

Fig. 1–4 dargestellt. Im gleichen Zeitraum (Tabelle 1) wurde die Nahrungswahl des Wintergoldhähnchens untersucht, und diese Ergebnisse gehen aus Tabelle 2 und 3 hervor. Wie man sieht, hat das Wintergoldhähnchen animalische und vegetabilische Nahrungsstoffe zu sich genommen. Die wichtigsten animalischen Nahrungsstoffe waren Blattflöhe, Schmetterlingslarven und Rüsselkäfer. Eine Häufigkeitsanalyse über die wichtigsten Beutetiere ist in Tabelle 5a–f dargestellt. Sie zeigt, daß die Beutetiere der einzelnen Vögel über mehrere Insektengruppen verteilt waren. Die Wintergoldhähnchen hat man beobachtet, wie sie auf der Erde Nahrung suchten, weshalb man an vier Stellen Nahrungsproben am Boden sammelte. Die Ergebnisse sind zusammen mit den übrigen Insektenuntersuchungen aus Tabelle 5 zu ersehen. Außerdem ist in Tabelle 5 die Nahrungswahl des Wintergoldhähnchens in Prozent von der totalen Anzahl der bestimmten Tiere angegeben. Es geht daraus hervor, daß das Wintergoldhähnchen fast alle Nahrungsressourcen ausgenutzt hat, die es gab.

7. References

- Brohmer, P., P. Ehrmann & G. Ulmer (1927): Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. IV, 3 Lf. • Gibb, J. (1954): Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. *Ibis* 96: 513–543. • Ders. (1960): Population of tits and Goldcrests and their food supply in pine plantation. *Ibis* 102: 163–208. • Hogstad, O. (1970): Movements of Winter Flocks of Goldcrests (*Regulus regulus* L.): *Nytt Mag. Zool.* 18: 33–39. • Hansen, K. (1973): Trækundersøgelse på Hjelmsø 1970–72. *Flora & Fauna* 3: 53–65. • Ders. (1975): Hjelmsø Fuglestation 1974. *Feltornithologen* 2: 78–89. • Hansen, V. & S. Larsson (1945): Danmarks Fauna no. 50. Gads, København. • Hansen, V. (1951): *Ibid.* no. 56. • Ders. (1952): *Ibid.* no. 58. • Ders. (1965): *Ibid.* no. 76. • Ders. (1968): *Ibid.* no. 76. • Jensen-Haarup, A. (1912): *Ibid.* no. 12. • Kroll, H. (1972): Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. *Vogelwarte* 26: 280–285. • Palmgren, P. (1932): Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. *Acta. Zool. Fenn.* 14: 1–113. • Palmgren, P. (1936): Über die Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). *Ornis. Fenn.* 13: 159–164. • Southwood, T. R. E. (1971): *Ecological Methods*. Chapman and Hall, London. • Steenberg, C. (1911): Danmarks Fauna, no. 10. Gads, København. • Vauk, G., & E. Wittig (1971): Nahrungsökologische Untersuchungen an Frühjahrsdurchzüglern der Amsel (*Turdus merula*) auf der Insel Helgoland. *Vogelwarte* 26: 238–245.

Anschrift des Verfassers: Dr. Karsten Laursen, Universitetes Zool. Lab., Universitetsparken 15, DK - 2100, København.

Die Vogelwarte, 28, 1976: 190–206

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn

Einfluß des Alters der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*) auf ihre Brut

Von Goetz Rheinwald, Hans Gutscher und Karl Hörmeyer

1. Einleitung

Im Dorf Riet (Stadt Vaihingen/Enz; über Lage und klimatische Verhältnisse s. RHEINWALD & GUTSCHER 1969) untersucht GUTSCHER seit 1961 die Mehlschwalben-Population. Die brutbiologischen Untersuchungen werden nahezu ausschließlich an Kunstnestern durchgeführt, die es auch ermöglichen, die Altvögel auf einfache Weise zu fangen. Wegen der großen Ortstreue der Mehlschwalbe (RHEINWALD & GUTSCHER 1969; RHEINWALD 1976) sind viele der Brutvögel in Riet schon als Nestling beringt worden, wodurch ihr genaues Alter bekannt ist. Zusammen mit den brutbiologischen Angaben ermöglicht uns dies, den Einfluß des Alters auf die Brut zu analysieren. Besonders interessiert uns, inwieweit die Reproduktion vom Alter abhängt.

Analysen der Brutbiologie bei Vögeln sind von verschiedenen Autoren vorgelegt worden. Bei den Arbeiten von COULSON (z. B. COULSON & WHITE 1958 a und b) geht es besonders um die Frage, welchen Einfluß der Paarzusammenhalt und das Alter auf den Bruterfolg der Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*) hat. Ganz entsprechend

ist die Studie von MILLS (1973) an *Larus novaehollandiae* angelegt. Besonderes Gewicht auf die Bedeutung des Alters für die Brut legen DONNER & MAYER (1964) bei der Kohlmeise (*Parus major*), LEINONEN (1973) bei der Bachstelze (*Motacilla alba*), sowie BERNDT und Mitarbeiter in mehreren Untersuchungen über den Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). Darüber hinaus ist in den umfassenden Populationsstudien von ARN-WILLI (1960), CREUTZ (1943), CURIO (1959), DELIUS (1965), v. HAARTMAN (1951), KLUIJVER (1935, 1951), NICE (1937), PERRINS (1965), RICHDALE (1949), RUITER (1941) und ULLRICH (1971) auf das Problem der Altersabhängigkeit der Fortpflanzung eingegangen worden.

GUTSCHER führt in Riet die praktische Arbeit aus; er kontrolliert wöchentlich die ca. 100 Kunstnester, beringt die Jungvögel und verfaßt jährlich seine umfangreichen Brutprotokolle. RHEINWALD fängt seit 1967 jährlich während der ersten Brut (ausnahmsweise auch in der zweiten) die Altvögel. Er stellte HÖRMAYER die Aufgabe, im Rahmen einer Staatsexamensarbeit aus den von GUTSCHER und RHEINWALD gewonnenen Daten den Einfluß des Alters auf die Brut der Mehlschwalbe in Riet zu ermitteln. Seine Auswertung erbrachte so interessante Resultate, daß RHEINWALD die Staatsexamensarbeit zur vorliegenden Studie erweiterte.

Unser Dank gilt besonders Dr. H. LÖHRL vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell, der die Mehlschwalbenstudien in Riet initiierte und bis jetzt betreute. Ferner haben wir der Direktion des Zoologischen Forschungsinstituts und Museum ALEXANDER KOENIG, Bonn, zu danken, die in jedem Jahr die Mittel zur Verfügung stellt, die zum Fang der Altvögel erforderlich sind.

2. Material und Methode

GUTSCHER kontrolliert seine Kunstnester in Riet in wöchentlichem Abstand. Hier sollen Legebeginn, Gelegegröße, Zahl geschlüpfter und ausgeflogener Junge in Abhängigkeit vom Alter der Eltern betrachtet werden. Es ist zu prüfen, wie genau diese Parameter bei wöchentlicher Kontrolle bestimmbar sind. Fällt die Kontrolle in die Legephase, so ist der Legebeginn exakt bestimmbar, da normalerweise jeden Tag ein Ei gelegt wird (LIND 1960). Trifft die Kontrolle bereits auf ein Vollgelege, so kann die Ungenauigkeit bei einem 4er-Gelege maximal 3 Tage betragen. Da das Alter kleiner Jungvögel recht genau geschätzt werden kann, läßt sich der Legebeginn aus deren Alter ziemlich genau ermitteln; wir setzten dabei die Bebrütungszeit mit 14 Tagen an. Im allgemeinen dürfte die Ungenauigkeit weniger als ± 1 Tag betragen.

Gelegentlich werden Eier absichtlich oder versehentlich aus dem Nest geworfen. Ferner kommt es vor, daß ein Weibchen seine Eier über mehrere Nester verteilt; dies ist wohl immer eine Folge zu großer Einheitlichkeit in einer Zeile von Kunstnestern. Insgesamt sind aber die Fälle zu gering protokollierter Gelegegrößen wohl selten und nicht spezifisch für eine bestimmte Altersklasse.

Wenn Eier aus dem Nest geworfen werden, ist manchmal nicht zu entscheiden, ob ein potentieller Nachkomme als Ei entfernt oder als Nestling starb und hinausgetragen wurde. Im ersten Fall wäre die Schlüpfate betroffen, im zweiten Fall die Nestlingssterblichkeit. Hier kommt es jedoch nur auf den Vergleich der Schlüpfaten verschiedener Altersklassen an, und es gibt keine Anhaltspunkte dafür, daß die Schlüpfate von Mehlschwalben einer bestimmten Altersklasse von diesen oder möglichen anderen Fehlern besonders betroffen sein könnte.

Neben dem eben erwähnten Fehler könnte sich bei der Nestlingssterblichkeit besonders die Zeitspanne zwischen der letzten Kontrolle der Brut und dem Ausfliegen auswirken. In diesem Alter werden aber tote Junge nicht mehr aus dem Nest getragen. Insgesamt treten also offenbar keine altersspezifischen Fehler der Nestlingssterblichkeit auf.

Die Altvögel werden von RHEINWALD (vgl. RHEINWALD 1973) gefangen. Im Zusammenhang mit dieser Studie muß geprüft werden, wie weit Geschlechtsbestimmung, Altersangabe und Zuordnung zu einer bestimmten Brut durch die Art des Fangens gewährleistet ist.

Die Altvögel werden abends in den Nestern eingeschlossen und morgens herausgenommen¹⁾. Damit sind sie ihrer Brut eindeutig zugeordnet. In den 5 Jahren hat es nur

¹⁾ Diese Fangmethode beunruhigt die Population am wenigsten und führte nur einmal – bei sehr schlechtem Wetter – zu geringen Verlusten; seitdem wird bei schlechtem Wetter nicht mehr gefangen.

ganz wenige Fälle gegeben, in denen ein dritter Vogel im Nest angetroffen wurde. Da das Brutpaar dann nicht genau anzugeben war, wurden diese Bruten hier nicht berücksichtigt. Soweit Kontrollfänge durchgeführt wurden, ließen sich die bereits festgestellten Brutvögel bestätigen.

Das Geschlecht kann bei Brutvögeln nach der Befiederung des Bauches (Brutfleck) bestimmt werden. In den Jahren 1967 und 1968 hatte RHEINWALD davon keine Kenntnis und daher existieren erst seit 1969 vollständige Geschlechtsangaben. Soweit es sich bei den gefangenen Mehlschwalben wirklich um Brutvögel handelt, ist die Geschlechtsbestimmung vollständig zuverlässig. Unsicherheiten gibt es hier nur, wenn Altvögel in Bruthöhlen ohne Nistmaterial oder ohne Eier gegriffen werden. Dann haben die Weibchen nämlich noch keinen Brutfleck und können mit Männchen verwechselt werden.

Sofern die Mehlschwalben als Nestlinge beringt wurden, ist das exakte Alter später bekannt. Tiere, die als Brutvögel mit unbekanntem Alter beringt wurden, haben ein bekanntes Mindestalter. Sie wurden in die Auswertung bei den Paaren entsprechend einbezogen. Insgesamt ist jedoch ihre Zahl gering.

Hier werden alle Tiere untersucht, von denen bei bekanntem Alter und Geschlecht die Brutparameter erfaßt wurden. Die Auswertung beginnt erst mit den Daten von 1970, da 1969 die ganze erste Brut der Juni-Katastrophe zum Opfer gefallen war (RHEINWALD 1970). Hier werden von 1969 nur die Verpaarungsverhältnisse (s. Tab. 10) analysiert, da diese von den üblichen Verhältnissen abwichen.

Tab. 1: Anzahlen von Brutpaaren mit ♂ oder ♀ bekannten Alters, sowie Paaren, bei denen das Alter beider Partner bekannt ist. 1 = einjährig, m = mehrjährig. Nähere Erklärungen s. Text.

		1970	1971	1972 1. Brut	1972 2. Brut	1973	1974	Summe
♂	1jährig	9	18	13	9	22	18	80
	2jährig	21	8	10	5	6	17	62
	> 2jährig	14	16	6	5	12	16	64
♀	1jährig	4	9	10	10	9	12	44
	2jährig	13	1	8	7	8	6	36
	> 2jährig	1	9	3	4	4	10	27
Paare	1 – 1	0	5	6	5	6	6	23
	♂ m – ♀ 1	2	3	2	2	0	6	13
	♂ 1 – ♀ m	3	4	2	0	5	4	18
	m – m	20	13	14	12	13	13	73

Anmerkung: In der Summe sind nicht die Zahlen aus der zweiten Brut 1972 enthalten.

Mehlschwalben brüten im Normalfall zweimal jährlich. Es war RHEINWALD aber nur 1972 möglich, auch während der Zweitbrut die Altvögel zu fangen. Soweit hier die Zweitbrut behandelt wird, fußt dies auf den Untersuchungen eines Jahres.

In Tab. 1 ist das Material dargestellt. Es besteht aus 3 Gruppen: Brutpaare, bei denen das Alter a) des ♂, b) des ♀ und c) beider Partner bekannt war. Alle Paare von c) sind auch in a) und b) enthalten. Einjährige (1jährige) sind hier solche, die im Vorjahr geboren wurden, auch wenn sie zum Zeitpunkt des Legebeginnes noch nicht ganz ein Jahr alt gewesen sein sollten. Zweijährige (2jährige) sind im vorvergangenen Jahr geboren. Die Materialdichte wurde bei 3jährigen und älteren Tieren so gering, daß hier die Zusammenfassung zu einer Altersklasse > 2jährig (alle Tiere älter als 2 Jahre) notwendig war. Bei den Paaren mit bekanntem Alter beider Partner wurde nur zwischen 'Einjährigen' und 'Mehrjährigen' unterschieden, weil bei stärkerer Aufgliederung die Materialmenge in den einzelnen Klassen zu gering gewesen wäre. Die 4 Verpaarungsmöglichkeiten sind hier: 1–1 (beide Partner sind 1jährig), ♂ m – ♀ 1 (♂ mehrjährig, ♀ 1jährig), ♂ 1 – ♀ m (entsprechend), m – m (beide Partner älter als 1 Jahr). In die Auswertung der Paare sind auch die Tiere einbezogen, die als Adulte beringt und bei der Kontrolle mindestens 2jährig waren.

An Abb. 1 ist die Altersstruktur für ♂ und ♀ getrennt dargestellt. Bei den ♂ ist die Abnahme mit dem Alter relativ stetig. Bei den ♀ ist die Zahl der Einjährigen relativ zu gering. Vermutlich finden nach dem 1. Lebensjahr noch Rücksiedlungen aus den benachbarten Ortschaften nach Riet statt. Es existieren Ringfunde, die diese Vermutung bestätigen.

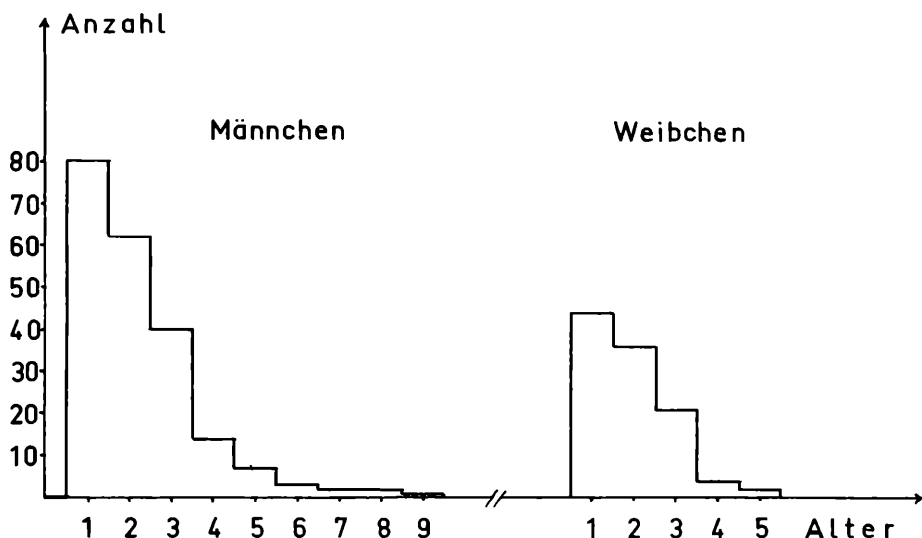


Abb. 1: Alterszusammensetzung von ♂ und ♀ der untersuchten Brut. — Age composition of both sexes in the studied breeding pairs.

3. Ergebnisse

3.1. Einfluß des Alters der Eltern auf den Legebeginn

Der Legebeginn bei Brutpaaren mit 1jährigen ♂ liegt im Durchschnitt am 4. Juni und ist rund 7 Tage später als bei Brutpaaren mit 2jährigen ♂ und etwa 11 Tage später als bei solchen mit älteren ♂ (Tab. 2). Die Unterschiede sind signifikant. Bei Brutpaaren mit ♀ bekannten Alters stimmen die durchschnittlichen Legebeginne fast völlig mit denen der ♂ überein; die Unterschiede sind trotz der geringen Anzahlen auch signifikant.

Tab. 2: Altersabhängigkeit des Legebeginns der ersten Brut. Vorderer Teil der Tab.: Legebeginne für Paare, bei denen das Alter nur eines Partners betrachtet wird. Hinterer Teil der Tab.: Legebeginne für Paare nach dem Alter beider Partner aufgeschlüsselt. Mittelwert mit Standardabweichung (Beginn der Zeitrechnung: 1.5.), Anzahl (n), Unterschied der Mittelwerte (d); hier wurde meist eine Stelle mehr hinter dem Komma angegeben, um die Beurteilung zu erleichtern. *** bedeutet $P < 0,001$; ** = $0,001 < P < 0,01$; * = $0,01 < P < 0,1$; ohne Stern = $P > 0,1$. Weitere Erläuterungen s. Text.

	♂	♀	Paare
1jährig	$35,4 \pm 6,9$ n = 79 d = 6,8***	$34,8 \pm 7,8$ n = 42 d = 7,1***	1 – 1 $35,9 \pm 6,5$ n = 23 d = 7,6**
2jährig	$28,6 \pm 8,7$ n = 61 d = 3,9**	$27,7 \pm 6,5$ n = 36 d = 4,0*	♂m – ♀1 $28,3 \pm 6,3$ n = 13 d = 0,5
> 2jährig	$24,7 \pm 6,9$ n = 64	$23,4 \pm 7,3$ n = 27	♂1 – ♀m $27,8 \pm 7,3$ n = 18 d = 2,8
			m – m $24,9 \pm 6,7$ n = 73

Anmerkung: Die Unterschiede zwischen den extremen Altersgruppen sind stets höchst signifikant ($P < 0,001$).

Zwischen den Legebeginn von 1-1- und denen von m-m-Paaren beträgt die signifikante Differenz auch 11 Tage. Um herauszufinden, welchen Einfluß ♂ und ♀ im einzelnen auf den Legebeginn haben, könnten wir besonders bei den beiden Mischpaarungen Aufschluß finden. Wie aber Tab. 2 zeigt, ist nur ein Unterschied von 0,5 Tagen zwischen ♂m-♀1 und ♂1-♀m-Paaren zu finden. Offenbar ist also der Einfluß beider Geschlechter auf den Zeitpunkt des Legebeginns gleich groß. Faßt man beide Mischpaarungen zusammen und stellt sie den m-m-Verpaarungen gegenüber, so ergibt sich ein Unterschied von nur 3 Tagen; die Differenz ist wahrscheinlich signifikant ($P < 0,05$). Wenn ein Partner mehrjährig ist, wird also entscheidend früher gelegt — der einjährige Partner hat wohl nur geringen Einfluß auf den Legebeginn.

3.2. Kalendereffekt der Gelegegröße

Bei vielen Vogelarten nimmt die Gelegegröße mit fortschreitender Jahreszeit ab (z. B. COULSON & WHITE 1961; PERRINS 1965; CAVÉ 1968). Für die Mehlschwalbe gilt dies auch (LIND 1960). Wir stellen den Kalendereffekt der Gelegegröße in Form von Regressionsgeraden dar (Tab. 3, Abb. 2) und geben die Güte des Zusammenhangs durch den Korrelationskoeffizienten wieder. Wir wollen prüfen, ob der Kalendereffekt bei 1jährigen und mehrjährigen, sowie ♂ und ♀, verschieden ausgeprägt ist.

Die 4 Regressionsgeraden stimmen untereinander nicht vollständig überein. Bemerkenswert erscheint uns aber, daß die beiden Geraden der mehrjährigen Tiere im Zeitraum des stärksten Legens über denjenigen der 1jährigen liegen. Das legt den Verdacht nahe, daß die Gelegegröße der Mehrjährigen — auch unabhängig vom Legebeginn — größer ist als die der Einjährigen. Zur weiteren Klärung dieser Frage wird folgende Überlegung angestellt: Wenn Unterschiede in der durchschnittlichen Gelegegröße ausschließlich vom mittleren Legebeginn bestimmt würden, dann müßte

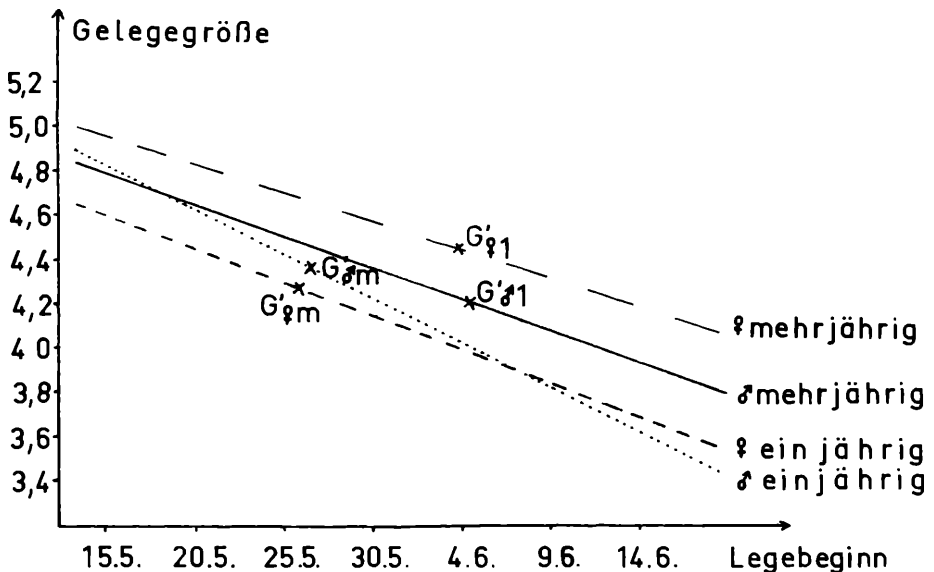


Abb. 2: Kalendereffekt der Gelegegröße für Brutpaare mit bekanntem Alter von ♂ oder ♀. G' ist die aus mittlerem Legebeginn und Kalendereffekt berechnete mittlere Gelegegröße. — Decline of clutch size with progressive season for breeding pairs with known age of ♂ or ♀. G' is the mean clutch size calculated from the decline of clutch size and mean laying date.

Tab.3: Kalendereffekt der Gelegegröße für Mehlschwalben verschiedenen Alters und Geschlechts. Die Gelegegröße (G) ist als Funktion der Zeit (t) dargestellt (Beginn der Zeitrechnung 1. 5.); mit Korrelationskoeffizient (r), Anzahl der Datenpaare (n), mittlerem Legebeginn ($\bar{t}$), errechneter Gelegegröße (G') nach dem Kalendereffekt der anderen Altersgruppe (s. Text). Weitere Erklärungen s. Tab. 2.

	Regressionsgerade	r	n	$\bar{t}$	G'
1jährige ♂	$G = -0,040 t + 5,433$	0,37***	91	35,4	4,2
mehrfährige ♂	$G = -0,029 t + 5,242$	0,30***	144	26,6	4,4
1jährige ♀	$G = -0,034 t + 5,177$	0,30*	50	34,8	4,5
mehrfährige ♀	$G = -0,026 t + 5,361$	0,32**	71	25,8	4,3

sich z. B. aus der Regressionsgeraden der 1jährigen ♂ mit Hilfe des mittleren Legebegins von Brutpaaren mit mehrjährigen ♂ deren Gelegegröße ermitteln lassen. Dies könnte umgekehrt auch für die 1jährigen ♂ aus dem Kalendereffekt der mehrjährigen ♂ bestimmt werden; das gleiche gilt für die ♀. In Tab. 3 ist in der letzten Spalte die Gelegegröße für die andere Altersgruppe aus Kalendereffekt und Legebeginn errechnet worden. Im folgenden Abschnitt sollen die Ergebnisse untersucht werden.

3.3. Einfluß des Alters der Eltern auf die Gelegegröße

In Tab. 4 sind die Gelegegrößen für Paare mit unterschiedlichem Alter von ♂ und Weibchen angegeben. Bei den Brutpaaren mit bekanntem Alter der ♂ liegt eine höchst signifikante Differenz der Gelegegröße zwischen 1- und 2jährigen vor; bei den ♀ besteht zwischen 1- und 2jährigen eine signifikante, zwischen 2- und > 2jährigen eine wahrscheinlich signifikante Differenz.

Tab.4: Abhängigkeit der Gelegegröße der ersten Brut vom Alter der Eltern. Weitere Erläuterungen s. Tab. 2.

	♂	♀	Paare	
1jährig	$4,0 \pm 0,8$ n = 79 $d = 0,44***$	$4,1 \pm 0,9$ n = 42 $d = 0,54***$	1-1	$3,9 \pm 0,7$ n = 23 $d = 0,40$
2jährig	$4,5 \pm 0,8$ n = 61 $d = 0,06$	$4,6 \pm 0,6$ n = 36 $d = 0,24*$	♂ m - ♀ 1	$4,3 \pm 1,1$ n = 13 $d = 0,30$
> 2jährig	$4,5 \pm 0,7$ n = 68	$4,9 \pm 0,4$ n = 27	♂ 1 - ♀ m	$4,6 \pm 0,7$ n = 18 $d = -0,01$
			m - m	$4,6 \pm 0,7$ n = 73

Anmerkung: Die Differenzen zwischen 1jährigen und mehrjährigen ♂, sowie 1jährigen und mehrjährigen ♀ sind höchst signifikant; ebenso zwischen 1-1 und m-m; bei Zusammenfassung der 1-m-Verpaarungen beträgt die Differenz zu 1-1 $d = 0,60**$ und zu m-m $d = 0,20$ ($P > 0,2$).

Bei bekanntem Alter beider Partner legen 1-1-Paare höchst signifikant weniger Eier als m-m-Paare. Die Differenz beträgt 0,7 Eier bzw. 15% der Gelegegröße mehrjähriger Paare. Ist bei einem Paar das ♀ 1jährig (das ♂ aber älter), so beträgt der durchschnittliche Unterschied zu rein 1jährigen Paaren 0,4 Eier und ist nicht signifikant ($t = 1,125$; $N = 34$). Ist dagegen das ♂ 1jährig (und das ♀ älter), so beträgt der Unterschied zu rein 1jährigen Paaren 0,7 Eier und ist signifikant ($t = 3,7$; $N = 39$). Also produzieren mehrjährige ♀ mehr Eier als 1jährige. Dagegen ist beim ♂ nicht klar, ob sein Alter einen Einfluß auf die Gelegegröße seines Partners hat;

wir hatten zwar im ersten Teil der Tab. 4 gezeigt, daß Paare, bei denen die ♂ einjährig sind, weniger Eier legen als mehrjährige. Bei den Paaren mit bekanntem Alter beider Partner läßt sich dagegen kein signifikanter Einfluß des ♂-Alters nachweisen. Dieser offensichtliche Widerspruch könnte seine Erklärung darin finden, daß sich einjährige und mehrjährige Mehlschwalben bevorzugt innerhalb ihrer Altersklasse verpaaren. Dann nämlich würde das geringere Gelege von Paaren mit 1jährigen ♂ seine Ursache lediglich in den ebenfalls 1jährigen Partnern haben. Wir werden daher später die Verpaarungsverhältnisse in unserem Datenmaterial näher untersuchen müssen.

Es war gezeigt worden, daß einjährige Mehlschwalben später legen als mehrjährige (Tab. 2); der Legebeginn beeinflusst aber die Gelegegröße (Kalendereffekt). Folglich sollten 1jährige Mehlschwalben weniger Eier legen als mehrjährige. Wir wollen prüfen, ob es über die durch den Kalendereffekt verursachte Reduktion der Gelegegröße hinaus noch einen rein altersabhängigen Unterschied gibt. Nach Tab. 4 legen 1jährige Paare 4,0 Eier; nach dem Kalendereffekt der mehrjährigen ♂ (Tab. 3, 2. Reihe) und ihrem eigenen mittleren Legebeginn (35,4) sollten sie 4,2 Eier legen. Umgekehrt sollten mehrjährige Paare nach ihrem Legebeginn und dem Kalendereffekt der 1jährigen ♂ (Tab. 3, 1. Reihe) 4,4 Eier legen, produzieren aber 4,5 Eier. Bei 1jährigen ♀ wären nach Kalendereffekt 4,5 Eier zu erwarten — man findet 4,1; bei mehrjährigen statt erwarteten 4,3 tatsächlich 4,7. Offensichtlich gibt es über den durch den Legebeginn verursachten Alterseffekt noch einen direkten Alterseinfluß auf die Gelegegröße; alle 4 Unterschiede deuten darauf hin, auch wenn sie statistisch nicht zu sichern sind.

3.4. Einfluß des Alters der Eltern auf die Zahl geschlüpfter Jungen

Das Alter der ♀ hatte einen Einfluß auf die Zahl der gelegten Eier (s. o.). Wie wirkt es sich auf die absolute Zahl der geschlüpften Jungen und auf die Jungenzahl relativ zur Zahl der gelegten Eier (Schlüpftrate) aus? Tab. 5 zeigt in der gewohnten Darstellung den Zusammenhang zwischen Alter und Zahl der geschlüpften Jungen.

Besonders auffallend ist die geringe Zahl geschlüpfter Jungen (2,9) bei Paaren mit 1jährigen ♂. Bei mehrjährigen ♂ und ♀ ist die Jungenzahl mit 4,0 und 4,1 recht ähnlich; bei 1jährigen ♀ beträgt sie 3,5 — diese hatten aber auch signifikant weniger Eier gelegt. Mit dem Chi²-Test prüfen wir, ob tatsächlich die Schlüpftrate bei Brutten mit einjährigen ♂ schlechter ist als bei solchen mit mehrjährigen; ferner wollen wir untersuchen, ob auch die ♀ unterschiedliche Schlüpftraten haben. In Tab. 6a und 6b sind in Vierfeldertafeln die Verhältnisse bei Männchen und Weibchen

Tab. 5: Altersabhängigkeit der Zahl geschlüpfter Jungen der ersten Brut. Weitere Erläuterungen s. Tab. 2.

	♂	♀	Paare	
1jährig	2,9 ± 1,6 n = 79 d = 1,07***	3,5 ± 1,4 n = 42 d = 0,61*	1 - 1	3,0 ± 1,4 n = 23 d = 1,11*
2jährig	4,0 ± 1,1 n = 60 d = 0,09	4,1 ± 1,1 n = 36 d = - 0,01	♂m - ♀1	4,2 ± 1,1 n = 13 d = 0,01
> 2jährig	4,1 ± 1,0 n = 68	4,1 ± 1,4 n = 27	♂1 - ♀m	4,2 ± 1,1 n = 18 d = 0,03
			m - m	4,2 ± 1,1 n = 73

Anmerkung: Weitere Unterschiede: ♂ 1jährig - ♂ mehrjährig d = 1,11***, ♀ 1jährig - ♀ mehrjährig d = 0,60*; 1 - 1 gegen ♂1 - ♀m d = 1,12**; 1 - 1 gegen m - m d = 1,16***; ♂m - ♀1 gegen m - m d = 0,05.

Tab. 6a (♂) und 6b (♀): Vierfeldertafeln der Geschlüpften und Nichtgeschlüpften bei einjährigen und mehrjährigen Mehlschwalben zum Vergleich und zur Sicherung der Schlüpfraten.

	a) ♂			b) ♀		
	1jährig	mehrjährig	Summe	1jährig	mehrjährig	Summe
geschlüpft	233	520	753	146	257	403
nicht geschlüpft	84	55	139	25	40	65
Summe	317	575	892	171	297	468
Schlüpftrate	73,5%	90,4%		85,4%	86,5%	
	chi ² = 44,54; P < 0,001			chi ² = 0,12; P > 0,2		

dargestellt. Es läßt sich zeigen, daß bei Paaren, in denen die ♂ 1jährig sind, die durchschnittliche Schlüpftrate mit 73,5% höchst signifikant schlechter ist als bei mehrjährigen (90,4%). Bei den ♀ bestehen keine signifikanten Unterschiede.

Dieses eindeutige Ergebnis läßt sich beim Vergleich der Schlüpfzahlen bei Paaren bekannten Alters nicht völlig bestätigen. Hier haben zwar die 1-1-Paare signifikant weniger Junge als die m-m-Paare; die Schlüpftrate ist bei 1-1 (71,3%) signifikant geringer als bei m-m (91,4%) (chi² = 45,4; P < 0,001). Bei den Mischpaarungen ist jedoch der Einfluß des Alters der ♂ weniger deutlich; bei ♂1-♀m sind aus 83 Eiern 75 Junge geschlüpft (90,4%); bei ♂m-♀1 sind aus 56 Eiern 54 Junge geschlüpft (96,4%). Der Unterschied ist vielleicht signifikant (chi² = 1,84; P < 0,2).

Als Erklärung für eine geringere Schlüpftrate bei 1jährigen ♂ bietet sich u. E. eine verminderte Brutreife an. Wir werden daher später die Frage der Brutreife von ♂ und ♀ unter einem anderen Gesichtspunkt noch einmal aufgreifen.

3.5. Einfluß des Alters der Eltern auf die Zahl ausgeflogener Jungen

Verluste während der Nestlingszeit hängen wesentlich von der Fähigkeit der Altvögel ab, auch bei ungünstigen Bedingungen ausreichend Nahrung herbeizuschaffen. Da den 1jährigen Mehlschwalben einschlägige Erfahrungen noch fehlen, sollte man annehmen, daß bei ihnen die Nestlingssterblichkeit höher ist. Da sie allerdings mit einer kleineren Zahl geschlüpfter Junge beginnen, braucht die Zahl der Ausgeflogenen relativ zur Zahl der Geschlüpften (Ausfliegerate) nicht notwendigerweise geringer zu sein.

In Tab. 7 sind die Zahlen ausgeflogener Mehlschwalben für die verschiedenen Altersklassen dargestellt. Man sieht, daß hier die Standardabweichungen gegenüber

Tab. 7: Altersabhängigkeit der Zahl ausgeflogener Jungen der ersten Brut. Weitere Erläuterungen s. Tab. 2.

	♂	♀	Paare
1jährig	2,5 ± 1,7 n = 79 d = 0,96***	2,9 ± 1,7 n = 41 d = 0,37	1-1 2,9 ± 1,6 n = 23 d = 0,38
2jährig	3,5 ± 1,4 n = 60 d = - 0,34*	3,3 ± 1,7 n = 36 d = 0,16	♂m-♀1 3,3 ± 1,6 n = 12 d = 0,25
> 2jährig	3,2 ± 1,6 n = 68	3,4 ± 1,4 n = 27	♂1-♀m 3,5 ± 1,7 n = 18 d = 0,10
			m-m 3,6 ± 1,2 n = 73

Anmerkung: Weitere Unterschiede: ♂ 1jährig - ♂ mehrjährig d = 0,78***; Paare 1-1 gegen m-m d = 0,73*. Alle übrigen Differenzen nicht signifikant.

wir hatten zwar im ersten Teil der Tab. 4 gezeigt, daß Paare, bei denen die ♂ einjährig sind, weniger Eier legen als mehrjährige. Bei den Paaren mit bekanntem Alter beider Partner läßt sich dagegen kein signifikanter Einfluß des ♂-Alters nachweisen. Dieser offensichtliche Widerspruch könnte seine Erklärung darin finden, daß sich einjährige und mehrjährige Mehlschwalben bevorzugt innerhalb ihrer Altersklasse verpaaren. Dann nämlich würde das geringere Gelege von Paaren mit 1jährigen ♂ seine Ursache lediglich in den ebenfalls 1jährigen Partnern haben. Wir werden daher später die Verpaarungsverhältnisse in unserem Datenmaterial näher untersuchen müssen.

Es war gezeigt worden, daß einjährige Mehlschwalben später legen als mehrjährige (Tab. 2); der Legebeginn beeinflusst aber die Gelegegröße (Kalendereffekt). Folglich sollten 1jährige Mehlschwalben weniger Eier legen als mehrjährige. Wir wollen prüfen, ob es über die durch den Kalendereffekt verursachte Reduktion der Gelegegröße hinaus noch einen rein altersabhängigen Unterschied gibt. Nach Tab. 4 legen 1jährige Paare 4,0 Eier; nach dem Kalendereffekt der mehrjährigen ♂ (Tab. 3, 2. Reihe) und ihrem eigenen mittleren Legebeginn (35,4) sollten sie 4,2 Eier legen. Umgekehrt sollten mehrjährige Paare nach ihrem Legebeginn und dem Kalendereffekt der 1jährigen ♂ (Tab. 3, 1. Reihe) 4,4 Eier legen, produzieren aber 4,5 Eier. Bei 1jährigen ♀ wären nach Kalendereffekt 4,5 Eier zu erwarten — man findet 4,1; bei mehrjährigen statt erwarteten 4,3 tatsächlich 4,7. Offensichtlich gibt es über den durch den Legebeginn verursachten Alterseffekt noch einen direkten Alterseinfluß auf die Gelegegröße; alle 4 Unterschiede deuten darauf hin, auch wenn sie statistisch nicht zu sichern sind.

3.4. Einfluß des Alters der Eltern auf die Zahl geschlüpfter Jungen

Das Alter der ♀ hatte einen Einfluß auf die Zahl der gelegten Eier (s. o.). Wie wirkt es sich auf die absolute Zahl der geschlüpften Jungen und auf die Jungenzahl relativ zur Zahl der gelegten Eier (Schlüpftrate) aus? Tab. 5 zeigt in der gewohnten Darstellung den Zusammenhang zwischen Alter und Zahl der geschlüpften Jungen.

Besonders auffallend ist die geringe Zahl geschlüpfter Jungen (2,9) bei Paaren mit 1jährigen ♂. Bei mehrjährigen ♂ und ♀ ist die Jungenzahl mit 4,0 und 4,1 recht ähnlich; bei 1jährigen ♀ beträgt sie 3,5 — diese hatten aber auch signifikant weniger Eier gelegt. Mit dem Chi²-Test prüfen wir, ob tatsächlich die Schlüpftrate bei Brutten mit einjährigen ♂ schlechter ist als bei solchen mit mehrjährigen; ferner wollen wir untersuchen, ob auch die ♀ unterschiedliche Schlüpftraten haben. In Tab. 6a und 6b sind in Vierfeldertafeln die Verhältnisse bei Männchen und Weibchen

Tab. 5: Altersabhängigkeit der Zahl geschlüpfter Jungen der ersten Brut. Weitere Erläuterungen s. Tab. 2.

	♂	♀	Paare	
1jährig	2,9 ± 1,6 n = 79 d = 1,07***	3,5 ± 1,4 n = 42 d = 0,61*	1 - 1	3,0 ± 1,4 n = 23 d = 1,11*
2jährig	4,0 ± 1,1 n = 60 d = 0,09	4,1 ± 1,1 n = 36 d = - 0,01	♂m - ♀1	4,2 ± 1,1 n = 13 d = 0,01
> 2jährig	4,1 ± 1,0 n = 68	4,1 ± 1,4 n = 27	♂1 - ♀m	4,2 ± 1,1 n = 18 d = 0,03
			m - m	4,2 ± 1,1 n = 73

Anmerkung: Weitere Unterschiede: ♂ 1jährig - ♂ mehrjährig d = 1,11***; ♀ 1jährig - ♀ mehrjährig d = 0,60*; 1 - 1 gegen ♂1 - ♀m d = 1,12**; 1 - 1 gegen m - m d = 1,16***; ♂m - ♀1 gegen m - m d = 0,05.

Tab. 6a (♂) und 6b (♀): Vierfeldertafeln der Geschlüpften und Nichtgeschlüpften bei einjährigen und mehrjährigen Mehlschwalben zum Vergleich und zur Sicherung der Schlüpfraten.

	a) ♂			b) ♀		
	1jährig	mehrjährig	Summe	1jährig	mehrjährig	Summe
geschlüpft	233	520	753	146	257	403
nicht geschlüpft	84	55	139	25	40	65
Summe	317	575	892	171	297	468
Schlüpfrate	73,5%	90,4%		85,4%	86,5%	
	$\chi^2 = 44,54; P < 0,001$			$\chi^2 = 0,12; P > 0,2$		

dargestellt. Es läßt sich zeigen, daß bei Paaren, in denen die ♂ 1jährig sind, die durchschnittliche Schlüpfrate mit 73,5% höchst signifikant schlechter ist als bei mehrjährigen (90,4%). Bei den ♀ bestehen keine signifikanten Unterschiede.

Dieses eindeutige Ergebnis läßt sich beim Vergleich der Schlüpfzahlen bei Paaren bekannten Alters nicht völlig bestätigen. Hier haben zwar die 1-1-Paare signifikant weniger Junge als die m-m-Paare; die Schlüpfrate ist bei 1-1 (71,3%) signifikant geringer als bei m-m (91,4%) ($\chi^2 = 45,4; P < 0,001$). Bei den Mischpaarungen ist jedoch der Einfluß des Alters der ♂ weniger deutlich; bei ♂1-♀m sind aus 83 Eiern 75 Junge geschlüpft (90,4%); bei ♂m-♀1 sind aus 56 Eiern 54 Junge geschlüpft (96,4%). Der Unterschied ist vielleicht signifikant ($\chi^2 = 1,84; P < 0,2$).

Als Erklärung für eine geringere Schlüpfrate bei 1jährigen ♂ bietet sich u. E. eine verminderte Brutreife an. Wir werden daher später die Frage der Brutreife von ♂ und ♀ unter einem anderen Gesichtspunkt noch einmal aufgreifen.

3.5. Einfluß des Alters der Eltern auf die Zahl ausgeflogener Jungen

Verluste während der Nestlingszeit hängen wesentlich von der Fähigkeit der Altvögel ab, auch bei ungünstigen Bedingungen ausreichend Nahrung herbeizuschaffen. Da den 1jährigen Mehlschwalben einschlägige Erfahrungen noch fehlen, sollte man annehmen, daß bei ihnen die Nestlingssterblichkeit höher ist. Da sie allerdings mit einer kleineren Zahl geschlüpfter Junge beginnen, braucht die Zahl der Ausgeflogenen relativ zur Zahl der Geschlüpften (Ausfliegerate) nicht notwendigerweise geringer zu sein.

In Tab. 7 sind die Zahlen ausgeflogener Mehlschwalben für die verschiedenen Altersklassen dargestellt. Man sieht, daß hier die Standardabweichungen gegenüber

Tab. 7: Altersabhängigkeit der Zahl ausgeflogener Jungen der ersten Brut. Weitere Erläuterungen s. Tab. 2.

	♂	♀	Paare
1jährig	2,5 ± 1,7 n = 79 d = 0,96***	2,9 ± 1,7 n = 41 d = 0,37	1-1 2,9 ± 1,6 n = 23 d = 0,38
2jährig	3,5 ± 1,4 n = 60 d = - 0,34*	3,3 ± 1,7 n = 36 d = 0,16	♂m-♀1 3,3 ± 1,6 n = 12 d = 0,25
> 2jährig	3,2 ± 1,6 n = 68	3,4 ± 1,4 n = 27	♂1-♀m 3,5 ± 1,7 n = 18 d = 0,10
			m-m 3,6 ± 1,2 n = 73

Anmerkung: Weitere Unterschiede: ♂ 1jährig - ♂ mehrjährig d = 0,78***; Paare 1-1 gegen m-m d = 0,73*. Alle übrigen Differenzen nicht signifikant.

Gelegegröße und Schlüpfzahlen deutlich zunehmen. Das liegt im wesentlichen an der erheblichen Anzahl von Totalverlusten. Wegen der größeren Standardabweichungen wird die Sicherung der Unterschiede erschwert. Insgesamt wurden aber auch die Unterschiede kleiner: Die Ausfliegerate scheint bei 1jährigen Mehlschwalben günstiger zu sein als bei mehrjährigen. Mit dem χ^2 -Test lassen sich jedoch bei ♂ und ♀ zwischen 1jährigen und Mehrjährigen keine signifikanten Unterschiede feststellen. Die Ausfliegeraten liegen zwischen 81,3 und 86,3 %.

Bemerkenswert scheint besonders, daß bei Paaren mit 2jährigen ♂ mehr Junge ausfliegen als bei älteren, obwohl bei den Zahlen der geschlüpften Jungen die älteren ♂ noch günstiger lagen. 2jährige ♂ haben eine Ausfliegerate von 87,1 %; ältere eine von 77,1 %. Die Prüfung mit der Vierfeldertafel ergab ein χ^2 von 8,79 ($P < 0,01$). Auch bei Paaren mit bekanntem Alter beider Partner scheint die Ausfliegerate mit dem Alter abzunehmen; bei 1-1-Paaren fliegen 94,3 % der Geschlüpften aus, bei m-m-Paaren nur 85,7 % ($\chi^2 = 3,81$; $P < 0,05$). Bei den Mischpaarungen lassen sich keine differenzierten Alterseinflüsse der Geschlechter erkennen.

3.6. Einfluß des Alters der Eltern auf die Wiederfangrate ihrer Jungen

Wegen der hohen Ortstreue der Mehlschwalben (RHEINWALD & GUTSCHER 1969, RHEINWALD 1976) siedeln sich nahezu alle Überlebenden der von GUTSCHER in Riet beringten Vögel dort wieder an. Bei den Kontrollfängen wird ein hoher Anteil (60–70 %) der in Riet Siedelnden erfaßt. Dies gestattet, die Wiederfangrate als Maß für das Überleben zu werten. Da nie alle Brutvögel in Riet kontrolliert werden, ist die Wiederfangrate stets geringer als die Überlebensrate (s. Tab. 11). In die Berechnungen wurden alle Tiere einbezogen, die nach der ersten Überwinterung kontrolliert wurden.

Tab. 8: Wiederfangrate beringt ausgeflogener Jungen der ersten Brut in Abhängigkeit vom Alter der Eltern. Angegeben ist jeweils der Prozentsatz der wiedergefangenen Einjährigen (1970–75), sowie die Gesamtzahl (n) der beringt Ausgeflogenen (1969–1974). Das χ^2 ergibt sich aus Vierfeldertafeln der Absolutzahlen. Weitere Erläuterungen s. Tab. 2.

	♂	♀	Paare	
1jährig	14,4 % (n = 257) $\chi^2 = 3,0^*$	19,2 % (n = 146) $\chi^2 = 0,2$	1 – 1	16,7 % (n = 72) $\chi^2 = 0,7$
2jährig	20,4 % (n = 266) $\chi^2 = 0,8$	21,0 % (n = 138) $\chi^2 = 1,2$	♂ m – ♀ 1	22,7 % (n = 44) $\chi^2 = 4,8^*$
> 2jährig	17,1 % (n = 246)	16,1 % (n = 155)	♂ 1 – ♀ m	7,3 % (n = 55) $\chi^2 = 3,6^*$
			m – m	17,5 % (n = 275)

Anmerkung: Weitere χ^2 für den Vergleich der Paare: 1 – 1 gegen ♂ 1 – ♀ m: $\chi^2 = 2,5$; $P < 0,2$; ♂ m – ♀ 1 gegen m – m: $\chi^2 = 0,7$.

In Tab. 8 sind die Wiederfangraten nach dem Alter der Eltern gruppiert. Bei Brutpaaren mit bekanntem Alter von ♂ oder ♀ zeigt sich die gleiche Tendenz: Junge 2jähriger haben die höchste Überlebensrate, diejenigen von 1jährigen und > 2jährigen sind geringer. Nach dem Vierfelder- χ^2 sind die Unterschiede in keinem Fall signifikant, lediglich bei 1jährigen und 2jährigen ♂ ist er vielleicht signifikant.

Junge von 1-1 und m-m-Paaren haben nahezu gleiche Überlebensraten. Überraschend große Unterschiede treten bei Jungen aus gemischtaltrigen Paaren auf. Obgleich das χ^2 auf einen signifikanten Unterschied hinweist, müssen wir doch damit rechnen, daß hier geringer Stichprobenumfang (12 bzw. 15 Bruten) für die abweichenden Wiederfangraten verantwortlich ist.

3.7. Einfluß des Alters der Eltern auf die zweite Brut

Da zwischen erster und zweiter Brut Partner und Nest relativ häufig gewechselt werden (RHEINWALD & GUTSCHER 1969), ist es nicht möglich, die Elternverhältnisse nach den Kontrollfängen aus der ersten Brut auf die Brutdaten der zweiten Brut zu übertragen. Daher können hier nur Brutdaten aus dem Jahr 1972 verwendet werden, weil lediglich dort auch bei der zweiten Brut die Altvögel kontrolliert wurden. Es werden in kurzer Form – analog zu den früheren Abschnitten – Angaben zur Altersabhängigkeit von Legebeginn, Gelegegröße, Zahl geschlüpfter und ausgeflogener Jungen, sowie deren Überlebensrate gemacht (Tab. 9a und b). Zudem soll untersucht werden, wieweit die relative Zahl der Zweitbruten altersabhängig ist.

Tab.9a: Brutpaare mit bekanntem Alter der ♂: Beziehungen zwischen Alter und Legebeginn (ab 1.7.), Gelegegröße, Zahl geschlüpfter und ausgeflogener Jungen, sowie deren Wiederfangrate für die zweite Brut 1972. Weitere Erläuterungen s. frühere Tabellen.

	Legebeginn	Gelegegröße	Schlüpfzahl	Ausfliegezahl	Wiederfangrate
1jährig	23,5 ± 10,0 n = 12	3,1 ± 0,7 n = 12	2,3 ± 1,4 n = 12	1,6 ± 1,6 n = 12	9,1 % (n = 11)
2jährig	17,8 ± 3,8 n = 5	3,4 ± 0,5 n = 5	3,0 ± 0,7 n = 5	2,2 ± 1,5 n = 5	8,2 % (n = 11)
> 2jährig	23,2 ± 3,1 n = 5	3,2 ± 0,5 n = 5	3,2 ± 0,5 n = 5	3,2 ± 0,5 n = 5	0,0 % (n = 22)

Tab.9b: Brutpaare mit bekanntem Alter der ♀: Beziehungen zwischen Alter und Legebeginn (ab 1.7.), Gelegegröße, Zahl geschlüpfter und ausgeflogener Jungen, sowie deren Wiederfangrate für die zweite Brut 1972. Weitere Erläuterungen s. frühere Tabellen.

	Legebeginn	Gelegegröße	Schlüpfzahl	Ausfliegezahl	Wiederfangrate
1jährig	26,5 ± 11,1 n = 13	3,0 ± 0,6 n = 13	2,3 ± 1,2 n = 13	1,4 ± 1,4 n = 13	0,0 % (n = 10)
2jährig	19,9 ± 4,4 n = 9	3,6 ± 0,7 n = 9	3,0 ± 1,4 n = 9	2,0 ± 1,9 n = 9	7,7 % (n = 13)
> 2jährig	23,0 ± 5,8 n = 5	3,4 ± 0,5 n = 5	2,6 ± 1,5 n = 5	1,8 ± 1,8 n = 5	0,0 % (n = 12)

Wegen der geringen Datenmengen sind die auftretenden Unterschiede in Tab. 9a und b nicht sicherbar. Die Tendenzen liegen jedoch durchweg in der gleichen Richtung wie in der ersten Brut: Paare mit 1jährigen ♂ wie ♀ legen später, legen weniger Eier, daraus schlüpfen absolut und relativ weniger Junge je Paar, von denen absolut und relativ weniger Junge je Paar ausfliegen. 2jährige und ältere Mehlschwalben haben bei der zweiten Brut etwa gleichen Bruterfolg. Die Wiederfangraten sind bei Jungen aus zweiten Bruten insgesamt ziemlich ungünstig. Wie in der ersten Brut scheinen auch in der zweiten die 2jährigen Brutvögel am günstigsten abzuschneiden. Als durchschnittliche Wiederfangrate der Jahre 1970 bis 1975 fanden wir 11,5% mit Extremen von 6,3% (1972/73) und 16,6% (1973/74).

Für die Beurteilung des Einflusses des Alters auf die Produktivität ist wichtig zu wissen, ob 1jährige ebenso oft Zweitbruten machen wie mehrjährige Mehlschwalben. Nach den Daten von 1972 konnten von 13 1jährigen ♂ einer Erstbrut 7 wiederum bei einer Zweitbrut festgestellt werden (53,8%). Bei Mehrjährigen waren es 8 von 16 (50%). Bei ♀ wurden insgesamt mehr kontrolliert: bei 1jährigen 8 von 10 (80%); bei mehrjährigen 10 von 11 (90,9%). Unter den Bedingungen in Riet war zumindest 1972 der Anteil der Zweitbruten unabhängig vom Alter der Mehlschwalben. Die wenigen verfügbaren Daten machen wahrscheinlich, daß die Bereitschaft eine Zweitbrut zu machen, auch nicht vom Legebeginn bei der ersten Brut abhängt.

3.8. Brutreife

Wir hatten früher (S. 197) gezeigt, daß die Schlüpftrate in Bruten mit 1jährigen ♂ geringer ist als mit älteren; bei ♀ gab es derartige Unterschiede nicht. Die hohe Wiederfangtrate erlaubt es, die Frage der Brutreife der ♂ nach einem anderen Material zu überprüfen. Aus den Brutprotokollen wissen wir den Geburtstag jedes beringten Jungvogels mit einem Fehler von etwa einem Tag. Im Folgejahr kennen wir von kontrollierten Einjährigen den Legebeginn mit etwa gleicher Genauigkeit. Wir prüfen nun, ob es einen Zusammenhang zwischen Geburtstag und Legebeginn gibt.

Für die Männchen ergibt sich ein Korrelationskoeffizient von 0,44 bei 94 Datenpaaren. Es besteht also ein höchst signifikanter Zusammenhang zwischen Geburtstag und Legebeginn in der Form: $\text{Legebeginn} = 0,16 \times \text{Geburtsstag} + 26,8$. Das heißt: Ein um 10 Tage späterer Geburtsstag eines Männchens bedingt einen um 1,6 Tage verzögerten Legebeginn des Paares im Folgejahr. Bei den ♀ beträgt der Korrelationskoeffizient -0,08 bei 50 Datenpaaren; hier ist also kein signifikanter Zusammenhang nachweisbar.

Auch beim Star (*Sturnus vulgaris*) (BERTHOLD 1964, dort weitere Literatur; KLUIJVER 1935), beim Trauerschnäpper (BERNDT & STERNBERG 1965, vgl. auch CURIO 1959) und bei der Bachstelze (LEINONEN 1973) wurden die ♀ eher geschlechtsreif als die ♂. Zum gegenteiligen Ergebnis kommt RUITER (1941) beim Gartenrotschwanz (*P. phoenicurus*). Beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) findet LÖHRL (1957) keine Unterschiede.

3.9. Verpaarungsverhältnisse

In den vorangegangenen Abschnitten waren Ergebnisse z. T. nur dann verständlich gewesen, wenn man annahm, daß 1jährige ♂ bevorzugt mit 1jährigen ♀ verpaart waren. Wir können prüfen, ob Verpaarungen innerhalb der Altersklasse '1jährig' bzw. 'mehrjährig' übernormal häufig und gemischtaltrige Paarungen relativ zu selten auftraten. Wir kennen in jedem einzelnen Jahr die Zahl der kontrollierten 1jährigen und mehrjährigen ♂ und ♀. Aus den einzelnen Häufigkeiten läßt sich berechnen, wie häufig bei zufälliger Verpaarung 1-1, ♂m-♀1, ♂1-♀m und m-m-Paare auftreten müßten. An einem Beispiel sei gezeigt, wie die Erwartungswerte berechnet werden: 1973 wurden 28 1jährige ♂, 29 mehrjährige ♂, 12 1jährige und 27 mehrjährige ♀ gefangen. Es wurden 23 Paare mit bekanntem Alter beider Partner kontrolliert. 1jährige : mehrjährige wie 0,491 : 0,509 bei den ♂ und 0,308 : 0,692 bei den ♀. Bei zufälliger Verpaarung wären zu erwarten: $0,491 \times 0,308$ 1-1, $0,509 \times 0,308$ ♂m-♀1, $0,491 \times 0,692$ ♂1-♀m und $0,509 \times 0,692$ m-m-Paare. Umgerechnet auf 23 Paare sind dies 3,5 (1-1), 3,6 (♂m-♀1), 7,8 (♂1-♀m) und 8,1 (m-m) Paare.

Tab.10: Gegenüberstellung der nach den Häufigkeiten bei Zufallsverpaarung zu erwartenden (E) mit den tatsächlich beobachteten (B) Verpaarungen zwischen Angehörigen gleicher und verschiedener Altersklassen, 1970–1974. Unterste Zeile: dasselbe für 1969.

	1-1		♂m-♀1		♂1-♀m		m-m		Summe
	E	B	E	B	E	B	E	B	
1970	0,6	0	2,4	2	4,4	3	17,6	20	25
1971	2,6	5	3,5	3	6,4	3	8,5	10	21
1972	2,0	5	3,7	1	4,6	1	8,7	12	19
1973	3,5	6	3,6	0	7,8	5	8,1	12	23
1974	3,7	5	7,5	6	5,3	3	10,6	13	27
1970–1974	12,0	21	20,9	12	29,8	15	52,3	67	115
1969	13,5	14	9,0	8	9,9	9	6,6	8	39

Tab. 10 stellt die Erwartungswerte und die tatsächlich gefundenen Verpaarungen für die Jahre 1969 und 1970 bis 1974 einander gegenüber. Bei den 1-1- und m-m-Paaren zeigt sich, daß (Ausnahme 1-1 1970) stets die empirischen über den erwarteten Werten liegen; bei beiden gemischtaltrigen Paarungen liegen die erwarteten stets über den gefundenen. Der χ^2 -Test ergibt für die Summe von 1970 bis 1974 für 1-1 6,8**, für ♂m-♀1 3,8*, für ♂1-♀m 7,4** und für m-m 4,1*. In allen Fällen sind also die Unterschiede wahrscheinlich signifikant bis signifikant.

Mehlschwalben verpaaren sich also bevorzugt innerhalb der Altersklassen '1jährig' und 'mehrjährig'. Das bedeutet, daß in den früheren Abschnitten die Werte von Brutpaaren mit 1jährigen ♂ nicht unabhängig von denen der Brutpaare mit 1jährigen ♀ sind. Man wird also in jedem einzelnen Fall genau prüfen müssen (z. B. mit den Ergebnissen bei den gemischtaltrigen Paarungen), wie weit unabhängige ♂- und ♀-Einflüsse vorliegen.

Wir glauben, eine einleuchtende Erklärung zu kennen, warum bevorzugt innerhalb der Altersklassen geheiratet wird. Die Verpaarungsverhältnisse nach der Brutkatastrophe 1969 (RHEINWALD 1970) wiesen abweichende Häufigkeiten auf (Tab. 10). 1969 waren in Riet sämtliche Erstbruten aufgegeben worden und ein Viertel der Brutvögel gestorben. Nach Wetterbesserung hatten sich die Überlebenden neu verpaart und dies geschah – wie Tab. 10 zeigt – wie nach den vorhandenen Häufigkeiten bei Zufallspaarung zu erwarten gewesen wäre. Die bevorzugte Verpaarung innerhalb der Altersklasse in den anderen Jahren ist vermutlich die Folge unterschiedlicher Rückkunftstermine aus dem Winterquartier. Demnach kämen zuerst die ♂ und ♀ der Mehrjährigen und beginnen zu brüten; später kommen die Einjährigen und können sich dann nur noch innerhalb ihrer Altersklasse verpaaren.

Diese Unterschiede in der Rückkunft sind zwar bei der Mehlschwalbe nicht belegt, wohl aber für andere Arten: BERNDT & STERNBERG (1971) finden beim Trauerschnäpper eine überwiegende Verpaarung gleichaltriger Partner und erklären sie als Folge von unterschiedlichen Heimzugszeiten der Altersgruppen. CREUTZ (1955) beobachtete bei dieser Art, daß die Erstankömmlinge überwiegend ältere Tiere sind, bei denen die ♂ mindestens 3 Tage vor den ♀ erschienen. Eine ähnliche Reihenfolge hält der Star ein (KLUIJVER 1935). COULSON & WHITE (1958) finden bei der Dreizehnmöve und ARN-WILLI (1960) beim Alpensegler (*Apus melba*) eine altersabhängige Rückkunft an den Brutplatz.

4. Diskussion

Mehlschwalben, die älter als 2 Jahre sind, legen in Riet im Durchschnitt von 5 Jahren 4 Tage früher als 2jährige und rund 11 Tage früher als 1jährige. Da diese Werte für die 3 Altersklassen in den gleichen Jahren gewonnen wurden, haben zufällige Abweichungen einzelner Jahre keinen wesentlichen Einfluß auf diese Unterschiede. In Riet wurden nur Kunstnester kontrolliert; daher spielt bei keiner Altersgruppe der Bau des Lehmnapfes eine Rolle. Darum meinen wir, daß die Unterschiede im Legebeginn die unterschiedliche Brutbereitschaft der Altersklassen widerspiegeln. Darüberhinaus dürfen die Differenzen im Legebeginn wohl als Maß für die Rückkunft aus dem Winterquartier gewertet werden. Wahrscheinlich sind mit 11 Tagen die Rückkuntsunterschiede sogar eher unterschätzt, weil man davon ausgehen darf, daß die frühesten Rückkehrer im Allgemeinen so ungünstiges Wetter vorfinden, daß sie nicht sofort mit dem Auspolstern des Nestes und dem Legen der Eier beginnen können.

Der biologische Sinn der früheren Rückkunft älterer Tiere könnte darin liegen, daß diese eine höhere Reproduktionsfähigkeit haben (s. u.) und daher für die Population von besonderer Bedeutung sind. Durch ihre frühere Rückkunft sichern sie sich die noch vorhandenen bezugsfertigen Nester vom Vorjahr und überlassen den Neu-

bau den jüngeren Tieren, die ohnehin weniger zur Reproduktion beitragen. Dieser finalistischen Deutung steht die Erkenntnis zur Seite, daß die 1jährigen ♂ offenbar noch nicht voll geschlechtsreif sind (geringere Schlupfrate, Abhängigkeit des Legebeginns vom Geburtstag) und daher eine frühere Rückkunft für sie keine Vorteile brächte.

Wenn keine Kunstnester angeboten werden, muß der Unterschied im Legebeginn wesentlich größer als 11 Tage sein. In der Regel dürften nämlich alle bezugsfertigen Nester von älteren Tieren besetzt werden, und die Einjährigen sind gezwungen, neue Nester anzufertigen. Selbst unter günstigen Bedingungen nimmt das mehrere Tage in Anspruch. Wenn in diese Zeit extreme Trockenperioden fallen, wird sich wohl der Legebeginn um mehrere Wochen verzögern können. Nach LIND (1960) beträgt die Nestbauzeit im Durchschnitt 12,6 Tage und der Unterschied im Legebeginn in alten und neugebauten Nestern 9 Tage. — Über früheren Legebeginn älterer Vögel haben berichtet: CREUTZ (1943) und MILLS (1973, dort weitere Literatur). LEINONEN (1973, dort weitere Literatur) kann bei der Bachstelze keine Unterschiede finden, obwohl die 1jährigen später aus dem Winterquartier kommen als die älteren.

Da die Mehlschwalbe einen ausgeprägten Kalendereffekt der Gelegegröße zeigt (s. auch LIND 1960), mußten die Gelege 1jähriger Tiere auch geringer sein. Es kann gezeigt werden, daß die Gelegegröße vom Alter der ♀ abhängt. Bei der ersten Brut legen 1jährige 4,1, 2jährige 4,6 und ältere 4,9 Eier. Die Auswertung bei Paaren mit bekanntem Alter bestätigt dies. Auch bei ♂ schien ein signifikanter Unterschied zu existieren: bei Paaren mit 1jährigen Männchen wurden 4,0, mit 2jährigen ♂ 4,5 Eier gelegt. Dies ließ sich bei den Paaren mit bekanntem Alter nicht ganz bestätigen, wenn auch ein gewisser Einfluß des ♂-Alters auf die Gelegegröße seines ♀ wahrscheinlich erscheint. Der signifikante Unterschied in der Gelegegröße zwischen Paaren mit 1jährigen und 2jährigen ♂ hat also offensichtlich seine wesentliche Ursache in der bevorzugten Verpaarung der Gleichaltrigen, so daß die geringere Gelegegröße bei Paaren mit 1jährigen ♂ in Wirklichkeit die geringere Gelegegröße der 1jährigen ♀ widerspiegelt. Eine große Anzahl von Autoren hat über die Altersabhängigkeit der Gelegegröße berichtet. DOMBROWSKI (1912) beschreibt, daß beim Uhu (*Bubo bubo*) sowohl bei sehr jungen als auch sehr alten Paaren die Gelegegröße geringer ist als bei 8- bis 16jährigen. Das Abnehmen der Gelegegröße mit höherem Alter machen auch BERNDT & WINKEL (1967) für den Trauerschnäpper wahrscheinlich. Bei unserer Untersuchung konnten wir dieser Frage nicht nachgehen, weil die Anzahlen sehr alter Tiere zu gering waren. — KLOMP (1970) hat eine Zusammenfassung der Literatur über die Altersabhängigkeit der Gelegegröße gegeben (s. auch LEINONEN 1973). Die meisten Autoren haben unseres Erachtens übersehen, daß die geringere Gelegegröße der 1jährigen Vögel über den Kalendereffekt mit dem späteren Legebeginn der Einjährigen gekoppelt sein kann (s. aber BERNDT & WINKEL 1967).

Wir haben dies an unserem Material geprüft. Der Vergleich der nach dem Kalendereffekt errechneten und der tatsächlich gefundenen Gelegegrößen läßt wahrscheinlich erscheinen, daß es über die durch den Legebeginn verursachte Reduktion der Eizahl hinaus offenbar noch einen Alterseffekt gibt. Er macht nach unseren Berechnungen 0,2–0,3 Eier bzw. 50% der Reduktion der Gelegegröße Einjähriger aus. Nach BERNDT & WINKEL (1967) beträgt der Unterschied zwischen 1jährigen und mehrjährigen Trauerschnäppern nach Ausschalten des Kalendereffekts etwas mehr als 0,5 Eier. Auch PERRINS (1965) hält den frühen Legebeginn der älteren Kohlmeisen nicht für ausreichend, alle Unterschiede der Gelegegröße zu erklären. Er vermutet, daß natürliche Auslese kleinere Gelege von 1jährigen favorisiert, weil diese damit einen durchschnittlich größeren Bruterfolg erzielten als mit größeren Gelegen.

Aus der 5jährigen Untersuchung haben wir verlässliche Informationen über den Einfluß des Alters der Eltern auf den Ablauf der ersten Brut. Für die zweite Brut

sind wir auf die Ergebnisse eines Jahres und einige Abschätzungen angewiesen. Wir wollen versuchen, mit diesen Angaben die Anteile zu kalkulieren, die die verschiedenen Altersklassen an der Reproduktion besitzen. Man sollte einschränken, daß diese Bilanz nur für die Bedingungen von Riet gilt.

Aus Tab. 7 verwenden wir die Zahl der ausgeflogenen Jungen und aus Tab. 8 die Wiederfangraten für Jungen aus der ersten Brut. Für die zweite Brut können wir die Zahl ausgeflogener Junger aus Tab. 9 a und 9 b heranziehen. Dagegen erscheinen uns die Wiederfangraten für Junge aus der zweiten Brut 1972 zu unsicher. Wir haben daher für die 5 Jahre 1970–1974 die mittlere Wiederfangrate für Junge aus der zweiten Brut berechnet und verwenden hier einheitlich den Mittelwert von 11,5%. Ferner haben wir festgestellt, daß im Mittel dieser 5 Jahre auf 100 Erstbruten 82,5% Zweitbruten folgen. Daher haben wir die Wiederfangzahlen einheitlich mit dem Faktor 0,825 multipliziert. Die errechneten Wiederfänge aus der ersten und zweiten Brut wurden dann zusammengefaßt (Tab. 11).

Tab. 11: Reproduktion der Altersklassen je Paar bei 1. und 2. Brut, sowie ♂ und ♀; Wiederfangraten; berechnete Zahl der Wiederfänge; deren Summe aus 1. und 2. Brut; daraus berechnete Zahl der Überlebenden.

	Ausfliegen		Wiederfangrate		Wiederfänge		Summe der Wiederfänge		Überleben	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1. Brut										
1jährig	2,5	2,9	14,4 %	19,2 %	0,36	0,56				
2jährig	3,5	3,3	20,4 %	21,0 %	0,71	0,69				
mjährig	3,2	3,4	17,1 %	16,1 %	0,55	0,55	1jährig	0,51	0,69	0,67 0,91
2. Brut							2jährig	0,92	0,88	1,21 1,16
1jährig	1,6	1,4	11,5 %	11,5 %	0,15	0,13	mjährig	0,85	0,72	1,12 0,95
2jährig	2,2	2,0	11,5 %	11,5 %	0,21	0,19				
mjährig	3,2	1,8	11,5 %	11,5 %	0,30	0,17				

Anmerkung: Zweitbruten sind nur 0,825mal so häufig wie Erstbruten, daher wurden die Werte der Zweitbrut mit diesem Faktor multipliziert. Da für die Zweitbrut nur Wiederfangraten für 1972 vorlagen, wurde einheitlich das Mittel aus 5 Jahren (11,5%) verwendet.

Mit dieser 'Summe der Wiederfänge' haben wir noch eine Veränderung vorgenommen, um die Zahl der Überlebenden angeben zu können. Die jährliche Mortalitätsrate der Brutvögel in Riet beträgt im langjährigen Mittel sehr genau 50% (in Vorbereitung). Das bedeutet, daß bei stabiler Population von Jahr zu Jahr durchschnittlich ein Altvogel pro Paar stirbt und durch einen Einjährigen ersetzt wird. Die Summe der 6 Wiederfangzahlen ergibt 4,57; bei einer Überlebensrate von einem Jungvogel pro Paar entspricht diese Summe 6 Überlebenden bei 6 Paaren. Wir müssen also jede Zahl mit dem Faktor $6 : 4,57 = 1,31$ multiplizieren, um von den Wiederfängen je Paar auf Überlebende je Paar zu kommen.

Man erkennt aus der letzten Spalte von Tab. 11, daß 2jährige ♂ wie ♀ die höchste Reproduktionsrate je Paar besitzen, während 1jährige jeweils die geringste haben. Dieser Unterschied könnte vielleicht noch größer sein, denn zum einen deutet sich in Tab. 9 an, daß auch in der zweiten Brut die Wiederfangrate der 2jährigen höher ist als in den anderen Altersklassen, während wir ja einheitlich 11,5% verwendeten. Zum anderen ist damit zu rechnen, daß der Prozentsatz der Zweitbruten bei den 1jährigen geringer ist als bei den Mehrjährigen. Stellen wir ferner in Rechnung, daß unter natürlichen Bedingungen die 1jährigen Mehlschwalben ihr Nest im allgemeinen selbst bauen müssen, so ist wahrscheinlich, daß die Unterschiede in der Reproduktion (über den Kalendereffekt weitere Reduktion der Gelegegröße, keine Zeit für eine Zweitbrut) noch größer sein werden. Obwohl die 3- und mehrjährigen

Tiere mehr Eier legten als die 2jährigen, flogen bei den älteren wahrscheinlich weniger Junge aus. Folglich müßte die Effizienz bei der Jungenaufzucht bei den älteren Vögeln nachlassen. Das steht im Einklang mit den Ergebnissen von BERNDT & WINKEL (1967) und DOMBROWSKI (1912), wo die ältesten Tiere auch in der Eiproduktion nachließen.

Der Altersaufbau ist also offenbar von großer Bedeutung für die Produktion überlebender Nachkommen. Davon hängt aber im wesentlichen ab, ob eine Population zu- oder abnimmt. Eine Population aus 1jährigen Mehlschwalben dürfte unter normalen Bedingungen viel zu wenig überlebende Nachkommen produzieren, um die Abundanz konstant zu halten. Mehrjährige produzieren dagegen deutlich mehr, als zur bloßen Erhaltung der Population notwendig wäre.

Altersbedingte Unterschiede in der Reproduktion wurden auch bei anderen Vogelarten festgestellt. COULSON & WHITE (1958 a, 1958 b) zeigten bei der Dreizehenmöwe, daß Erstbrüter weniger Junge zum Ausfliegen bringen als erfahrene Brüter. Dort fliegen aus größeren Gelegen absolut und relativ mehr Junge aus als aus kleineren, die im Normalfall von Erstbrütern stammen. Nach ZINK (1967) und SCHÜZ (1957) haben 2jährige und 3jährige Störche (*C. ciconia*) eine geringere Reproduktionsrate als ältere. Beim Gelbaugen-Pinguin (*Megadyptes antipodes*) fand RICHDAL (1949), daß Erstbrüter viel häufiger (38 %) nur ein Junges aufziehen als erfahrene Brüter (1,5 %). Bei Feldlerchen (*Alauda arvensis*) fliegen bei 1jährigen ♀ nur 15 % der Jungen aus, bei mehrjährigen dagegen 51 % (DELIUS 1965); hier ist Schlupfrate und Nestlingssterblichkeit vom Alter abhängig. Ähnliches berichtet SNOW (1958) von der Amsel (*Turdus merula*). Nach DONNER & MAYER (1964) werden die geringeren Gelegegrößen 1jähriger Kohlmeisen durch die höhere Nestlingssterblichkeit bei älteren Tieren wieder ausgeglichen. Wenn sie aber die Totalverluste in die Berechnungen einbeziehen, dann sind die älteren Tiere doch wieder effektiver. KLUIJVER (1951) und PERRINS (1965) haben bei Kohlmeisen auch die Überlebensraten nach dem Ausfliegen untersucht. KLUIJVER hält es für wahrscheinlich, daß Junge von 1jährigen ♂ das Nest in schlechterem Zustand verlassen und somit eine geringere Überlebenschance haben als die von älteren. PERRINS findet ebenfalls, daß mehrjährige Kohlmeisen nicht nur größere Gelege produzieren, sondern daß die Überlebensrate ihrer Jungen größer ist. — LEINONEN (1973) kann dagegen bei der Bachstelze keine altersbedingten Unterschiede in Legebeginn, Gelegegröße, Schlupfrate oder Nestlingssterblichkeit finden.

Die 5jährige Untersuchung an den Mehlschwalben in Riet hat ergeben, daß bei erster — wohl auch zweiter — Brut und dort unabhängig bei ♂ und ♀ die Reproduktion der 2jährigen effektiver ist als bei jüngeren und als bei älteren Mehlschwalben. Dieses Resultat steht nun in auffallender Übereinstimmung mit einem ganz andersartigen Ergebnis der Mehlschwalbenstudien in Riet. RHEINWALD (1973) hatte nämlich gezeigt, daß die Flügel 2jähriger Mehlschwalben länger sind als die von 1- und mehrjährigen. Andererseits wissen wir, daß die Lebenserwartung von 2jährigen nicht besser ist als die von 1-, 3- oder 4jährigen Mehlschwalben (in Vorbereitung). Ferner hatte sich gezeigt (RHEINWALD 1970), daß das Überleben katastrophaler Witterungsbedingungen bei 1jährigen deutlich besser war als bei 2jährigen und älteren Tieren.

5. Zusammenfassung

Aus Riet (30 km NW von Stuttgart) liegen aus 5 Jahren für eine größere Anzahl von Paaren der Mehlschwalbe genaue Angaben zum Legebeginn, Gelegegröße, Schlupfzahl, Ausfliegezahl und Wiederfangrate vor. Für diese Paare ist auch das Alter von ♂ oder ♀, in einigen Fällen auch das Alter beider Partner, bekannt. Bei diesen Paaren läßt sich zeigen, daß 1jährige und Mehrjährige bevorzugt in ihrer Altersklasse heiraten, während gemischtaltrige Paarungen seltener sind als nach den relativen Häufigkeiten bei zufälliger Verpaarung zu erwarten wäre. Dies ist offenbar eine Folge unterschiedlicher Ankunftsstermine von Einjährigen und Mehrjährigen.

Es wird geprüft, welchen Einfluß das Alter auf die Fortpflanzung während der ersten Brut hat. Bei Brutpaaren, in denen ♂ oder ♀ älter als 2 Jahre sind, wird durchschnittlich

4 Tage früher gelegt als bei 2jährigen und 11 Tage früher als bei 1jährigen Mehlschwalben. Mehrjährige ♀ legen mit 4,9 Eiern 0,3 Eier mehr als 2jährige und 0,8 Eier mehr als 1jährige. Bei Paaren mit 1jährigen ♂ ist zwar auch eine geringere Gelegegröße nachweisbar; sie kommt aber offenbar im wesentlichen durch die bevorzugte Verpaarung mit 1jährigen ♀ zustande. Bei 1jährigen ♂ schlüpfen mit 73,5% der Eier signifikant weniger Junge als bei 1jährigen ♀, sowie mehrjährigen ♂ und ♀ (Schlüpfraten 85,4 bis 90,4%). Vermutlich ist dies eine Folge ungenügender Brutreife der 1jährigen ♂, was sich mit einer signifikanten, positiven Korrelation von Geburtstag und Legebeginn im Folgejahr bestätigen läßt; bei den 1jährigen ♀ gab es hier keinen signifikanten Zusammenhang. Die relative Ausfliegerate (bezogen auf geschlüpfte Junge) ist bei den 1jährigen besser als bei den Mehrjährigen; die absoluten Ausfliegezahlen sind dagegen bei den Mehrjährigen – besonders bei den 2jährigen – Mehlschwalben günstiger. Die Wiederfangrate ist bei den 1jährigen (♂: 14,4 und ♀: 19,2%) geringer als bei den 2jährigen (♂: 20,4 und ♀: 21,0%) und ähnlich der der Mehrjährigen (♂: 17,1 und ♀: 16,1%).

Angaben für die zweite Brut existieren nur von 1972. Nach den Daten von 1. und 2. Brut wird der Versuch einer altersabhängigen Reproduktions-Bilanz gemacht. Dabei zeigt sich, daß 2jährige Mehlschwalben die höchste Reproduktion mit 1,21 (♂) bzw. 1,16 (♀) brutreifer Überlebender hatten, während zumindest 1jährige deutlich schlechtere Resultate mit 0,67 bzw. 0,91 zeigten. Daher kommt offenbar dem Altersaufbau der Population große Bedeutung für die Abundanzdynamik zu.

6. Summary

Influence of Age in House Martins (*Delichon urbica*) upon their Breeding Biology

Exact data for egg-laying, clutch size, number of hatched and fledged young and recovery rates are available for 5 years from Riet (a village 30 km northwest of Stuttgart, GFR) for a number of pairs of House Martins. For these pairs, additionally, the age of ♂ or ♀, in a number of cases the age of both partners, is known. It can be shown that in pair formation yearlings and older prefer to mate in their own age-class. Mixed pairs are less frequent than would be expected by the relative frequencies of males and females in these age-classes by random mating. That is obviously a consequence of the different return of yearlings and others to the breeding places.

It is shown which influence age has upon reproduction during the first brood. On the average, House Martin pairs in which ♂ or ♀ are older than 2 years lay 4 days earlier than the 2 year-olds and 11 days earlier than the yearlings. ♀, older than 2 years, lay 4.9 eggs. That is 0.3 eggs more than 2 year-olds and 0.8 eggs more than yearlings. A smaller clutch size may also be found in yearling ♂ compared with older ones. Obviously this difference is due to preferred mating with yearling ♀. Pairs with yearling ♂ hatch, with 73.5% of laid eggs, significantly less young than those with yearling ♀, older ♂ and older ♀ (rates 85.4 to 90.4%). Possibly this is a consequence of insufficient maturity of the yearling ♂, which can be confirmed by a significant positive correlation between birth-date and the date of egg-laying in the following year. In the yearling ♀ such a significant correlation does not exist.

The relative fledging rate (applied to hatched young) is higher in the yearling House Martins than in the older ones. The absolute numbers of fledged young, however, are better in the older animals, especially in the 2 year-olds. The recapture rate is smaller in the yearlings (♂: 14.4%; ♀: 19.2%) than in the 2 year-olds (20.4 and 21.0%) and similar to those older than 2 years (17.1 and 16.1%).

Data for the second brood are available only for 1972. Calculated means for egg-laying, clutch size, hatching and fledging rate, as well as recovery rate are given. With the reproductive figures from first and second brood an attempt is made to calculate the age-specific reproductive balance. 2 year-old House Martins are more productive with 1.21 (for pairs with known male) and 1.16 (for pairs with known female) birds reaching maturity. Yearlings show markedly worse results, 0.67 and 0.91 surviving. Therefore the age composition in a population seems to be of high significance for population dynamics.

7. Literatur

- Arn-Willi, H. (1960): Biologische Studien am Alpensegler. Solothurn, 204 S. • Berndt, R., & H. Sternberg (1965): Schematische Darstellung der Ansiedlungs-Formen bei weiblichen Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 106: 285–294. • Dies. (1971). Paarbildung und Partneralter beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). Vogelwarte 26: 136–142. • Berndt, R., & W. Winkel (1967): Die Gelegegröße des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter. Vogelwelt 88: 97–136. • Berthold, P. (1964): Über den Fortpflanzungszyklus südwestdeutscher Stare (*Sturnus*

vulgaris L.) und über bedingende Faktoren der Brutreife beim Star. Vogelwarte 22: 236–275. • Cavé, A. J. (1968): The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. Neth. J. Zool. 18: 313–407. • Coulson, J. C., & E. White (1958a): The effect of age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 100: 40–51. • Dies. (1958b): Observations on the breeding of the Kittiwake. Bird Study 5: 74–83. • Dies. (1961): An analysis of the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. Proc. Zool. Soc. London 136: 207–217. • Creutz, G. (1943): Die Brutbiologie des Trauerfliegenschnäppers [*Muscicapa h. hypoleuca* Pallas]. Ber. Vereins Schles. Orn. 28: 28–38. • Ders. (1951): Der Trauerschnäpper [*Muscicapa hypoleuca* Pallas]. J. Orn. 96: 241–326. • Curio, E. (1959): Beiträge zur Populationsökologie des Trauerschnäppers (*Ficedula h. hypoleuca* Pallas). Zool. Jb. 87: 185–230. • Delius, J. D. (1965): A population study of Skylarks *Alauda arvensis*. Ibis 107: 466–492. • Dombrowski, R. Ritter v. (1912): Ornithologiae. Bukarest, 926 S. • Donner, J., & G. Mayer (1964): Die Abhängigkeit der Fortpflanzungsrate vom Lebensalter der Kohlmeise. Naturkundl. Jb. Stadt Linz 1964: 337–352. • Haartman, L. v. (1951): Der Trauerfliegenschnäpper. II. Populationsprobleme. Acta zool. Fenn. 67: 1–60. • Klomp, H. (1970): The determination of clutch-size in birds. A review. Ardea 58: 1–124. • Kluijver, H. N. (1935): Waarnemingen over de levenswijze van den Spreeuw (*Sturnus v. vulgaris*) met behulp van geringe individuen. Ardea 24: 133–166. • Ders. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Ardea 39: 1–135. • Leinonen, M. (1973): Comparison between the breeding biology of year-old and older females of the White Wagtail *Motacilla alba*. Ornithologia Fennica 50, 3–4: 126–133. • Lind, E. A. (1960): Zur Ethologie und Ökologie der Mehlschwalbe, *Delichon u. urbica* (L.). Ann. zool. Soc. Vanamo 21, 2: 1–123. • Löhrl, H. (1957): Populationsökologische Untersuchungen beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). Bonn. zool. Beitr. 8: 130–177. • Mills, J. A. (1973): The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull *Larus novaehollandiae* Scoplinus. J. Anim. Ecol. 42: 147–162. • Nice, M. M. (1937): Studies in the life history of the Song Sparrow. Trans. Linn. Soc. New York 4: 1–247. • Perrins, C. M. (1965): Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. J. Anim. Ecol. 34: 601–647. • Rheinwald, G. (1970): Die Einwirkung der Witterungskatastrophe Anfang Juni 1969 auf die Mehlschwalben (*Delichon urbica*) verschiedener Altersklassen in Riet. Vogelwelt 91: 150–153. • Ders. (1973): Die Flügelänge der Mehlschwalbe: Altersabhängigkeit, Geschlechtsunterschied und Vergleich zweier Populationen. Bonn. zool. Beitr. 24: 374–386. • Ders. (1976): Frequency pattern of settling distances in the House Martin (*Delichon urbica*). Ardea 63: im Druck. • Rheinwald, G., & H. Gutscher (1969): Dispersion und Ortstreue der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*). Vogelwelt 90: 121–140. • Richdale, L. E. (1949): The effect of age on laying dates, size of eggs, and size of clutch in the Yellow-eyed Penguin. Wilson Bull. 61: 91–98. • Ruiter, C. J. S. (1941): Waarnemingen omtrent de levenswijze van de Gekraagde Roodstaart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). Ardea 30: 175–214. • Schüz, E. (1957): Das Verschlingen eigener Junge („Kronismus“) bei Vögeln und seine Bedeutung. Vogelwarte 19: 1–15. • Snow, D. W. (1958): The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. Ibis 100: 1–30. • Ullrich, B. (1971): Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland. Vogelwarte 26: 1–77. • Zink, G. (1967): Populationsdynamik des Weißen Storchs, *Ciconia ciconia*, in Mitteleuropa. Proc. XIV. Int. Orn. Congr. Oxford: 191–215.

Anschriften der Verfasser: Dr. G. Rheinwald, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn; H. Gutscher, Raiffeisenstr. 16, 7143 Vaihingen/Enz-Riet; K. Hörmeyer, Dorstener Str. 48, 4358 Haltern.

Die Vogelwarte 28 1976: 206–212

Zur Biometrie adriatischer Silbermöwen (*Larus argentatus michahellis* *)

Von Gerhard Spitzer

1. Einleitung

Biometrische Angaben über Mittelmeer-Silbermöwen (*Larus argentatus michahellis*) geben KRONEISL (1951) nach Bälgen von Vögeln der süddalmatinischen Küste und ISENMANN (1973) nach frischtoten Brutvögeln aus der Camargue. Das geringe

* Mit Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekte Nr. 1377 und 2454.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [28_1976](#)

Autor(en)/Author(s): Rheinwald Goetz, Gutscher Hans, Hörmeyer Karl

Artikel/Article: [Einfluß des Alters der Mehlschwalbe \(*Delichon urbica*\) auf ihre Brut 190-206](#)