: 290) reichen kann, zeigen die oben erwähnten Fälle: Kohlmeise 250 bzw. 420 km, Blaumeise 470 km, sibirische *Sitta europaea* mindestens 2000 km, *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* mindestens 3000 km. Solche Fernansiedlungen sind auch für populations- und evolutionsgenetische Fragen von erheblicher Wichtigkeit (cf. VOIPIO 1952). Doch sind die Dispersions-Prozesse und damit die Genfluß-Vorgänge erst von wenigen Tierarten (z. B. dem Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca*; BERNDT & STERNBERG 1966) etwas genauer bekannt, was neuerdings auch gerade MAYR (1963: 177, 477, 565—571) wieder betont.

4. Soweit vergleichbar, fallen also bei *Parus major* in fast 4 Jahrzehnten die Kulminationspunkte aller ihrer Gradationen und alle ihre bekannten Großinvasionen zusammen; Gradationsintervall und Invasionsintervall betragen daher beide gleichermaßen im Mittel rund 3,5 Jahre.

5. Darüber hinaus finden bei zwar nicht maximalem, aber doch recht hohem Brutbestand schwächere Invasionen statt, während aus Jahren mit durchschnittlicher oder unterdurchschnittlicher Häufigkeit von *Parus major* keine oder kaum Wanderungen bekannt sind.

6. Die außerdem wohl auch in allen anderen Jahren vereinzelt vorkommenden Zugfälle von *Parus major* können dadurch erklärt werden, daß diese Stücke entweder individuell eine stärkere genetische Zugveranlagung besitzen oder aber aus Gebieten mit lokaler Überdichte stammen.

7. *Parus major* ist daher wie *Parus caeruleus* außer Teilzieher hauptsächlich Invasionsvogel.

8. Die unterschiedliche Länge des Gradations-/Invasionsintervalles bei den *Parus*-Arten bzw. allgemein die Dauer eines Populationszyklus bei Gradationstieren erscheint im Rahmen vergleichbarer Arten als Funktion ihres Reproduktionspotentials: je stärker die Vermehrung, um so kürzer die Zyklus bzw. das Gradations- und Invasionsintervall.

9. Die Invasionen von *Parus major* sind daher wie die von *Parus caeruleus* und anderen *Parus*-Arten, von *Sitta europaea* und *Garrulus glandarius* als dichtebedingte Emigrationswanderungen mit zugartigem Verlauf anzusehen.

10. Wenn auch der bei Übervölkerung drohende Nahrungsmangel tiefster Grund und damit der „ultimate“ Faktor solcher Invasionen sein dürfte, so ist bei der Auslösung der Emigration im Sommer und Herbst die Nahrung noch so reichlich vorhanden, daß der ausschlaggebende „proximate“ Faktor nicht sie, sondern wie sich in adaptiver Evolution herausgebildet haben dürfte, die Überdichte als solche sein muß.

11. Für die Auslösung einer solchen dichtebedingten Invasion dürfte ein sich durch Revierkämpfe und eventuell Nahrungsmangel sicherlich verstärkender psychisch wirkender Gedrängefaktor ausschlaggebend sein, der über eine Hypersensibilisierung eine neuroendokrine Umschaltung vom Stand-/Strichvogelverhalten auf den Zugtrieb vornimmt und damit Emigration und Invasion veranlaßt.

12. Für Vogelarten, bei denen Übervölkerung normalerweise zu Populationseruptionen in Form von Emigrationen und Invasionen führt, wird die Bezeichnung Eruptionsvögel als Untergruppe der Invasions- oder Irruptionsvögel vorgeschlagen.

13. Während bei Invasionen von *Parus major* die Individuen- bzw. Siedlungsdichte im Eruptionsgebiet erheblich absinkt, kann sie im Immigrationsgebiet ansteigen.

14. Von den Invasoren geht ein Teil auf der Wanderung zugrunde, ein weiterer Teil kann sich im Durchzugsland oder Invasionsendgebiet ansiedeln (*Parus major* bis 420, *Parus caeruleus* 470, *Sitta europaea* 2000 und *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* 3000 km entfernt vom Geburtsort), und ein eventueller Restteil zieht zurück.

15. Die biologische Bedeutung solcher Invasionen dürfte außer in der unmittelbaren Herabsetzung der Siedlungsdichte im Ausgangsgebiet in der Ausdehnung des Artareals, in Siedlungsdichteausgleich und Blutauffrischung innerhalb dieses, in der Rückversicherung der Stammpopulation gegen Winterverluste durch Rückkehrer und im allgemeinen Aderlaß der meist weithin übervölkerten Art liegen.

16. Zusammenfassend wird folgende Erklärung gegeben: Meisen benötigen zur Arterhaltung als ebenso stark feindgefährdete wie witterungsanfällige Vögel zum Ausgleich der häufigen Notzeiten eine sehr hohe Vermehrungsrate. Diese führt jedoch unter normalen bis optimalen Verhältnissen immer wieder in wenigen Jahren zu einer Übervölkerung. Zum wichtigsten intraspezifischen Dichteregulationsmechanismus hat sich daher bei ihnen in evolutiver Adaptation das dichteabhängige Emigrationsverhalten entwickelt, dessen Auswirkungen die bekannten Meiseninvasionen sind.

## 6. Summary

### The Great Tit, *Parus major*, as Invasion Bird

1. On the basis of comprehensive annual nest-checks in Anhalt, NW Saxony and SE Lower Saxony, a population curve is drawn up for the center of southern North Germany for the Great Tit from 1927—1964 (Abb. 1).

2. This Great Tit curve shows population maxima in the years 1928, 1932, 1937, 1941, 1943, 1945, 1949, 1954, 1957, 1959 and 1961.

3. A perusal of the literature verifies strong (or weaker) invasions of the Great Tit for the (second half of the) years 1932, (1933), (1936), 1937, 1941, 1943, 1949, 1954, 1957, 1959, 1961 and (1962) (Abb. 1, 2).

4. Thus in the case of the Great Tit over almost 4 decades, the culmination points of all their gradations and all their known major invasions, to the extent they are comparable, coincide; the gradation interval and the invasion interval thus likewise both amount to about 3.5 years on the average.

5. Furthermore, in breeding counts which, to be sure, are not maximal but quite high, weaker invasions take place, while from years of average or below average Great Tit frequency no movements are known or hardly any.

6. The occasional cases of Great Tit migrations occurring also in all the other years can be explained by the fact that these birds either possess as individuals a stronger genetic migratory inclination or come from areas of local excess population density.

7. The Great Tit, therefore, like the Blue Tit, besides being a partial migrant, is principally an invasion bird.

8. The differing length of the gradation/invasion interval in tits, or in general the duration of a population cycle in gradation animals, appears in the context of comparable species as a function of their reproduction potential: the greater the reproduction the shorter the cycle or the gradation and invasion interval.

9. The invasions of the Great Tit, like those of the Blue and other tits, the Nuthatch and the Jay, are therefore to be regarded as density-conditioned emigration movements which take a migratory course.

10. Granting that the threat of food shortage in overpopulation may be the most profound reason and thereby the "ultimate factor" in such invasions, when emigration is induced in summer and fall food is still so abundantly available that not this but excess population as such must be the decisive "proximate factor", as it may have emerged from adaptive evolution.

11. For the inducing of such a density-dependent invasion, a psychologically acting pressure factor, surely strengthened through territorial conflict and probably food shortage, if such be the case, may be decisive. This pressure factor causes through hypersensitization a neuro-endocrine shifting from resident or local-migrant behavior to a migratory drive and thereby causes emigration and invasion.

12. For species whose overpopulation normally leads to population eruptions in the form of emigration and invasion, the designation "eruption bird", as a subdivision of invasion or irruption birds, is proposed.

13. While in a Great Tit invasion the density of individuals or of population goes down considerably in the eruptive area, it can rise in the area of immigration.

14. Of the invaders, part perish during the movement, a further part can settle in the passage area or in the invasion objective (Great Tits up to 420, Blue Tits 470, Nuthatches 2,000 and Nutcrackers 3,000 km from birthplace) and a possible remainder returns.

15. The biological significance of such invasions may lie, apart from the immediate reduction of population density in the departure area, in the extension of the range of the species, in equalization of population density and infusion of fresh blood therein, in the re-insurance of the original population against winter losses through returning birds, and in a general blood-letting of the usually wide-spread overpopulated species.

16. Summing up, the following explanation is given: tits, as birds heavily threatened by enemies and susceptible to weather, require for the preservation of the species in order to offset their frequent times of need a very high rate of reproduction. This leads, however, under normal to optimum circumstances, time and again in a few years to an overpopulation. Therefore density-conditioned emigration behavior has developed in tits through evolutionary adaptation into the most important intra-specific population density regulation mechanism, whose effects are the well-known tit invasions.

## 7. Literatur

- Andrzejewska, L. (1958): An instance of mass migration by *Succinea putris* L. Ekolog. Polsk., B 4 (1), p. 63—66 (zit. nach Ref. in A. Hillbricht & L. Roguska-Wasilewska, Polish bibliography of selected ecological problems for 1958; Warschau [Inst. Ecol. Univ.]; 138 p.).
- Berndt, R. (1941): Über die Einwirkung der strengen Winter 1928/29 und 1939/40 und den Einfluß der Winterfütterung auf den Brutbestand der Meisen. Gefied. Welt 70, p. 59—61, 63—65, 80—81, 91—92, 101—103, 117—118. — (1949): Zwölf Jahre Kontrolle des Höhlenbrüterbestandes eines nordwestsächsischen Parkes. Beitr. Vogelk. 1, p. 1—20.
- Berndt, R., & P. Dancker (1960 a): Analyse der Wanderungen von *Garrulus glandarius* in Europa von 1947 bis 1957. Proc. XII Intern. Orn. Congr., Helsinki 1958, p. 97—109. — (1960 b): Der Kleiber *Sitta europaea* als Invasionsvogel. Vogelwarte 20, p. 193—198. — (1966): Die Expansion der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*) — eine notwendige Folge ihrer Populationsdynamik. Vogelwelt 87, p. 48—52.
- Berndt, R., & M. Frantzen (1964): Vom Einfluß des strengen Winters 1962/63 auf den Brutbestand der Höhlenbrüter bei Braunschweig. Orn. Mitt. 16, p. 126—130.
- Berndt, R., & F. Frieling (1939): Siedlungs- und brutbiologische Studien an Höhlenbrütern in einem nordwestsächsischen Park. J. Orn. 87, p. 593—638.
- Berndt, R., & M. Henß (1963): Die Blaumeise, *Parus c. caeruleus* L., als Invasionsvogel. Vogelwarte 22, p. 93—100.
- Berndt, R., & H. Severit (1958): Brut eines Invasionspaares des Tannenhähers (*Nucifraga caryocatactes*) 1948 in Schöppenstedt, Kreis Wolfenbüttel. J. Orn. 99, p. 218.
- Berndt, R., & H. Sternberg (1965): Schematische Darstellung der Ansiedlungs-Formen bei weiblichen Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 106, p. 285—294. — (1966): Der Brutort der einjährigen weiblichen Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in seiner Lage zum Geburtsort. J. Orn. 107, p. 292—309.
- Blake, C. H. (1952): A population balance for the Black-capped Chickadee. Bird-Banding 23, p. 165—168 (zit. nach Lawrence 1958).
- Bogdanowicz, H. (1937): Vom Sommer- und vom Herbstzuge 1936 in Lettland. Vogelzug 8, p. 64—66.
- Bub, H. (1941): Die Kohlmeise (*Parus m. major* L.) als Überwinterer auf Helgoland. Vogelzug 12, p. 136—144.
- Christian, J. J. (1950): The adrena-pituitary system and population cycles in Mammals. J. Mammalogy 31, p. 247—259 (zit. nach Frank 1953).
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1961): Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. New York & London (Acad. Press); 236 p.
- Cohrs, P., & H. Köhler (1959): Tod und Todesursachen der Säugetiere. In: W. Küken-thal & Th. Krumbach, Handbuch der Zoologie 8. Bd. 11 (5); 36 p.
- Cramp, S., A. Pettet & J. T. Sharrock (1960): The irruption of Tits in autumn 1957. Brit. Birds 53, p. 49—77, 99—117, 176—192 (zit. nach Ref. in Vogelwarte 20, 1960, p. 300, und nach Ulfstrand 1962).
- Crousaz, G. de (1960): Activités de l'Observatoire ornithologique alpin du Col de Bretolet en 1959. Oiseaux 25, p. 169—194 (zit. nach Isenmann 1963). — (1961): Activités de l'Observatoire ornithologique alpin du Col de Bretolet en 1960. Oiseaux 26, p. 66—78 (zit. nach Ref. in Vogelwarte 21, 1962, p. 341).
- Davis, D. E. (1964): The physiological analysis of aggressive behavior. In: W. Etkin, Social behavior and organization among Vertebrates, p. 53—74. Chicago & London (Univ. Chicago Press); 307 p.
- Delmée, E. (1940): Dix années d'observations sur les moeurs de la Mésange charbonnière et de la Mésange bleue, *Parus major major* L. et *Parus caeruleus caeruleus* L., par les nichoirs et la baguage. Gerfaut 30, p. 97—129, 169—187 (zit. nach Ref. in Vogelzug 13, 1942, p. 89—91).
- Domaniewski, J. (1934): Compte rendu de l'activité de la Station pour l'Étude des Migrations des Oiseaux pour l'année 1933. Act. Orn. Mus. Zool. Polon. 1, p. 321—364.
- Domaniewski, J., & B. Kreczmer (1936): Compte rendu de l'activité de la Station pour l'Étude des Migrations des Oiseaux pour l'année 1934. Act. Orn. Mus. Zool. Polon. 1, p. 467—510. — (1937): Ebenso 1935. Act. Orn. Mus. Zool. Polon. 2, p. 87—132.
- Drost, R. (1932): Wanderungen deutscher Kohlmeisen und Blaumeisen (*Parus m. major* L. und *Parus c. caeruleus* L.). Vogelzug 3, p. 169—173. — (1943): Über die Tannenmeisen-Invasion 1943 in der Deutschen Bucht. Vogelzug 14, p. 153—155.
- Drost, R., & E. Schütz (1933): Weitere Fernfunde der Kohlmeise und Blaumeise. Vogelzug 4, p. 84—85. — (1936): Vom Vogelzug im Winterhalbjahr und Frühjahr (1935/36).

- Vogelzug 7, p. 144—146. — (1938): Vom zweiten Halbjahr 1937. Vogelzug 9, p. 39—41. — (1941): Vom Herbstzug 1941. Vogelzug 12, p. 165—166. — (1942): Von den Invasionen 1942. Vogelzug 13, p. 140—148.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. In: W. Kükenthal & Th. Krumbach, Handbuch der Zoologie 8. Bd. 10 (13); 88 p.
- Elton, Ch. S. (1963): The ecology of invasions by Animals and Plants. London & New York (Methuen & Wiley); 181 p.
- Fisher, J., & R. T. Peterson (1964): The world of Birds. London (Macdonald); 288 p.
- Frank, F. (1953): Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen (*Microtus arvalis* Pallas). Zool. Jb. (Syst.) 82, p. 95—136. — (1954): Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). I: Gehegeversuche. Zool. Jb. (Syst.) 82, p. 354—404. — (1957): The causality of Microtine cycles in Germany. J. Wildlife Mgmt. 21, p. 113—121.
- Franz, J. (1940): Phasenwechsel und Massenwechsel bei Wanderheuschrecken. Z. angew. Entom. 26, p. 664—673. — (1950): Zyklische Massenvermehrungen bei Vögeln und Kleinsäugetern. Vogelwarte 15, p. 141—155.
- Gätke, H. (1891): Die Vogelwarte Helgoland. Braunschweig (Meyer); 654 p. (zit. nach Bub 1941).
- Gerlach, A. S. (1965): Tierwanderungen. In: L. von Bertalanffy & F. Gessner, Handbuch der Biologie V, p. 413—472.
- Gibb, J. (1954): Population changes of Titmice, 1947—1951. Bird Study 1, p. 40—48. — (1956): Territory in the genus *Parus*. Ibis 98, p. 420—429. — (1960): Populations of Tits and Goldcrests and their food supply in pine plantations. Ibis 102, p. 163—208.
- Godel, M., & G. de Crousaz (1958): Studien über den Herbstzug auf dem Col de Cou-Bretolet. Orn. Beob. 55, p. 96—123.
- Goodbody, I. M. (1952): The post-fledging dispersal of juvenile Titmice. Brit. Birds 45, p. 279—285.
- Green, R. C., & C. L. Larson (1938): A description of shock disease in the Snowshoe Hare. Amer. J. Hyg. 28, p. 190—212 (zit. nach Frank 1953).
- Griscom, L. (1952): The changing seasons. A summary of the fall migration. Audubon Field Not. 6, p. 4 (zit. nach Lawrence 1958).
- Groebbels, F., H. Kirchner & F. Moebert (1938): Ornithologische Hilfstabellen. Berlin (Broermann); 19 p.
- Haftorn, S. (1950): Kjøttmeisa, *Parus m. major* L., som trekkfugl. Norsk. Zool. Foren. Tidsskr. „Fauna“ Heft 4, p. 121—139.
- Hähnle, H. (1936): Das Schutzgebiet Behr-Steckby (Anhalt) des Reichsbundes für Vogelschutz. Veröff. Württ. Landesst. Naturschutz 12, p. 167—183. — (1960): Kiefern-schad-insekten und Vogelwelt. Stuttgart (Bund f. Vogelschutz); 36 p.
- Hinde, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. Behaviour, Suppl. 2, 201 p. (zit. nach Ref. von Curio in J. Orn. 97, 1956, p. 98—105).
- Hornberger, F. (1943): Über Ereignisse in der Vogelwelt 1942—1943. Vogelzug 14, p. 141—152.
- Howard, W. E. (1960): Innate and environmental dispersal of individual Vertebrates. Amer. Midland. Naturalist 63, p. 152—161.
- Isenmann, P. (1963): Drei Wiederfunde aus dem Elsaß beringter Kohlmeisen (*Parus major*) in Sowjetrußland. Orn. Mitt. 15, p. 134.
- Jablónski, B. (1965): Studies of the autumn migration of *Parus caeruleus* L. and *P. major* L. on the Baltic Coast during the period 1961—1962. Ekologia Polska Ser. A 13, p. 171—193.
- Johnston, R. F. (1961): Population movements of birds. Condor 63, p. 386—389.
- Kalala, O. (1954 a): Über den Revierbesitz bei Vögeln und Säugetieren als populations-ökologischer Faktor. Ann. Zool. Soc. Fenn. „Vanamo“ 16 (2), 48 p. — (1954 b): Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzugs. Ann. Zool. Soc. „Vanamo“ 16 (4), 30 p. — (1958): Über außerbrutzeitliches Territorialverhalten bei Vögeln. Ann. Acad. Scient. Fenn. A IV. 42, 42 p. — (1962): On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. Eben-da 66, 38 p. — (1963): Zum Vergleich der Wanderungen des Wald- und Berglemmings. Arch. Soc. „Vanamo“ 18 suppl., p. 81—90.
- Klopper, P. H. (1962): Behavioral aspects of ecology. Englewood Cliffs, N. J. (Prentice Hall); 173 p.
- Kluyver, H. N. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Ardea 39, p. 1—135. — (1961): Food consumption in relation to habitat in breeding Chickadees. Auk 78, p. 532—550.

- Kluyver, H. N., & L. Tinbergen (1953): Territory and the regulation of density in Titmice. Arch. néerland. Zool. 10, p. 265—289.
- Koskimies, J. (1955): Ultimate causes of cyclic fluctuations in numbers in animal populations. Pap. Game Res. 15, 29 p. (Helsinki).
- Kurth, G. (1965): Die Bevölkerungsgeschichte des Menschen. In: L. von Bertalanffy & F. Gessner, Handbuch der Biologie Bd. 9, p. 461—574.
- Lack, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford (Univ. Press); 343 p. — (1958): A quantitative breeding study of British Tits. Ardea 46, p. 91—124. — (1964): A long-term study of the Great Tit (*Parus major*). J. Anim. Ecol. 33, Suppl., p. 159—173. — (1965): Evolutionary ecology. J. Ecol. 53, p. 237—245.
- Lack, D., J. Gibb & D. F. Owen (1957): Survival in relation to brood-size in Tits. Proc. zool. Soc. London 128, p. 313—326.
- Lawrence, L. de Kiriline (1958): On regional movements and body weight of Black-capped Chickadees in winter. Auk 75, p. 415—443.
- Leopold, A. (1933): Game management. New York (zit. nach Koskimies 1955).
- Lichatschew, G. N. (1957): Selbsthaftigkeit und Wanderungen von *Parus major*. (Russ.). Arbeit. d. Büro f. Beringung, IX. Lief., p. 242 ff. (Moskau) (zit. nach Rendahl 1959).
- Linkola, P. (1961): Zur Kenntnis der Wanderungen finnischer Meisenvögel. Orn. fenn. 38, p. 127—145.
- Löhr, H. (1957): Der Kleiber. Neue Brehm-Bücherei 196. Wittenberg (Ziemsen); 66 p.
- Lorenz, K. (1963): Das sogenannte Böse. Wien (Borotha-Schoeler); 416 p.
- Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. Cambridge/Mass. (Univ. Press); 797 p.
- Meunier, K. (1960): Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. Z. wiss. Zool. 163, p. 397—445.
- Nicholson, A. J. (1954): An outline of the dynamics of animal populations. Austr. J. Zool. 2, p. 9—65 (zit. nach Ohnesorge 1963).
- Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1. Leipzig (Akad. Verlagsges.); 474 p.
- Odum, E. P. (1941/42): Annual cycle of the Black-capped Chickadee. Auk 58, p. 314—333, 518—535; 59, p. 499—531 (zit. nach Lawrence 1958). — (1942): A comparison of two Chickadee seasons. Bird-Banding 13, p. 155—159.
- Ohnesorge, B. (1963): Beziehungen zwischen Regulationsmechanismus und Massenwechselablauf bei Insekten. Z. angew. Entom. 50, p. 427—483.
- Oelke, H. (1961): Zugbewegungen von Meisen und weiteren Kletterartigen im Wendesser Moor bei Peine (1954—1960). Beitr. Naturk. Niedersachs. 14, p. 32—46.
- Perrins, Ch. (1963): Survival in the Great Tit, *Parus major*. Proc. XIII Intern. Orn. Congr., Ithaca 1962, p. 717—728. — (1965): Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. J. Anim. Ecol. 34, p. 601—647. — (1966): The effect of beech crops on Great Tit populations and movements. Brit. Birds 59: 419—432.
- Pinowski, J. (1965): Overcrowding as one of the causes of dispersal of young Tree Sparrows. Bird Study 12, p. 27—33.
- Plate, F. (1964): Beobachtungen und Untersuchungen eines Forstpraktikers über die Beziehungen zwischen Waldvögeln und Forstinsekten. Biol. Abhandl. 29/30, 48 p.
- Plattner, J., & E. Sutter (1946/47): Ergebnisse der Meisen- und Kleiberberingung in der Schweiz (1929—1941). Orn. Beob. 43, p. 156—188; 44, p. 1—35.
- Pynnönen, A. (1963): (Variations in the abundance of the Hazel Grouse.) Suomen Riista 16, p. 100—108 (zit. nach Ref. in Ibis 107, 1965, p. 126).
- Rendahl, H. (1959): Die Wanderungen der schwedischen Meisen mit Berücksichtigung des gesamten fennoskandischen Gebietes. Bonn. zool. Beitr. 10, p. 351—386.
- Riegel, M. (1961): Auffallend starker Durchzug der Kohlmeise im Frühjahr 1960. Beitr. Naturk. Niedersachs. 14, p. 19—20.
- Ringleben, H. (1958): Über Wanderbewegungen bei Meisenartigen im Herbst 1957. Beitr. Naturk. Niedersachs. 11, p. 83—87.
- Rüppell, W. (1934): Sind wandernde Meisen ortstreu? Vogelzug 5, p. 60—66.
- Rydzewski, W. (1938): Compte rendu de l'activité de la Station pour l'Étude des Migrations des Oiseaux pour l'année 1936. Act. Orn. Mus. Zool. Polon. 2, p. 259—317. — (1939): Ebenso 1937. Ebenda 2, p. 431—527. — (1949 a): Ebenso 1938. Ebenda 4, p. 1—113. — (1949 b): Ebenso 1939. Ebenda 4, p. 115—221.
- Schierer, A. (1963): Mélanges carbonnières migratrices. Le Troglodyte, Bull. Assoc. pour l'étude et la protection des oiseaux 6, p. 26—27 (Champvans/Jura).
- Schifferli, A. (1957): Schweizerische Ringfundmeldung für 1955 und 1956. Orn. Beob. 54, p. 155—173. — (1959): Ebenso für 1957 und 1958. Orn. Beob. 56, p. 157—177. — (1961): Ebenso für 1959 und 1960. Orn. Beob. 58, p. 166—196. — (1963): Ebenso für 1961 und 1962. Orn. Beob. 60, p. 166—203. — (1965): Ebenso für 1963 und 1964. Orn. Beob. 62, p. 141—169.

- Schmidt, G. A. J. (1958): Fünfter Jahresbericht, für 1957, über die Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Mitt. Faun. Arbeitsgem. Schlesw.-Holst., Hamb. u. Lüb. NF 11, p. 2—14. — (1960): Siebenter Jahresbericht, für 1959, über Besonderheiten aus der Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Ebenda 13, p. 6—18. — (1961): Achter Jahresbericht, für 1960, über die Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Ebenda 14, p. 22—50. — (1962): Neunter Jahresbericht, für 1961, über die Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Ebenda 15, p. 2—33.
- Schüz, E. (1936): Ringfunde von Tannenmeisen. Vogelzug 7, p. 82. — (1952): Vom Vogelzug, Grundriß der Vogelzugskunde. Frankfurt/Main (Schöps); 231 p.
- Schwerdtfeger, F. (1963): Ökologie der Tiere. I. Autökologie. Hamburg & Berlin (Parey); 461 p.
- Selye, H. (1946): The general adaption syndrome and the diseases of adaption. J. Clin. Endocrinology 6, p. 117—230.
- Sergejeva, N. A., & E. N. Teplova (1958): Rechenschaftsbericht über die Vogelberingung im Staatlichen Oka-Schutzgebiet während des Zeitraumes von 1937 bis 1956. (Russ.). Abh. Staatl. Oka-Schutzgeb. 2, p. 8—56 (Moskau) (zit. nach Vogelwarte 20, 1959, p. 53).
- Siefke, A. (1964): Die Entwicklung eines Höhlenbrüterbestandes 1955—1963. In: G. Creutz, Aufsätze zu Vogelschutz und Vogelkunde: 20—36.
- Siivonen, L. (1941): Über die Kausalzusammenhänge der Wanderungen beim Seidenschwanz, *Bombycilla g. garrulus* (L.). Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 8, no. 6, 40 p. — (1952 a): Über den Einfluß regionaler Bestandesverschiebungen auf die lokale Vogeldichte. Orn. fenn. 29, p. 37—44. — (1952 b): On the reflection of short-term fluctuations in numbers in the reproduction of Tetraonids. Pap. Game Research 9, 43 p. (Helsinki). — (1957): The problem of the short-term fluctuations in numbers of Tetraonids in Europe. Pap. Game Research 19, 44 p.
- Siivonen, L., & J. Koskimies (1955): Population fluctuations and the lunar cycle. Pap. Game Research 14, 22 p. (Helsinki).
- Svärdson, G. (1955): Nötväcken (*Sitta europaea*) som svensk invasions-fågel. Fågelvärld 14, p. 235—240. — (1957): The "invasion" type of bird migration. Brit. Birds 50, p. 314—343.
- Szczepski, J. B. (1951): Compte rendu de l'activité de la Station Ornithologique pour les années 1945—48. Act. Orn. Mus. Zool. Polon. 4, p. 237—272. — (1963): Report of the Ornithological Station for 1953. Act. Orn. 7, p. 387—426.
- Szczepski, J. B., & M. W. Szczepaska (1957): Report of the Ornithological Station for 1951. Act. Orn. 5, p. 161—209. — (1959): Report of the Ornithological Station for 1952. Act. Orn. 5, p. 233—282.
- Tischler, F. (1941): Die Vögel Ostpreußens. 2 Bde. Königsberg & Berlin (Ost-Europa-Verlag); 1304 p.
- Tischler, W. (1963): Ökologie der Landtiere. In: L. von Bertalanffy & F. Gessner, Handbuch der Biologie III/1, p. 49—114.
- Ulfstrand, St. (1962): On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in southern Sweden with notes on related species. Fågelvärld, Suppl. 3, 145 p. — (1963): Ecological aspects of irruptive bird migration in northwestern Europe. Proc. XIII Intern. Orn. Congr., Ithaca 1962, p. 780—794.
- Vaitkevicius, A. (1963): The migration along the east shore of Courland Bay in the autumn of 1961. Communications of the Baltic Commission for the study of bird migration Nr. 2, p. 27—32 (Tartu) (zit. nach Ref. in Vogelwarte 22, 1963, p. 61).
- Vauk, G. (1959): Invasionsartige Wanderungen von Kohlmeise und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*) in der Deutschen Bucht im Herbst 1957 und Frühjahr 1958. Vogelwarte 20, p. 124—127.
- Verheyen, R. (1955): Résultats du baguage des oiseaux de Belgique. Exercice 1954. Gerfaut 45, p. 198—226 (zit. nach Ref. in Vogelwarte 18, 1955, p. 101). — (1966): Résultats du Centre Belge de Baguement (Exercice 1965). Gerfaut 56: 187—285.
- Voipio, P. (1952): Subspecific boundaries and genodynamics of populations in Mammals and Birds. Ann. Zool. Soc. „Vanamo“ 15, no. 4, 32 p.
- Wagner, H. O. (1962): Versuch einer Neuordnung der Wanderungen der Vögel nach ihren Ursachen. Veröff. Überseemus. Bremen A 3, p. 85—97.
- Weber, H. (1964): Über die Zug- und Strichaktivität einiger Singvogelarten im Naturschutzgebiet Serrahn. Beitr. Vogelk. 9, p. 262—270.
- Weigold, H. (1930): Der Vogelzug auf Helgoland graphisch dargestellt. Abhandl. a. d. Gebiete d. Vogelzugforschung 1. Berlin (Friedländer); 24 p., 91 Taf.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh & London (Oliver & Boyd); 653 p.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: [24\\_1967](#)

Autor(en)/Author(s): Kluyver Huybert N.

Artikel/Article: [Die Kohlmeise, Pams major, als Invasionsvogel 17-37](#)