*Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 92—101*

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Vogelwarte Radolfzell

# Nistökologische und ethologische Anpassungserscheinungen bei Höhlenbrütern

Von Hans Löhrl

## 1. Einleitung

Das Brüten in hohlen Bäumen ist für die Vögel mit Vorteilen verbunden: es bietet Schutz gegen Witterungseinflüsse und Schutz gegen Nesträuber, soweit diese sich optisch orientieren.

In allen geographischen Regionen wurden die vorhandenen Baumhöhlen ausgenutzt, so daß Höhlenbrüter bei 10 Ordnungen und insgesamt 35 Familien zu verzeichnen sind. Darunter sind Ordnungen und Familien, deren sämtliche Arten Höhlenbrüter sind; bei anderen haben nur wenige Arten diesen Schritt vollzogen.

Nachteile des Brütens in Höhlen entstehen durch kletternde, olfaktorisch oder akustisch orientierte Nestfeinde, vor allem Säuger und Schlangen. Die in der Höhle brütenden Altvögel und ihre Jungen haben keinen Fluchtweg, wenn sich ein Feind in der Höhlenöffnung zeigt.

## 2. Aktives Abwehrverhalten gegen Nestfeinde

Einige Formen haben Verhaltensweisen entwickelt, die potentielle Störenfriede oder Feinde abschrecken können: Eine dieser Methoden ist das Zischen, hervorgebracht entweder vom brütenden Altvogel oder / und von befiederten Jungen. Es ist bei mindestens 6 verschiedenen, nicht miteinander verwandten Gruppen konvergent entwickelt: es handelt sich um die Paridae, *Cephalopyrus flammiceps* als einzigem Höhlenbrüter unter den Remizidae (Ali & Ripley 1973), um *Jynx torquilla* als offenbar einzigem Vertreter der Picidae, um den Wiedehopf (Upupidae), die Eulen (Strigidae) und *Columba oenas* als bisher einzigem Vertreter der Columbidae (Steinfatt 1941). Unter den Papageien gibt es bei den Plattschweifsittichen eine Feindabwehr, wonach „sie sich eng aneinandergedrückt halb aufrichten und ein durchdringendes Gekreisch anheben, das minutenlang anhalten kann" (Nicolai briefl.).

Das Zischen als Verteidigungslaut ist nicht auf Höhlenbrüter beschränkt. Bekanntlich zischen auch die Anseres, wenn ihr Nest bedroht ist, ebenso viele Galliformes. Es wirkt jedoch, wenn es aus Höhlen ertönt, durch den Überraschungseffekt besonders stark und dazu kommt, daß die Höhlenwände den Schall reflektieren. Einige dieser Arten (Paridae sowie nach neueren Untersuchungen auch *Upupa epops*, Löhrl 1977) verstärken die abschreckende Wirkung — wiederum konvergent — zusätzlich durch Flügelschlag gegen die Höhlenwände sowie drohendes Klappen mit dem Schnabel

Zwei weitere Abwehrmaßnahmen, die bisher nur vom Wiedehopf bekannt geworden sind, waren sehr lange Zeit unklar geblieben: das Kotspritzen gegen den Gegner und die Verbreitung eines üblen Geruchs in der Bruthöhle (Sutter 1946). Diese beiden Methoden wurden noch von Heinroth (1944) mißverstanden. Teils machte man den verspritzten Kot für den üblen Geruch verantwortlich, teils wurde angenommen, die Bürzeldrüse, von der tatsächlich der Geruch ausgeht, würde ihr Drüsensekret verspritzen. Junge Wiedehopfe verfügen damit über fünf verschiedene Abwehrmethoden in der Bruthöhle, die möglicherweise mit dem Alter der Jungen variieren.

## 3. Andersartige Feindabwehr

Neben diesen Beispielen einer aktiven Abwehr dienen spezifische Verhaltensweisen der Abhaltung von Feinden und Konkurrenten. Nashornvögel und einige Kleiber vermauern große Baumhöhlen bis auf einen engen Spalt oder ein enges Flugloch. Eine Kleiberart schützt die Höhle, indem sie rund um den Eingang Harz klebt (Bent 1948), und wieder andere Kleiber betreiben eine geruchliche Verwitterung, indem sie Insekten rings um den Höhleneingang

zerreiben (LÖHRL 1967, KILHAM 1968). Es ist kaum zu bezweifeln, daß es, vielleicht in den Tropen, noch weitere Methoden gibt, die bisher unbekannt geblieben sind.

Da in allen Waldgebieten sämtliche Typen von Höhlen besetzt werden, ist zu vermuten, daß eine starke Konkurrenz um die Baumhöhlen existiert und daß daher auch Verhaltensweisen entwickelt wurden, die die Okkupation bereits besetzter Höhlen zu ermöglichen oder zu verhindern imstande sind.

## 4. Okkupationsverhalten

Der Star *(Sturnus vulgaris)* ist in der Lage, jederzeit Buntspechte aus soeben gemeißelten Höhlen zu vertreiben, indem er, wenn sich die Besitzer nähern, sofort in deren Höhle einfliegt und sich im Innern festsetzt, wobei er seinen Schnabel drohend und deutlich sichtbar zur Öffnung heraushält (LÖHRL 1956). Spechte sind offenbar nicht fähig, in solchen Fällen einen Eindringling zu vertreiben, obwohl sie dem Star außerhalb der Höhle überlegen sind und ihn jederzeit wegjagen.

Einige andere Arten, vor allem die Sperlinge und der Wendehals, erobern besetzte Höhlen dadurch, daß sie bei Abwesenheit der Eigentümer einschlüpfen und die Eier beschädigen oder hinauswerfen. Eine spezielle Methode, in kürzester Zeit die Eier eines Höhlenbrüters zu entfernen, hat der amerikanische Hauszaunkönig *(Troglodytes aëdon)* entwickelt, der diese Eier nicht erst mühsam aufschlägt und dann die Trümmer beseitigt, sondern der sie mit seinem spitzen Schnabel aufspießt und ein Ei nach dem anderen hinausträgt (KENDEIGH 1941, LÖHRL unveröff.) und so innerhalb einer Minute ein ganzes Gelege beseitigt.

Eine wirkungsvolle Methode haben die schwarzweißen Fliegenschnäpper, *Ficedula hypoleuca* und *albicollis,* entwickelt, die gelegentlich belegte Meisennester okkupieren, indem sie vor Brutbeginn der Meisen während deren Abwesenheit über dem vorhandenen Nest in wenigen Stunden ihr eigenes errichten, das aus völlig anderem Nistmaterial besteht. Die in ihre Höhle zurückkehrende Meise findet ein gänzlich anderes Bild vor und gibt häufig auf (LÖHRL 1950). Wird allerdings ein solcher Fliegenschnäpper im Nest von der Kohlmeise überrascht, so wird er in vielen Fällen getötet und befindet sich dann später als Mumie im Nistmaterial.

## 5. Meisen als Okkupatoren

Im Gegensatz zu den erwähnten Arten — Sperlinge, Wendehals, Star, Hauszaunkönig und Fliegenschnäpper — besitzen die Meisen k e i n e Verhaltensweise, die speziell auf die Okkupation bereits belegter Höhlen anderer Arten ausgerichtet ist. Sie vertreiben zwar kleinere und unterlegene Arten von ihrer Bruthöhle, doch verzichten sie nach der Verdrängung solcher schwächeren Höhlen-Vorbesitzer darauf, die dort vorhandenen Eier zu entfernen, sondern überbauen sie meist nur notdürftig. Da Meiseneier auch nach längerer „Lagerzeit" entwicklungsfähig bleiben, führt dies im Fall solcher Nestbesetzungen dazu, daß auch die Eier des Vorbesitzers mitbebrütet werden, wobei deren Junge vielfach früher schlüpfen als die aus den eigenen Eiern und damit im Vorteil sind.

Junge zweier *Parus*-Arten fanden wir in künstlichen Höhlen bis jetzt von *Parus major* und *caeruleus, major* und *ater, palustris* und *ater, cristatus* und *ater.* Nach der Okkupation eines Nestes von *Certhia familiaris* durch *Parus ater* befanden sich im Nest die Jungen beider Arten. Die Nestbesetzung durch *Parus*-Arten führt also nur bedingt zu einem Erfolg für die okkupierende stärkere Art. Im Extremfall zog ein Paar von *Parus cristatus* in einem vorher von Tannenmeisen besetzten Nest ausschließlich Junge jener Art auf.

Das Unvermögen der Meisenarten, okkupierte Höhlen ausschließlich zum eigenen Vorteil auszunützen, weist darauf hin, daß unter natürlichen Bedingungen Okkupationen nicht häufig sein können. Tatsächlich verhindern artspezifisch verschiedene Höhlenansprüche solche gewaltsamen Nestbesetzungen unter natürlichen Bedingungen.

## 6. Nestbau als Anpassung an die Innenweite

Da durch Fäulnis entstandene Baumhöhlen sehr verschieden geformt und groß sein können, haben die Nester nestbauender Höhlenbrüterarten keine artspezifisch konstante Größe. Diese Vögel sind vielmehr fähig, mehr oder weniger Nistmaterial einzutragen und können so Höhlen sehr verschiedener Größe ausreichend füllen. Es handelt sich dabei zunächst um grobes Füllmaterial, das bei den Meisen z. B. aus Moos, beim Kleiber aus Holzstückchen

besteht und auf das dann das eigentliche Nest erst aufgesetzt wird. So wog das Nistmaterial eines Kleibers in einer engen Höhle nur 17,5 g, in einer weiten und tieferen jedoch 271 g, mehr als das 150fache. Man kann daraus ersehen, daß bei diesen Arten eine große Variation bezüglich der Größe und Tiefe der Bruthöhle existiert, was besonders bekannt ist von den Kohlmeisen, die einerseits in einem schmalen Briefkasten, andererseits in einer Höhle von 20 cm Durchmesser brüten können.

## 7. Freilandexperimente mit verschiedenartigen Höhlentypen

Im Gegensatz zu Freibrütern ist es bei Höhlenbrütern möglich, in freier Natur zu experimentieren, indem man künstliche Nisthöhlen, also Imitationen von Baumhöhlen, dazu verwendet. Auf diese Weise können artspezifische Höhlenansprüche analysiert werden unter Anwendung von Methoden, wie sie sonst nur im Labor möglich sind. Die modernen Kunsthöhlen aus Holzbeton gewährleisten die Möglichkeit, gleichartige Höhlen zur Auswahl anzubieten, die jeweils nur in dem zu untersuchenden Faktor verschieden sind (Abb. 1).

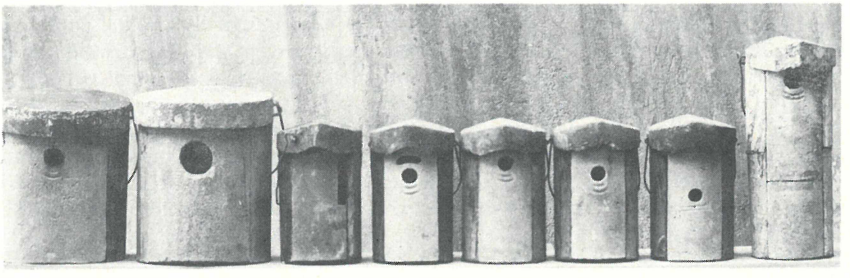


Abb. 1: Eine kleine Auswahl der bei den Versuchen verwendeten Nisthöhlentypen (System Schwegler).

### 7.1 Einfluß auf Verteilungsmuster

Zunächst hatten Versuche ergeben, daß in zwei gleichartigen Laubwaldgebieten am Oberrhein das Zahlenverhältnis zwischen Kohl- und Blaumeise deutlich verschieden war. Die Nisthöhlen in beiden Gebieten hatten dasselbe Flugloch und denselben Durchmesser, verschieden war jedoch der Abstand des Fluglochs vom Boden der Nisthöhle, nämlich 14 cm bzw. 5 cm tiefer, also 9 cm.

In dem Gebiet mit den 14 cm tiefen Höhlen brüteten 163 Kohl- und 75 Blaumeisen, also etwa im Verhältnis 2:1.

In dem anderen Gebiet mit den 9 cm tiefen Höhlen war das Verhältnis 69:64, also fast 1:1.

Beim Angebot beider Höhlentypen im Verhältnis 1:1 in geringer Dichte besetzte die Kohlmeise sämtliche tiefen Höhlen, während Blaumeisen in Ermangelung von tiefen Höhlen die niedrigen bezogen.

Damit war bewiesen, daß man durch ein Angebot verschiedenartiger Höhlentypen — durch Variieren lediglich der Höhlentiefe — das Verteilungsmuster der beiden Arten ändern konnte.

### 7.2 Höhlenansprüche des Kleibers (Sitta europaea)

Die in jenen Versuchen von der Kohlmeise bevorzugte handelsübliche Standard-Meisenhöhle mit 14 cm Tiefe wurde auch vom Kleiber besetzt, und in diesem Höhlentyp werden alljährlich Tausende von Bruten beider Arten erfolgreich aufgezogen.

Auswahlversuche ergaben jedoch, daß kein einziges Kleiberpaar mehr in einer solchen Standard-Höhle brütet, wenn gleichzeitig Höhlen mit größerem Innendurchmesser, bei gleicher Fluglochweite und gleicher Höhlentiefe, angeboten werden. Zunächst brüteten 23 Kleiberpaare ausschließlich in der weiten Höhle mit Innendurchmesser von 20 cm, wenn in nächster Nähe Höhlen mit geringerem Innendurchmesser angeboten wurden (Löhrl 1970).

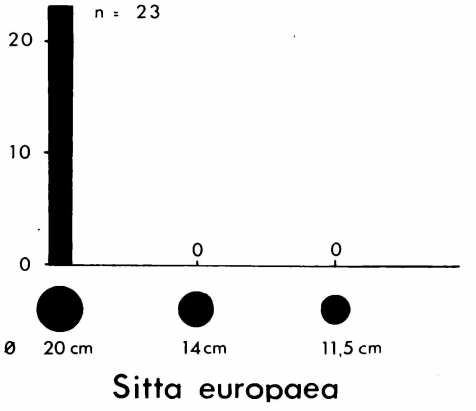



Abb. 2: Der Kleiber wählt ausschließlich Höhlen mit großer Innenweite.

Bei allen weiteren Versuchen hat sich bestätigt, daß Kleiber niemals in engen Höhlen gebrütet haben, wenn für irgendwelche Versuche weitere Höhlen angeboten waren (Abb. 2).

Die bekannte Verhaltensweise der Kleiber, das Zumauern großer Öffnungen von Baumhöhlen, die ihm auch seinen deutschen Namen als „Kleber" eingetragen hat, betrifft wohl fast immer Höhlen, die auch im Inneren umfangreich sind, gleichgültig, ob es sich dabei um solche des Schwarzspechts handelt oder um Fäulnishöhlen. Die Vermutung, daß Kleiber nur bei großen Eingängen und damit auch großen Höhlen den Klebetrieb befriedigen könnten, daß also der Bau einer das Flugloch verengenden Mauer einer primär vorhandenen Appetenz zum Mauern entspringen könnte, wurde in weiteren Versuchen widerlegt: Bei einem Angebot von großen, gleichartigen Höhlen, jedoch mit unterschiedlicher Fluglochweite von 32 mm und 60 mm im Durchmesser, zeigte es sich, daß von 30 Kleiberpaaren mit nur einer Ausnahme die Höhle bevorzugt wurde, bei der das Vermauern eines zu weiten Eingangs nicht notwendig war (Abb. 3). Als wir die einzige Ausnahme nachprüften, sahen wir, daß die im Vorjahr besetzt gewesene Höhle mit engem Eingang sehr stark von Flöhen befallen war, was üblicherweise die Vögel vom Bezug abhält.

Einzeln hängende Höhlen dieser Größe mit Fluglochdurchmessern zwischen 60 mm und 110 mm wurden jedoch in vielen Fällen vom Kleiber bis auf den üblichen Eingang von rund 20—30 mm zugemauert.

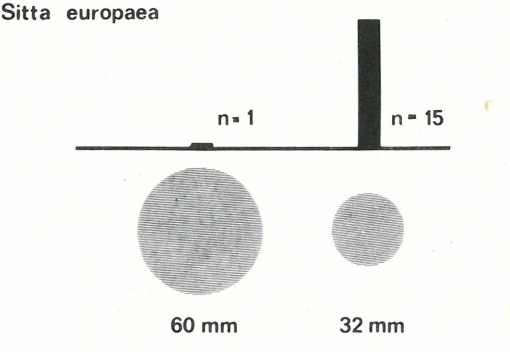



Abb. 3: Beim Angebot unterschiedlicher Flugloch-Durchmesser wählt der Kleiber das engste Flugloch und verzichtet damit auf das artspezifisch typische Verengen großer Fluglöcher mit Lehm.

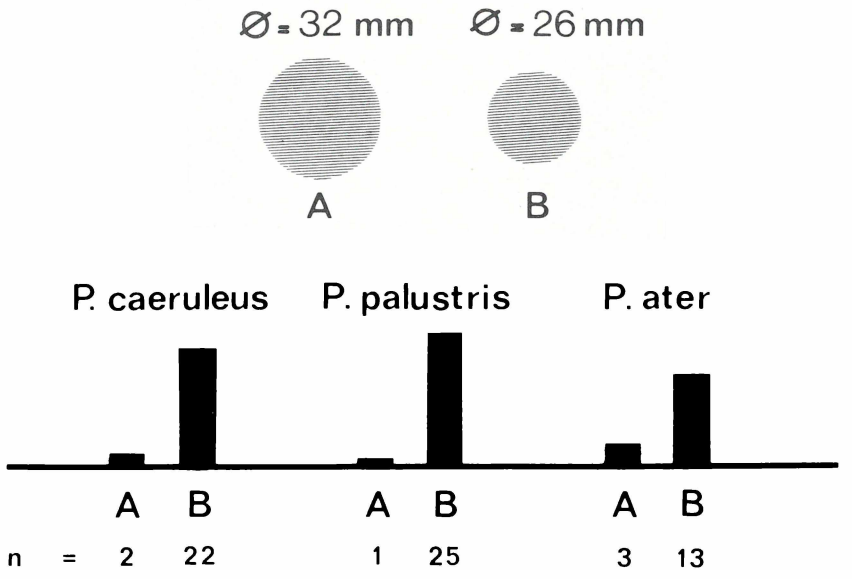



Abb. 4: Die drei kleinen *Parus*-Arten bevorzugen eindeutig Nisthöhlen mit möglichst engem Flugloch.

### 7.3 Höhlenansprüche der Meisen

Von den sechs mitteleuropäischen Meisenarten konnten vier näher untersucht werden, da sie regelmäßig in künstlichen Niststätten brüten.

Versuche ergaben, daß die drei kleinen Meisenarten *Parus caeruleus, palustris* und *ater* ein kleines Flugloch vorziehen, durch das sie gerade noch mit Mühe schlüpfen können (Abb 4).

Sobald in einem Versuchsgebiet Höhlen mit kleinem Flugloch angeboten wurden, stieg die Zahl der kleinen Meisen auch dort, wo vorher Standard-Höhlen in gleicher Zahl zur Verfügung standen, ohne daß die Zahl der Kohlmeisen abnahm.

Untersucht man nun das Verhalten der Kohlmeise gegenüber Höhlen mit verschieden weitem Eingang, so würde bei dieser Art ein Flugloch von 30 mm Durchmesser gerade noch leicht passierbar sein. Bei entsprechendem Verhalten wie dem der kleinen Meisen wäre die Bevorzugung eines solchen 30-mm-Fluglochs zu erwarten (Abb. 5). Die Abbildung zeigt jedoch, daß dies nicht der Fall ist. Ein signifikanter Unterschied zwischen einer Höhle mit 30 mm weitem Eingang bis zu 40 mm war nicht festzustellen, doch ist eine gewisse Vorliebe der Kohlmeise für einen 32 mm weiten Eingang erkennbar.

Betrachten wir diese Verhältnisse unter dem Gesichtspunkt der möglichen Feind- oder Konkurrenz-Gefahr, so ist tatsächlich zwischen diesen Fluglochgrößen kein Unterschied bezüglich der Gefährdung der Brut festzustellen, denn sämtliche Weiten sind auf jeden Fall groß genug, um dem Marder das Emporziehen des Nestes zu ermöglichen, und auch der Buntspecht *(Dendrocopos major)* kann hier überall den Kopf durchstecken und Junge herausholen. Auch für die Haupt-Nisthöhlen-Konkurrenten der Kohlmeise, Feldsperling *(Passer montanus)* und Kleiber, besteht kein Hindernis.

Für die kleinen Meisen ist jedoch das kleine Flugloch vorteilhaft als Schutz gegen Raubfeinde wie auch gegen stärkere Höhlenkonkurrenten. Der Marder kann nur durch Fluglöcher von mindestens 30 mm durchgreifen. Höhlen mit nur 26 mm Fluglochweite sind absolut mardersicher. Gleichzeitig sind diese Höhlen gesichert gegen den Buntspecht, der in unserem Raum regelmäßig Jungvögel erbeutet. Der Buntspecht kann seinen Kopf durch ein Flugloch von 32 mm gerade noch durchstecken, nicht aber bei 26 mm. Die hauptsächlichsten Konkurrenten um die Höhle, vor allem die Kohlmeise und der Kleiber, sind gleichfalls ausgeschlossen.

Diese Faktoren dürften zusammengewirkt haben, so daß eine einheitliche Bevorzugung kleiner Fluglöcher durch die drei kleinen Meisenarten zustande kam, obwohl zweifellos für

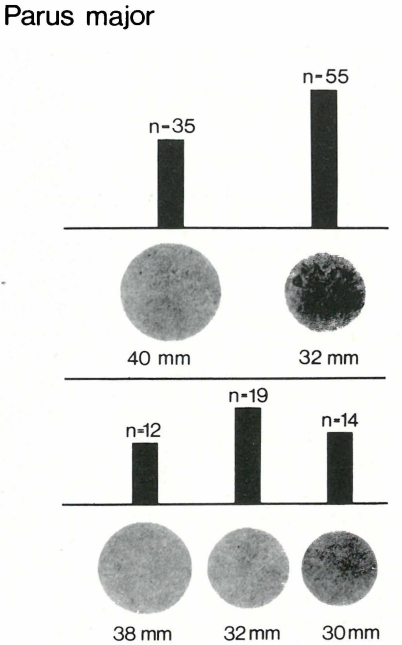
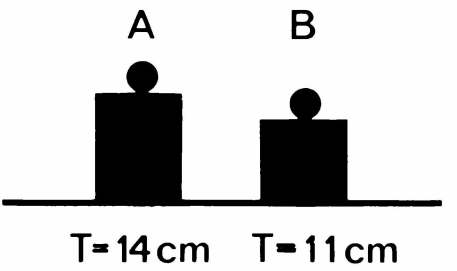



Abb. 5: Die Kohlmeise zeigt keine signifikante Bevorzugung von Flugloch-Durchmessern zwischen 30 und 40 mm.



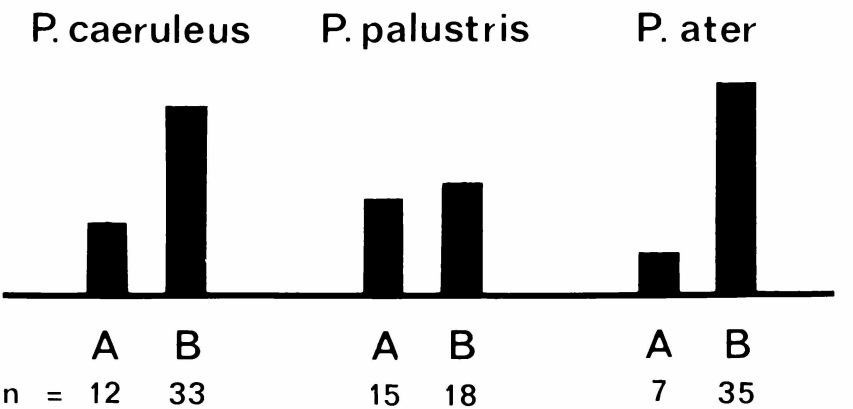




Abb. 6: Beim Angebot von Nisthöhlen verschiedener Tiefe, gemessen vom Flugloch ab, wählen Blau- und Tannenmeisen signifikant die weniger tiefe Bruthöhle von 11 cm.

diese Arten ein größeres Flugloch leichter passierbar wäre und eine weniger starke Abnutzung des Gefieders bei der Jungenfütterung zur Folge hätte.

Dem Schutz der Kohlmeisenbrut dient nun aber eine andere Verhaltensanpassung: die Kohlmeisen bevorzugen eindeutig tiefere Höhlen, als sie seit Jahrzehnten in der handelsüblichen Meisen-Standard-Höhle geboten werden. Eine Tiefe von 19 cm im Vergleich mit 14 cm wird hoch signifikant (46:5, $P < 0{,}001$) bevorzugt. In einer so tiefen Höhle ist die Brut weniger gefährdet. Tatsächlich ergaben Versuche in einem stark mardergefährdeten Gebiet, daß nur ganz gelegentlich besonders hochgebaute Nester in den tiefen Höhlen vom Marder erreicht werden konnten, während die Standardhöhlen größtenteils ausgeraubt worden sind.

Vergleicht man damit die Ansprüche der Kleinmeisen, so ergibt sich hier eine entgegengesetzte Auswahl: mindestens die beiden häufigsten, *Parus caeruleus* und *ater,* die sich im Habitat weitgehend ausschließen, zeigen eine signifikante Bevorzugung einer weniger tiefen Höhle (Abb. 6).

Während also die Kohlmeise eine Tiefe von 19 cm bevorzugt, gilt die Auswahl von Blau- und Tannenmeise einer Tiefe von nur 11 cm gegenüber der Standardhöhle von 14 cm Tiefe.

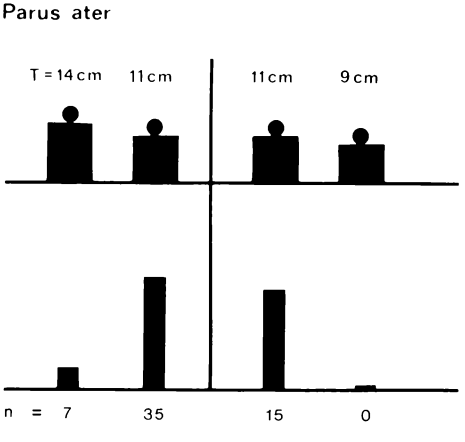
Möglicherweise geht die Vorliebe für eine geringere Tiefe auf die Lichtverhältnisse in der Höhle zurück, da ein kleines Flugloch selbstverständlich den Innenraum weniger stark erhellt als ein größeres, während in einer geringeren Tiefe dieser Mangel ausgeglichen wird. Ermöglicht ist diese Wahl durch die erwähnte Sicherheit gegenüber Nestfeinden, die das kleinere Flugloch bietet.

Auf der anderen Seite ist bei der Kohlmeise eine größere Tiefe möglich, weil das größere Flugloch auch noch tiefer gelegene Nester ausreichend erhellt.

Die bei den Kleinmeisen bevorzugte Tiefe von 11 cm scheint in der Nähe des Optimums dieser Arten zu liegen, denn bei noch geringerer Tiefe von nur 9 cm ergab sich eine zunehmende Ablehnung bei beiden Arten, d. h. *Parus ater* lehnte niedrigere Höhlen vollkommen ab, während *caeruleus* eine abfallende Beliebtheit erkennen läßt (Abb. 7). Bietet man der Blaumeise die vorher weniger beliebte Standardhöhle im Vergleich zu der stark verkürzten 9-cm-Höhle an (Abb. 8), so ergibt sich eine deutliche Bevorzugung der Standardhöhle. Bei einer solchen Auswahl wird also eine an sich zu tiefe Höhle vor der deutlich zu niedrigen bevorzugt.

Auch dies kann wieder mit der Gefährdung durch Nesträuber erklärt werden, da bei sehr niedrigen Höhlen Jungvögel unter Umständen durch das Flugloch ergriffen werden können, auch wenn der Nesträuber nicht weiter eindringen kann.

Zur Untersuchung der Frage, ob möglicherweise allein die Lichtverhältnisse in der Höhle für die Auswahl entscheidend sein könnten, wurden für Kohl- wie für Tannenmeisen Höhlen zur Auswahl geboten, die denselben Sicherheitsabstand vom Flugloch, jedoch mit größerer Helligkeit boten. Die entsprechenden Höhlen wurden horizontal aufgehängt, so daß sich der



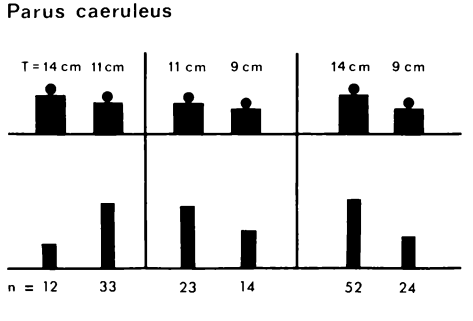




Abb. 7 (links): Die bevorzugte Tiefe der Bruthöhle liegt bei der Tannenmeise signifikant zwischen 14 und 9 cm.

Abb. 8 (rechts): Die Blaumeise zeigt eine deutliche Bevorzugung einer Tiefe zwischen 9 und 11 cm. Beim Angebot von 9 und 14 cm tiefen Höhlen entscheidet sie sich jedoch für die tiefere.

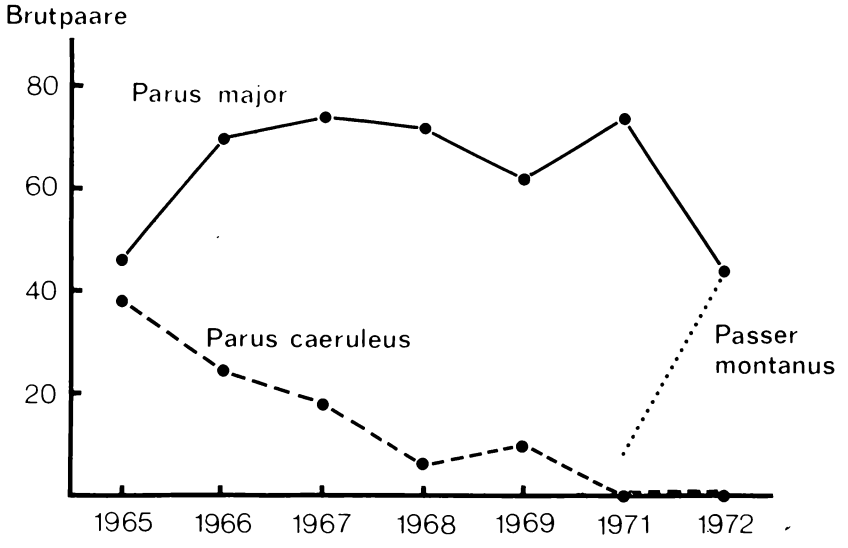



Abb. 9: Ein geringes Angebot von nur 40 Höhlen je qkm in einem optimalen Habitat führte zu einer völligen Verdrängung der Blaumeise infolge des Konkurrenzdrucks durch *Parus major* und *Passer montanus.*

Nistraum in guter Beleuchtung im hinteren Teil, jedoch nicht unterhalb des Fluglochs befand. In allen Fällen zeigte sich eine nahezu vollkommene Ablehnung dieser Höhlen, obwohl bei der Tannenmeise in freier Natur Höhlen, die nach hinten führen, nicht selten sind.

### 7.4 Konkurrenz bei Angebot einheitlicher Höhlen in geringer Dichte

Zur Klärung der Frage, ob tatsächlich bei der Bevorzugung des engen Fluglochs durch die kleinen Meisen die Vermeidung von Konkurrenz mitbeteiligt sein kann, also nicht nur die Gefährdung durch Nesträuber, wurden Standardhöhlen mit einheitlich großem, also für alle Meisen zugänglichem Flugloch in einem sehr nahrungsreichen und günstigen Habitat in einer Zahl angeboten, die, verglichen mit der Waldgröße, sehr gering war (40 je qkm). Es ergab sich eindeutig, daß die Konkurrenz vor allem durch die größere Kohlmeise von wesentlicher Bedeutung ist. In dem betreffenden Gebiet nahm die Anzahl der zunächst hier brütenden Blaumeisen in gleicher Weise ab wie die Zahl der Kohlmeisen zunahm. Mit Erreichen der höchsten Brutpaardichte der Kohlmeise war die Blaumeise vollständig aus den Nisthöhlen verdrängt. In vielen Fällen befanden sich in den Nestern der Kohlmeisen noch die Eier der vorherigen Nestbesitzer. Mehrfach waren diese getötet, sie lagen noch am Nestrand. (Abb. 9.)

Auf einer anderen Versuchsfläche, wo nach dem vorherigen Angebot von Standardhöhlen fast nur noch Höhlen mit engem Flugloch angeboten wurden, so daß dort Kohlmeisen weitgehend ausgeschlossen waren, wurde mehrere Jahre hindurch eine Dichte der Blaumeise erzielt, wie sie bisher aus keinem anderen Versuchsgebiet aus der Literatur bekannt geworden ist — wieder ein Hinweis darauf, daß ein wesentlicher Faktor für den Höhlenanspruch der Blaumeise die Vermeidung der Konkurrenz sein dürfte (Abb. 10).

In weiteren Versuchen wurde noch ermittelt, daß zusätzlich zu den verschiedenen Ansprüchen an die Höhle auch noch Bevorzugungen der Lage der Höhle am Baum bestehen derart, daß Blaumeisen die obere Hälfte, Kohlmeisen die untere Hälfte der Bäume bevorzugen. Auch auf diese Weise kann also die tatsächlich bestehende Konkurrenz durch die Kohlmeise wesentlich gemildert werden.

Die zunächst scheinbar vorhandene Gleichartigkeit der Höhlen, die im Standard-Modell von allen Arten zur Brut benutzt wurde, verschwindet völlig nach dem Angebot verschiedenartiger Modelle und Höhen am Baum: Artspezifische Unterschiede in der Bevorzugung betreffen nicht nur die Größe des Hohlraums, sondern auch die Größe des Fluglochs, die Tiefe der Höhle und die Höhe am Baum.

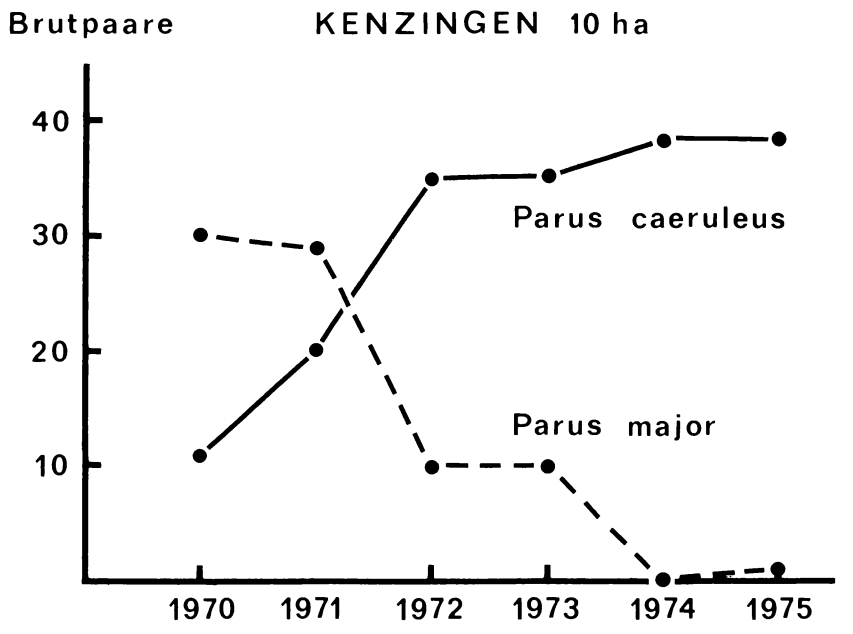



Abb. 10: In einem optimalen Gebiet führte eine Verminderung der Nisthöhlen mit 32-mm-Flugloch mit dem Ziel einer Ausschaltung der Kohlmeise in den Jahren 1971, 1972 und 1974 zu einer zunehmenden Siedlungsdichte der Blaumeise.

Gewaltsame Okkupationen bei den Meisen dürften also unter natürlichen Bedingungen weitgehend vermieden werden — woraus das Fehlen von Verhaltensweisen zu erklären ist, die zur Vernichtung der Brut des Vorbesitzers und damit zum Vorteil für die eigene Brut führen würden. Ein Gegenbeispiel ist der Feldsperling, der in allen von uns beobachteten Fällen nur seine eigenen Jungen aufgezogen hat.

Diese Ergebnisse zeigen, daß man auch bei brutökologischen Fragen in freier Natur experimentell arbeiten und Gesetzmäßigkeiten erkennen kann; sie wären durch bloße Beobachtung niemals zu erreichen gewesen.

## 8. Summary

Ecological and ethological adaptations in hole-nesting birds

In all zoogeographical regions,tree cavities are utilized as nesting sites by birds of many different groups. The advantage of this nesting behaviour lies in the protection of the bird against predators and unfavourable weather; a disadvantage, however, is the lack of escape possibilities. Several different, but often converging behaviour patterns have been developed by birds nesting in tree cavities for the purpose of defense: hissing, bill snapping, and the beating of wings against cavity walls. The Hoopoe averts intruders by the aimed ejection of faeces or the excretion of offensive, musky odours from oil glands. Other species (i. e. Bucerotidae, *Sitta* spec.) narrow the entrance of their nesting cavities by different means including the smearing with pitch or pulverized insects.

Specific behaviour patterns are used for the occupation of nesting cavities which are already inhabited. This sometimes results in the destruction of clutches (i. e. *Sturnus, Jynx, Passer, Troglodytes aëdon, Ficedula hypoleuca, F. albicollis*). Titmice have no such specific behaviour patterns for occupation, even though sometimes expelling weaker species from nestboxes. In this case, the titmice, to their disadvantage, fail to remove the eggs of the former occupants and may rear the young of the other species in addition to their own clutch. Such behaviour, however, seems to be avoided under natural conditions as a result of species-specific preferences in the type and location of nest cavities. Experiments, in which different types of nestboxes were provided for selection, demonstrated preferences in relation to differences in the diameter of the cavity, diameter of the entrance, depth of the cavity, and height of the nestbox above ground.

## 9. Literatur

Ali, S., & S. D. Ripley (1973): Handbook of the Birds of India and Pakistan. Vol. 9. Bombay-London-New York. • Bent, A. C. (1948): Life Histories of North American Nuthatches, Wrens, Thrashers and their Allies. Washington. • Heinroth, O. (1944): Wann stinkt der Wiedehopf? Orn. Mber. 52: 45—46. • Kendeigh, S. Ch. (1941): Territorial and Mating Behavior of the House Wren.Illinois Biol. Monographs XVIII/3. • Kilham, L. (1968): Reproductive Behavior of White-Breasted Nuthatches. Auk 85: 477—492. • Löhrl, H. (1950): Zur „Verdrängung" von Meisen durch Fliegenschnäpper. Vogelwelt 71: 39—41. • Ders. (1956): Der Star als Bruthöhlenkonkurrent. Vogelwelt 77: 47—50. • Ders. (1967): Die Kleiber Europas. Neue Brehm-Bücherei 196, Wittenberg-Lutherstadt. • Ders. (1970): Unterschiedliche Bruthöhlenansprüche von Meisenarten und Kleibern als Beitrag zu Nischenproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 64: 314—317. • Ders. (1977): Zum Brutverhalten des Wiedehopfs Upupa epops L. Vogelwelt 98: 41—58. • Steinfatt, O. (1941): Beobachtungen über die Hohltaube in der Rominter Heide. Beitr. Fortpfl. Biol Vögel 17: 90—96. • Sutter, E. (1946): Das Abwehrverhalten nestjunger Wiedehopfe. Orn. Beob. 43: 72—81.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Löhrl, D-7293 Pfalzgrafenweiler/Edelweiler

---

*Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 101—111*

Aus dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland", Wilhelmshaven

# Zum Verhalten von Kohlmeisen *(Parus major)* während der Bebrütungsphase [1])

Von Wolfgang Winkel

## 1. Einleitung

Für Aktivitäts-Untersuchungen an nestbauenden, brütenden oder Junge fütternden Vögeln eignen sich vor allem Arten, die in Höhlen brüten, denn bei diesen ist es möglich, die Nestbesuche der Altvögel mit Hilfe einfacher, in die Einflugöffnung einzubauender Apparate automatisch zu registrieren. Um bei automatischen Registrierungen zwischen der Aktivität von ♂ und ♀ unterscheiden zu können, muß allerdings mindestens einer der beiden Brutpartner unverwechselbar markiert werden (vgl. hierzu z. B. STIERHOF 1968, WARD 1969, STORTEIR & PALMGREN 1971, SCHMIDT & KISSMER 1975). Die vorliegende Auswertung basiert auf Registrierungen, die mit Hilfe einer von FELKE (1974) entwickelten kombinierten Licht-Magnetschranke gewonnen wurden. Die Versuchsvorrichtung gestattete eine einwandfreie Unterscheidung zwischen den Geschlechtern, da stets einer der beiden Partner mit einem Ring aus Magneteisenblech markiert war. Ziel dieser Arbeit ist es, am Beispiel der Kohlmeise das Verhalten der Elternvögel während der Bebrütungsphase auf einzelne Fragen hin zu analysieren.

## 2. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden von 1974 bis 1976 im reich mit Bäumen und Buschwerk bestandenen Gelände des Instituts für Vogelforschung in Wilhelmshaven-Rüstersiel (53.33 N, 8.07 E) durchgeführt.

Die Versuchsvorrichtung besteht aus einer kombinierten Licht-Magnetschranke. Als Lichtschranke dient eine Mikroabtasteinheit (Firma Visolux-Elektronik, Berlin), deren Lichtstrahl durch Vorsetzen einer Ultrarot-Filterscheibe unsichtbar gemacht wurde. Die zweite Schranke basiert auf dem Prinzip der magnetischen Induktion. „Licht-" und „Magnetfalle" sind jeweils — für das Auge fast unsichtbar — in das Flugloch der Nisthöhle eingebaut (Näheres hierzu s. FELKE 1974).

Beim Durchschlüpfen des Flugloches wird in jedem Falle die Lichtschranke durchbrochen. Ist ein Tier zusätzlich mit einem Eisenring (Höhe 5 mm; Gewicht: <0,2 g) versehen [2]), wird eine Induktionsspannung erzeugt, und die Magnetschranke tritt in Funktion. Bei meinen Versuchen war jeweils das ♀ markiert.

---

[1]) Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen und einer Forschungsbeihilfe der Nordwestdeutschen Universitätsgesellschaft.

[2]) Die Markierung erfolgte in der Regel schon im Januar oder Februar beim Fang der in Nisthöhlen nächtigenden Kohlmeisen.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: 29_1977_SH

Autor(en)/Author(s): Löhrl Hans

Artikel/Article: Nistökologische und ethologische Anpassungserscheinungen bei Höhlenbrütern 92-101