

DIE VOGELWARTE

BERICHTE AUS DEM ARBEITSGEBIET DER VOGELWARTEN

Fortsetzung von: DER VOGELZUG, Berichte über Vogelzugforschung und Vogelberingung

Band 32

Heft 3

Juni 1984

Die Vogelwarte 32, 1984: 161–182

Die biologische Bedeutung von Ersatzbruten bei Kohlmeisen (*Parus major*)

Von Hanneliese Einloft-Achenbach und Karl-Heinz Schmidt

Einleitung

Durch das Bereitstellen künstlicher Nisthöhlen wird das systematische Studium der Brutbiologie von Höhlenbrütern stark erleichtert. Dies ist einer der Hauptgründe, warum z. B. die Kohlmeisen zu den am besten untersuchten Vogelarten gehören (Literaturübersicht bei PERRINS 1979). Es darf dabei aber nicht übersehen werden, daß durch das Nistkastenangebot künstliche Bedingungen geschaffen werden: Die Bruten sind — im Gegensatz zu Bruten in Naturhöhlen — weitgehend geschützt vor Witterungseinflüssen und Nesträubern.

Aus den wenigen bis heute vorliegenden Naturhöhlenuntersuchungen (VILKA 1960, NILSSON 1975, BALEN & BOOIJ 1976, BALEN u. a. 1978, 1982) ist bekannt, daß im allgemeinen ein großer Prozentsatz von Höhlenbrütern gezwungen ist, aus verschiedenen Gründen die erste Brut aufzugeben. Trotz fehlender Daten darf vermutet werden, daß diese Verluste zumindest teilweise durch Ersatzbruten ausgeglichen werden.

Bei Untersuchungen an Kunsthöhlen wird die Bedeutung von Ersatzbruten aufgrund der günstigen Brutvoraussetzungen beträchtlich unterschätzt, denn auch die übliche Methode des Altvogelfangs während der Nestlingszeit stellt keine größere Störung dar, die die Vögel zur Aufgabe der Brut veranlassen könnte. In Jahren mit hoher Nestlingssterblichkeit bzw. starkem Nesträubereinfluß ergeben sich bei dieser Methode jedoch erhebliche Unsicherheiten in der Bestimmung von Erst-, Ersatz- und Zweitbruten. Erfolgt die Aufgabe des Geleges oder der Brut, bevor das ♀ registriert werden konnte, ist es nicht möglich, späte Erstbruten von Ersatzbruten zu trennen. Dies dürfte einer der Hauptgründe dafür sein, daß in der Literatur nur sehr wenige Aussagen über Ersatzbruten zu finden sind. In der hier vorgelegten Untersuchung an der Kohlmeise wurde ein Teil der ♀ schon beim Brüten gefangen, wodurch die oben genannten Probleme weitgehend vermieden werden konnten.

Wir versuchen in dieser Arbeit, die biologische Bedeutung der Ersatzbruten bei der Kohlmeise abzuschätzen, indem wir biologische Parameter (Gelegegröße, Bruterfolg, Jungvogel-Wiederfangrate, Lebenserwartung der ♀) miteinander vergleichen. Damit soll beantwortet werden, ob es sich für ein ♀ lohnt, Energie in Ersatzbruten zu investieren, oder ob ein erneuter Brutaufwand mit einer Verringerung der Lebenserwartung bezahlt wird (BRYANT 1979).

2. Material und Methode

Die hier vorliegende Untersuchung ist Teil eines größeren Projektes, dessen Ziel die Erforschung der Populationsdynamik und Brutbiologie von Höhlenbrütern ist (SCHMIDT 1976; 1983, SCHMIDT & HAMANN 1983, SCHMIDT & STEINBACH 1983, BERRESSEM,

BERRESSEM & SCHMIDT 1983 u. a.). Seit 1971 werden von einer großen Zahl freiwilliger Helfer sowie von Studenten der Universität Frankfurt Daten gesammelt.

In der Brutsaison werden regelmäßig folgende Parameter erfaßt: Nestbaustadien, Eiablagebeginn, Gelegegröße, Brutbeginn, Anzahl der geschlüpften und ausgeflogenen Jungvögel sowie Zeitpunkt des Ausfliegens. Die Nestlinge werden ungefähr am 10. Nestlingstag mit Ringen der Vogelwarte Helgoland beringt. Die ♀ werden in Schlüchtern entweder beim Brüten oder beim Füttern der Nestlinge gefangen, gewogen und ebenfalls beringt. In Frankfurt werden nur fütternde Altvögel gefangen. Die Altersbestimmung erfolgt nach DROST (1951) und SVENSSON (1970).

Außerhalb der Brutsaison wird die Population durch zwei Methoden erfaßt. Von August bis März werden an mehreren Futterstellen wöchentliche Netzfänge durchgeführt. In den Wintermonaten finden nächtliche Kontrollen der Nisthöhlen in zwei- bzw. vierwöchigen Abständen statt.

In den Kontrollgebieten stehen den Vögeln flächig oder linear aufgehängte Holzbeton-Nistkästen (vgl. SCHMIDT 1976) zur Verfügung.

Charakterisierung der Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsgebiete liegen a) im Raum Schlüchtern (SLÜ), geographische Koordinaten: 50,19 N 09.28E, durchschnittliche Jahrestemperatur: 7,5 °C und b) in der Frankfurter Innenstadt (FFM), geographische Koordinaten: 50.05 N 08.40E, durchschnittliche Jahrestemperatur: 9,5 °C.

a) Die Gebiete im Raum Schlüchtern:

Gebiet 1 „Paradiesweiher“ (PAW): Heller Eichenwald mit geringem Buchenanteil, gut entwickelte Kraut- und Strauchschicht. Größe: 11 ha — 185 Nistkästen. Höhenlage: 300 m ü. NN.

Gebiet 2 „Breitenbach Erle“ (BRE): Dunkler Buchenhallenwald mit geringem Fichtenanteil, kaum ausgebildete Kraut- und Strauchschicht. Größe: 13 ha — 253 Nistkästen. Höhenlage: 253 m ü. NN.

Gebiet 3 „Steinau Hermes“ (STHE): Fichten-Lärchen-Mischwald mit geringem Buchenanteil, unterschiedliche Lichtverhältnisse, unterschiedlich gut entwickelte Kraut- und Strauchschicht. Länge: 1 300 m — 59 Nistkästen. Höhenlage: 300 m ü. NN.

Gebiet 4 „Sterbfritz Seibroich“ (SFSB): Heller Kiefernwald mit geringen Fichten- und Buchenanteilen, gut entwickelte Kraut- und Strauchschicht. Größe: 5 ha — 97 Nistkästen. Höhenlage: 450 m ü. NN.

Gebiet 5 „Bad Soden Wildpark“ (BSWP): Heller Eichen-Buchen-Mischwald mit Lärchen- und Kiefernanteilen, gut entwickelte Kraut- und Strauchschicht; ca. 20 % dunkler Fichtenwald, keine Kraut- und Strauchschicht. Länge: 4 500 m — 200 Nistkästen. Höhenlage: 300 m ü. NN.

b) Die Frankfurter Gebiete:

Gebiet 6 „Zoologischer Garten“ (ZOO): Parkähnliches Gelände mit Gebäuden und Freiflächen; z. T. exotischer Baum- und Strauchbestand, nicht flächendeckend (Ausführliche Beschreibung bei KÜMMEL 1980). Größe: 12 ha — 100 Nistkästen. Höhenlage: ca. 100 m ü. NN.

Gebiet 7 „Hauptfriedhof“ (FHF): Heterogenes Gebiet mit teilweise dichtem Nadelbaumbestand (Fichte, Tanne, Kiefer, Eibe, Lärche), unterbrochen von offenen Rasenflächen und vereinzelten Laubbaumgruppen (Birke, Kastanie, Ahorn, Linde, Buche, Eiche, Platane, Esche, Ulme); viele Zierformen sowie eine große Anzahl exotischer Sträucher. Größe: 78 ha — 345 Nistkästen. Höhenlage: ca. 100 m ü. NN.

In den Gebieten PAW und ZOO werden seit 1977 bzw. 1978 in täglichen Abständen Brutkontrollen durchgeführt. Im Gebiet BSWP erfolgten 1981 Kontrollen in zweitägigem Abstand, ebenso wie 1982 im Hauptfriedhof (FHF). In den restlichen Jahren bzw. den übrigen Gebieten wurden wöchentliche Kontrollen durchgeführt.

Für die hier vorgelegte Untersuchung wurden folgende Jahre berücksichtigt:

SLÜ	1 (PAW)	Laubwald	1971—1982
	2 (BRE)		
	3 (STHE)	Nadelwald	1971—1982
	4 (SFSB)		
FFM	5 (BSWP)	Mischwald	1981
	6 (ZOO)		1978—1982
	7 (FHF)	Park	1980—1982

Wir danken allen Mitarbeitern unserer Arbeitsgruppe, die beim Sammeln der Daten mitgeholfen haben. Für die freundliche Unterstützung sowie die Bereitstellung von Nistkästen danken wir der Verwaltung des Frankfurter Hauptfriedhofs und der Verwaltung des Zoologischen Gartens ebenso wie den Kommunen Schlüchtern, Steinau und Sinnatal-Sterbfritz, Frau G. STEPHENS danken wir für die Anfertigung des Summary. Herr ACHENBACH fertigte die Zeichnungen an.

3. Ergebnisse

3.1. Häufigkeit von Ersatzbruten

3.1.1. Jahreseffekte

Die Bereitschaft der Kohlmeisen, bei gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut anzuschließen, ist in den einzelnen Jahren verschieden groß (Tab. 1). In SLÜ schwankte die Rate der aufgegebenen Erstbruten zwischen 9 % und 51 % und das Verhältnis aufgegebener Bruten zu Ersatzbruten zwischen 20 % und 100 %. Gründe für diese unterschiedlichen Verhaltensweisen hängen vermutlich mit der Nahrungssituation der jeweiligen Brutsaison zusammen. Nach SCHMIDT (1983) und BALEN (mündl.) herrschte 1975 während der Brutsaison Nahrungsknappheit, die niedrige Gelegegröße, hohe Nestlingssterblichkeit, geringen Bruterfolg und fehlende Zweitbruten zur Folge hatte. Dagegen war die Brutsaison 1974 aufgrund der guten Nahrungssituation für Kohlmeisen gekennzeichnet durch geringe Nestlingssterblichkeit, hohen Bruterfolg und hohen Zweitbrutenanteil (cf. HAMETTE 1974). WINKEL (1975) fand 1974 bei Kohlmeisen in seinem Untersuchungsgebiet im Emsland neben einem hohen Prozentsatz an Zweitbruten sogar Drittbruten.

In FFM gaben 42 %—80 % aller Kohlmeisen ihre Erstbrut auf, obwohl die ♀ im Gegensatz zu SLÜ während der Bebrütungszeit nicht gefangen wurden (Tab. 1). Die Rate der Ersatzbruten war in FFM in allen Jahren bedeutend höher als in SLÜ, ebenso der Anteil an Zweitbruten. Hier kann ein hoher Zweitbrutenanteil nicht als Zeichen für eine günstige Brutsituation angesehen werden: 1982 brüteten alle ♀ mit erfolgreichen Erstbruten in FFM ein zweites Mal, in SLÜ nur 3 %. In FFM scheiterten jedoch 80 % aller Erstbruten, in SLÜ waren es 27 %.

3.1.2. Saisoneffekte

Wir haben geprüft, ob die Bereitschaft, nach gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut zu beginnen, saisonabhängig ist. Dazu wurden für Bruten, die vor bzw. nach dem Eiablagemedian begonnen wurden, jeweils getrennt die Ersatzbrutraten bestimmt. Hierbei zeigt sich, daß in der ersten Hälfte der Brutsaison bedeutend mehr ♀ Ersatzbruten machen als in der zweiten, und zwar 116 von 199 ♀ (= 58 %) im Vergleich zu 64 von 205 ♀ (= 31 % (χ^2 -Test, $p < 0,001$).

Tab. 1: Häufigkeit von Erstbruten, aufgegebenen Erstbruten (Totalverluste), Ersatz- und Zweitbruten in den einzelnen Jahren in SLÜ und FFM.

1.) SLÜ

Jahr	Anzahl der Erstbruten	Aufgegebene Erstbruten (in % aller Erstbruten)		Ersatzbruten (in % aller aufgegebenen Erstbruten)	Zweitbruten (in % aller erfolgreichen Erstbruten)
		Nach ♀-Fang aufgegeben	Insgesamt aufgegeben		
1971	118	7 (6 %)	34 (29 %)	15 (44 %)	2 (2 %)
1972	106	24 (23 %)	54 (51 %)	40 (74 %)	3 (6 %)
1973	93	14 (15 %)	20 (22 %)	14 (70 %)	11 (15 %)
1974	130	14 (11 %)	26 (20 %)	26 (100 %)	23 (22 %)
1975	169	32 (19 %)	80 (47 %)	16 (20 %)	1 (1 %)
1976	87	11 (14 %)	23 (26 %)	20 (87 %)	15 (23 %)
1977	134	25 (19 %)	55 (41 %)	28 (51 %)	1 (1 %)
1978	108	35 (32 %)	50 (46 %)	37 (74 %)	5 (9 %)
1979	63	9 (14 %)	18 (29 %)	9 (50 %)	4 (9 %)
1980	104	—	9 (9 %)	2 (22 %)	19 (20 %)
1981	155	11 (7 %)	45 (29 %)	17 (38 %)	8 (7 %)
1982	90	—	24 (27 %)	10 (42 %)	2 (3 %)
1971— 1982	1 357	182 (13 %)	438 (32 %)	234 (53 %)	94 (10 %)

2. FFM (1978 und 1979 nur ZOO)

1978	14		6 (43 %)	5 (83 %)	5 (63 %)
1979	12		5 (42 %)	5 (100 %)	6 (86 %)
1980	80		43 (54 %)	27 (63 %)	28 (76 %)
1981	57		35 (61 %)	28 (80 %)	3 (14 %)
1982	54		43 (80 %)	36 (84 %)	12 (100 %)*
1978—82	217		132 (61 %)	101 (77 %)	54 (64 %)

* + Eine Zweitbrut von einer Ersatzbrut

3.1.3. Biotopeffekte

Kohlmeisenpopulationen sind in unterschiedlicher Dichte in den verschiedensten Waldtypen verbreitet (KLUIJVER 1951, SNOW 1954, PERRINS 1979); sie bevorzugen aber als Lebensraum Laubwälder. Als Kulturfolger siedeln sie auch in den innerstädtischen Grünzonen. Wir stellten uns die Frage, ob der Anteil von aufgegebenen Bruten, Ersatzbruten und Zweitbruten in den drei untersuchten Biotopen Laubwald, Nadelwald und Stadt gleich verteilt ist oder ob Unterschiede bestehen. Kohlmeisen in Laubwäldern hatten die geringsten Verlustraten (Abb. 1). Dagegen war die Aufgaberrate in der Stadt mehr als doppelt so hoch. In den Waldbiotopen machten ungefähr die Hälfte aller Vögel mit gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut, in der Stadt mehr als drei Viertel (Abb. 1). Die Zahl der Zweitbruten im Nadelwald war dreimal so hoch wie im Laubwald. PERRINS (1979) fand diesen Effekt auch in England und erklärt ihn damit, daß im Nadelwald die Nahrung zwar nie so reichlich wie im Laubwald, dafür aber über einen längeren Zeitraum vorhanden ist. Auffallend ist der hohe Zweitbrutenanteil in der Stadt. 64 % aller Vögel mit erfolgreichen Erstbruten schlossen eine zweite Brut an.

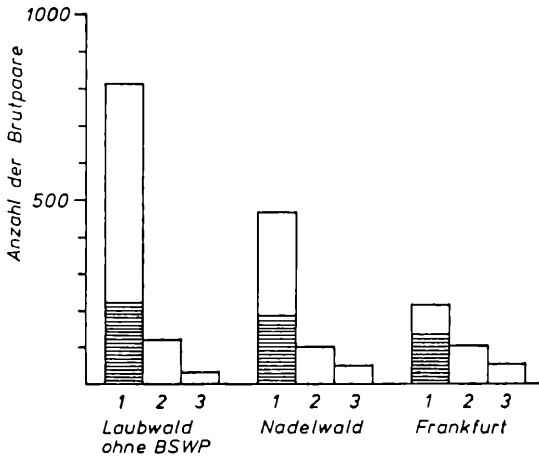


Abb. 1: Anzahl der Erst-, Ersatz- und Zweitbruten in drei unterschiedlichen Biotopen. 1 = Erstbruten; schraffiert: aufgegebene Erstbruten; 2 = Ersatzbruten; 3 = Zweitbruten. Die Anteile von aufgegebenen Erstbruten Ersatz- und Zweitbruten unterscheiden sich in allen drei Biotopen signifikant (χ^2 -Test, $p < 0,001$). Ausnahme: Ersatzbrutenanteile in Laub- und Nadelwald sind nicht signifikant verschieden.

3.1.4. Alterseffekte

Allgemeine Altersverteilung: Eine Reihe von Brutparametern wird durch das Alter eines Vogels beeinflusst. Nach PERRINS & MOSS (1974) haben z. B. einjährige Kohlmeisen einen geringeren Bruterfolg als mehrjährige. KLUIJVER (1951) fand, daß einjährige Kohlmeisen später mit der Eiablage beginnen und kleinere Gelege haben als mehrjährige. Auch die Bereitschaft zu Zweitbruten ist nach KLUIJVER (1951) unter bestimmten Bedingungen altersabhängig.

Es wurde nun geprüft, ob dieser Trend auch bei ♀, die Ersatzbruten machen, zu finden ist (Tab. 2). Statistisch läßt sich zwar kein Unterschied zwischen den beiden Altersklassen nachweisen, es ist aber ein Trend zu erkennen, daß Ersatzbruten bei mehrjährigen ♀ häufiger vorkommen als bei einjährigen.

Tab. 2: Altersverteilung bei Erstbruten, aufgegebenen Erstbruten (Totalverluste) und Ersatzbruten in SLÜ

χ^2 -Test, n. s. = nicht signifikant

	Erstbruten	aufgegebene Erstbruten	Ersatzbruten
einjährig	666	201	93 — 46 %
		n. s.	n. s.
mehrjährig	647	206	114 — 55 %

Altersaufbau und Biotop: Der Altersaufbau der Brutvögel in Laub- und Nadelwald unterscheidet sich grundlegend: Im Nadelwald ist der Altvogelanteil wesentlich höher als im Laubwald (SCHMIDT 1983). Um die Unterschiede in der Altersverteilung auszuschalten, wurde der Prozentsatz einjähriger und mehrjähriger ♀ mit Ersatzbruten für Laub- und Nadelwald getrennt berechnet (Tab. 3). Dabei zeigt sich, daß im Laubwald keine Unterschiede zwischen den Altersgruppen auftraten, während im Nadelwald mehrjährige ♀ signifikant häufiger Ersatzbruten machten als einjährige.

Tab. 3: Altersverteilung bei Erstbruten, aufgegebenen Erstbruten und Ersatzbruten in Laub- und Nadelwald.

 χ^2 -Test, xx = $p < 0,01$; n. s. = nicht signifikant.

	Laubwald		Nadelwald	
	einj.	mehrj.	einj.	mehrj.
Erstbruten	451	355	181	257
aufgegebene Erstbruten	121 (27 %)	90 (25 %)	70 (39 %)	101 (39 %)
	n. s.		n. s.	
Ersatzbruten	65 (54 %)	54 (60 %)	29 (41 %)	66 (65 %)
	n. s.		xx	

3.2. Ursachen für Ersatzbruten

3.2.1. Einfluß des Fangens

Der Fang der ♀ beim Brüten führt in einigen Fällen zur Aufgabe des Geleges (s. Tab. 1).

Um zu überprüfen, ob diese Störanfälligkeit von Beginn bis Ende der Brutzeit gleich groß ist, wurden die Aufgabequoten nach dem Fangen für die frühe (1.—4. Bruttag), die mittlere (5.—9. Bruttag) und die späte Bebrütungsphase (10.—14. Bruttag) getrennt ermittelt.

Wir haben alle Gelege als aufgegeben gewertet, die nach dem Fang des ♀ verlassen vorgefunden wurden. Besonders in Gebieten, in denen nur in wöchentlichen Abständen Kontrollen erfolgten, sind Überschätzungen der Aufgaberate möglich. Nach GEER (1978) können z. B. Sperber 20—25 % der Brutpopulation erbeuten. Werden ♀ von Räubern gefangen, läßt sich dieser Einfluß in den meisten Fällen nicht von dem Störeffekt unterscheiden, der durch den Fang verursacht wird.

Während der ersten vier Bruttage bestand eine höhere Störanfälligkeit als während der restlichen Brutzeit (Tab. 4). Zwischen mittlerer und später Brutphase gab es keinen Unterschied in der Aufgaberate. Die Häufigkeit, mit der die beim Brüten gestörten ♀ Ersatzbruten beginnen, war in den ersten beiden Brutphasen gleich groß. Vergleiche mit der späten Phase können nur einen Trend aufzeigen, da der Stichprobenumfang für diese Gruppe zu klein ist. Die Neigung zu Ersatzbruten scheint in der dritten Phase abzunehmen.

Der günstigste Zeitpunkt für den Fang der ♀ auf den Eiern liegt also zwischen dem 5. und 9. Bruttag: Die Rate der ♀, die aufgrund des Fangens die Brut abbrechen, ist gering (9 %). Von diesen wiederum beginnen 66 % eine Ersatzbrut. Der eigentliche Ausfall durch das Fangen der ♀ vom Gelege beträgt damit nur 3 %.

In den Stadtbiotopen ist diese Methode wegen der zu hohen Störeffindlichkeit der ♀ nicht anwendbar. Hier werden die Altvögel von uns nur beim Füttern der Nestlinge (ungefähr ab 5. Nestlingstag) gefangen. Verluste durch den Fangeinfluß treten dabei nur ausnahmsweise auf.

Tab. 4: Anzahl der nach ♀-Fang in verschiedenen Bebrütungsphasen aufgegebenen Erstbruten und der daraus entstandenen Ersatzbruten.

χ^2 -Test, xxx = $p < 0,001$, xx = $p < 0,01$, n. s. = nicht signifikant.

	Erstbruten	Nach Fang der ♀ aufgegebene Erstbruten	davon Ersatzbruten
frühe Phase	536	126 (24 %) xxx	86 (68 %) n. s.
mittlere Phase	441	41 (9 %) n. s.	27 (66 %) n. s.
späte Phase	84	8 (8 %)	3 (38 %)
Gesamt	1 061	175 (16 %) ¹	116 (66 %)

¹ Es ergibt sich eine von Tab. 1 abweichende Prozentzahl, da in Tab.1 auch Bruten enthalten sind, bei denen die ♀ nicht vom Gelege gefangen wurden.

3.2.2 Jungvogel-Totalverluste (Verhungern der Nestlinge)

In Laubwäldern kommt es unter normalen Umständen selten zu Totalverlusten, die nicht durch Nesträuber verursacht werden (cf. KLUIJVER 1951). In Nadelwäldern und besonders in den Stadtbiotopen kommen Totalverluste durch Verhungern der Nestlinge häufiger vor.

Vergleiche der Daten aus FFM und SLÜ (Tab. 5) zeigen, daß in FFM in sehr viel mehr Fällen alle Nestlinge einer Brut verhungerten als in SLÜ. Es gibt jedoch in FFM auch hochsignifikant mehr Ersatzbruten nach Jungvogelverlusten als in SLÜ (Tab. 5; Abb. 2).

Die Bereitschaft, nach dem Scheitern der ersten Brut erneut zu brüten, ist nicht in allen Phasen des Brutgeschäfts gleich groß. In SLÜ werden nach Nestlingsverlusten signifikant weniger (26 %) Ersatzbruten begonnen als nach Verlust des Geleges (66 %) (Tab. 4. u. 5; χ^2 -Test, $p < 0,001$). Für FFM ist keine Aussage zu dieser Fragestellung möglich, weil die ♀ nicht beim Brüten gefangen werden (s. o.).

Tab. 5: Anzahl der Ersatzbruten nach Jungvogel-Totalverlusten (Verhungern der Nestlinge) und nach Nestraub in SLÜ und FFM.

χ^2 -Test, xxx = $p < 0,001$; n.s. = nicht signifikant.

Gebiet	Situation	Erstbruten insgesamt	aufgegebene Erstbruten	in % aller Erstbruten	Ersatz- bruten	in % aller aufgegebener Erstbruten
SLÜ	Jungvögel verhungert	1357	108 n.s.	8 %	28 n.s.	26 %
	Nestraub	1357	95	7 %	29	31 %
FFM	Jungvögel verhungert	217	74 xxx	34 %	39 xxx	67 % ¹
	Nestraub	217	17 xxx	8 %	7 n.s.	41 %

Von den 74 Bruten konnten nur bei 58 die ♀ registriert werden, nur diesen 58 Bruten konnten Ersatzbruten direkt zugeordnet werden.

3.2.3 Nesträuber

Quantitative Aussagen über einzelne Nesträuber sind schwer zu treffen; potentielle Nesträuber sind in SLÜ Wiesel, Marder, Waschbär, Siebenschläfer, Haselmaus, Buntspecht und Wendehals.

In FFM sind die Verluste von Gelegen und Jungvögeln hauptsächlich auf Störungen durch Menschen (Nestplünderungen) zurückzuführen, in geringem Umfang treten Verluste durch Katzen und Buntspechte auf. In SLÜ wurde bei 21 Bruten das Gelege zerstört. Bei 74 Bruten töteten Nesträuber die Jungvögel. In 10 Fällen wurde dabei auch das ♀ tot aufgefunden. Es ist aber anzunehmen, daß ein höherer Anteil von ♀ von Nesträubern verletzt oder getötet wurde, die verletzten ♀ aber vom Nistkasten flüchten konnten. Trotzdem ist der Anteil an Ersatzbruten nicht niedriger als nach Jungvogel-Totalverlusten (Tab. 6). Möglicherweise verhungert ein erheblicher Anteil der Jungvögel in den Waldbiotopen nicht wegen ungünstiger Nahrungsverhältnisse, sondern weil die Eltern einem Räuber zum Opfer fielen.

3.3. Strategien zur Zeiteinsparung bei Ersatzbruten

Günstige Brutbedingungen bestehen für Kohlmeisen nur während eines relativ kurzen Zeitraumes (Abschnitt 3.1.2.). Es ist daher wichtig für Vögel, die spät brüten, Strategien zu entwickeln, die die Brutzeit verkürzen. Diese Zeiteinsparungen können während verschiedener Phasen der Brutperiode erfolgen.

Die Brutperiode läßt sich grob in vier Abschnitte einteilen: Nestbauphase — Eiablagephase — Bebrütungsphase — Nestlingsphase. Im folgenden soll untersucht werden, in welcher dieser Phasen Zeiteinsparungen am wirkungsvollsten möglich sind.

3.3.1. Nestbauphasen

Der Nestbau läßt sich wiederum in drei Abschnitte unterteilen: Phase 1: Der Nestbau wurde begonnen; wenig Nistmaterial ist eingetragen worden (Moos und Halme).

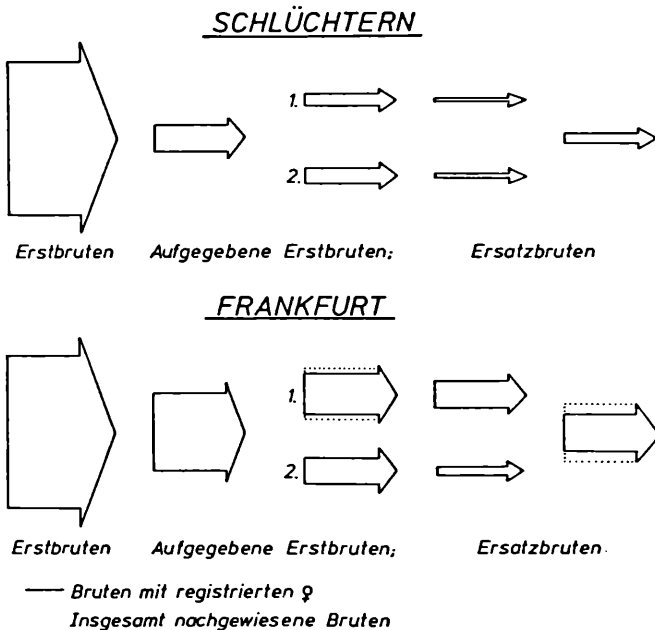


Abb. 2: Vergleich der Anteile aufgegebenen Bruten und Ersatzbruten, bezogen auf die Erstbruten, in SLÜ und FFM. Gründe für die Aufgabe der Brut: 1. Jungvögel verhungert; 2. Nesträuber.

Phase 2: Das Nest ist fast fertig; es fehlen noch das Polstermaterial und die Nestmulde.
Phase 3: Das Nest ist vollständig; es sind noch keine Eier abgelegt worden.

Die durchschnittliche Dauer der drei Nestbauphasen nimmt im Verlauf einer Brut-saison stark ab. Vergleiche zwischen 2 Jahren im Gebiet PAW (Abb. 3) machen deutlich, daß Individuen, die früh in der Saison mit dem Nestbau begannen, eine große Variationsbreite in der Dauer des Nestbaus zeigten (1977: 31 ± 9 Tage, 1978: 16 ± 9 Tage). Bei späten Bruten und verstärkt bei Ersatzbruten wurden die Nester so schnell wie möglich fertiggestellt (1977: 12 ± 8 bzw. 2 ± 1 Tage, 1978: 7 ± 4 bzw. 2 ± 1 Tage).

Es kommt bei Ersatzbruten häufig vor, daß nicht alle Nestbauphasen in der oben angeführten Weise ausgeführt werden. So wird z. T. das dritte Nestbaustadium ausgelassen, d. h. die Eier werden in noch nicht vollständige Nester gelegt.

Kohlmeisen zeigen also kein starr ablaufendes Zeitprogramm beim Bau ihres Nestes. Zu Beginn der Brutsaison kann die Eiablage bei ungünstigen äußeren Bedingungen durch Verlängerung der Nestbauphasen stark verzögert werden, während bei späten Bruten das Nest oft in sehr kurzer Zeit gebaut wird.

3.3.2. Eiablagephase

Da Kohlmeisen in der Regel täglich ein Ei ablegen, können in dieser Phase kaum Zeiteinsparungen vorgenommen werden. Das Legen von zwei Eiern pro Tag wurde bisher äußerst selten registriert (SCHMIDT & HAMANN 1983). Bei späten Bruten begann die Eiablage schon vor der Fertigstellung des Nestes (Abschnitt 3.3.1.); in Extremfällen wurde das erste Ei in einen noch leeren Nistkasten abgelegt und erst in den folgenden Tagen Nistmaterial eingetragen. Betrachtet man die Gelegegröße unter dem Aspekt der Zeitersparnis, ergibt sich (Tab. 6): In SLÜ nimmt die durchschnittliche Gelegegröße um je ein Ei von Erst- über Ersatz- zu Zweitbruten ab. In FFM gilt das gleiche, jedoch nicht so stark ausgeprägt wie in SLÜ. Somit ergibt die Verminderung der Gelegegröße für Kohlmeisen in SLÜ eine Einsparung von je einem Tag und in FFM von je einem halben Tag. Angesichts der großen Variationsbreite während der Nestbauzeit ist diese Einsparung relativ gering. (Zur Gelegegröße siehe auch Abschnitt 3.4.1.)

3.3.3. Bebrütungsphase

Ein Kohlmeisenei muß 13–14 Tage bebrütet werden, bevor ein Jungvogel aus-schlüpfen kann (KLUIJVER 1950, GIBB 1950, WINKEL 1970). Dieser Wert kann nur gering-fügig unterschritten werden. Es ist aber auch bekannt, daß die Brutdauer (die Zeit von

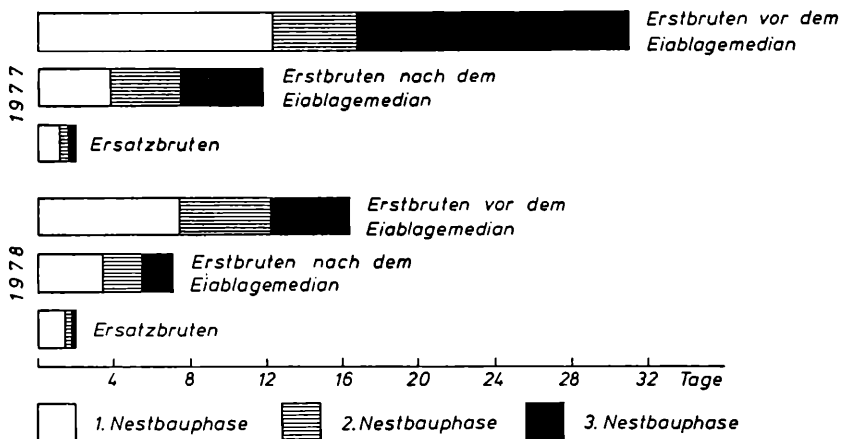


Abb. 3: Dauer der drei Nestbauphasen bei Bruten, die vor bzw. nach dem Eiablagemedian begonnen wurden, und bei Ersatzbruten. Kontrollgebiet: PAW, 2 Jahre.

der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Nestlings, LÖHRL 1974), länger oder kürzer als 14 Tage sein kann. Sie wird dadurch verlängert, daß zwischen Ablage des letzten Eies und dem Bebrütungsbeginn eine mehrtägige Pause eingeschaltet werden kann. Dies geschieht vorwiegend bei frühen Bruten (vgl. GIBB 1950, KLUIJVER 1950, ZINK 1959).

Verkürzt werden kann die Brutzeit durch Brutbeginn vor Ende der Eiablagezeit (ZINK 1959). Dies traf 1977 und 1978 im Gebiet PAW für alle Ersatzbruten zu. Durch tägliche Kontrollen konnte nachgewiesen werden, daß hier der Brutbeginn in mehreren Fällen schon vier Tage vor Ablage des letzten Eies lag (NOLL 1979).

3.3.4. Nestlingszeit

Es erhebt sich die Frage, ob bei späten Bruten die Gesamtbrutzeit auch durch eine verkürzte Nestlingszeit gestrafft werden kann. Bei türkischen Kohlmeisen ist die Nestlingszeit bei Ersatzbruten mit 19,3 Tagen signifikant kürzer als die der Erstbruten mit 21,6 Tagen (KIZIROĞLU 1982). NOLL (1979) gibt für PAW für 1977 eine Nestlingszeit von 18,9 Tagen und für 1978 von 19,6 Tagen an. Diese Werte gelten nur für Erstbruten. Leider konnten in den meisten Fällen keine Aussagen über die Nestlingsdauer von Ersatzbruten gemacht werden, da für die späten Termine nicht genügend Daten vorliegen.

Die Nestlingszeit ist bei den Ersatzbruten um ca. 2 Tage kürzer als bei den Erstbruten. Als Nestlingsdauer wurde der Zeitraum zwischen dem Schlüpfen des ersten und dem Ausfliegen des letzten Jungvogels gewertet. Wegen des zu geringen Stichprobenumfangs war eine statistische Auswertung der vorliegenden Daten nicht möglich.

3.3.5. Übersicht

Bei Erstbruten vergehen im Mittel 60 Tage vom Nestbaubeginn bis zum Ausfliegen der Jungvögel (Abb. 4). Bei Ersatzbruten ist dieser Zeitraum um ein Drittel verkürzt. Dabei ist die größte Zeiteinsparung beim Bau des Nestes möglich. Alle anderen Brutphasen sind abhängig von physiologischen Vorgängen, die nicht beliebig verkürzt werden können. Hier wird vorwiegend durch Verschachtelung der einzelnen Phasen eine Verkürzung erreicht.

3.4. Effektivität von Ersatzbruten

Die vorangegangenen Abschnitte haben gezeigt, daß Kohlmeisen in der Lage sind, bei günstigen äußeren Bedingungen nach gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut anzuschließen und diese den veränderten Brutbedingungen anzupassen, d. h. beschleunigt

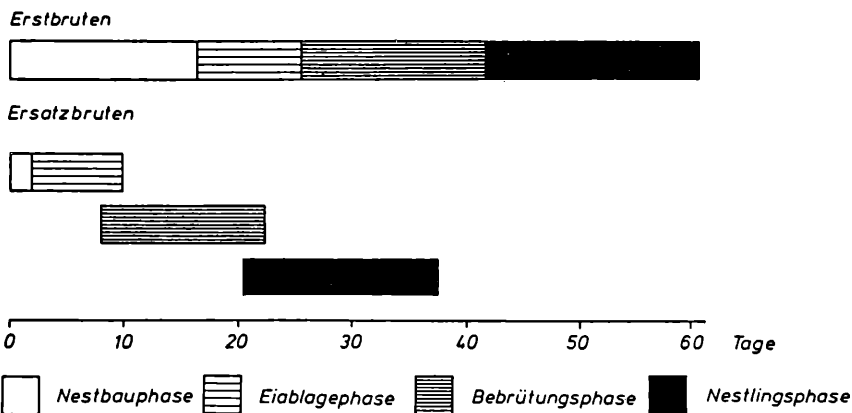


Abb. 4: Dauer der Gesamtbrutzeit bei Erst- und Ersatzbruten.

voranzutreiben. Es wird nun untersucht, ob sich dieser zusätzliche Aufwand lohnt, ob er für Kohlmeisen biologisch sinnvoll ist. Diese Frage soll anhand einiger Parameter geprüft werden.

3.4.1. Gelegegröße

Die Gelege von Erst- und Ersatzbruten sind in SLÜ signifikant größer als in FFM (Tab. 6). Sowohl in SLÜ als auch in FFM unterscheiden sich Erst-, Ersatz- und Zweitbruten signifikant.

Auch GIBB (1950) fand bei einer englischen Kohlmeisenpopulation einen Abfall in der Gelegegröße von Erst- über Ersatz- zu Zweitbruten.

Tab. 6: Durchschnittliche Gelegegröße von Erst-, Ersatz- und Zweitbruten in SLÜ und FFM (alle Jahre).

t-Test, x = $p < 0,05$; xx = $p < 0,01$; xxx = $p < 0,001$; n.s. = nicht signifikant.

	Erstbruten			Ersatzbruten			Zweitbruten		
	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
SLÜ	8,5	1,7	1328	7,5	1,5	221	6,6	1,4	90
FFM	7,6	1,5	210	7,1	1,4	101	6,3	1,4	54

xxx

xxx

xxx

x

xx

xxx

n.s.

Um zu prüfen, ob in jedem Fall eine Abnahme der Gelegegröße von der Erst- zur Ersatzbrut stattfindet, wurden die Eizahlen von Individuen mit gescheiterter Erstbrut und Ersatzbrut miteinander verglichen. ♀ mit Erstbruten von 7 oder weniger Eiern hatten in ihrer Ersatzbrut durchschnittlich mehr Eier als in ihrer Erstbrut. Nur bei Erstbruten mit 8 oder mehr Eiern war die Gelegegröße bei der Ersatzbrut vermindert (Abb. 5). Bei einer ähnlichen Untersuchung an Trauerschnäppern (BERNDT & STERNBERG 1972) ergaben sich für die Ersatzbruten niemals größere Gelege als für Erstbruten.

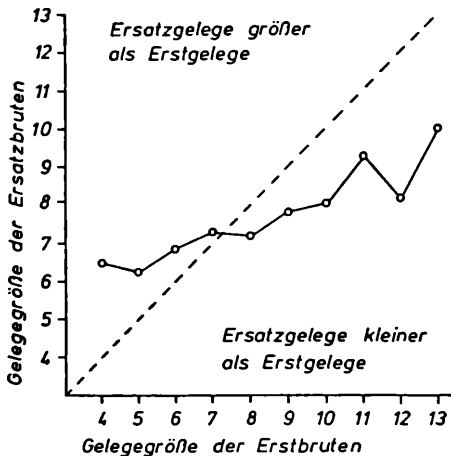


Abb. 5: Durchschnittliche Gelegegröße der Ersatzbruten, bezogen auf die Gelegegröße der jeweiligen Erstbrut.

3.4.2. Bruterfolg

Bruterfolg ist hier definiert als „ausgeflogene Jungvögel pro Brutpaar“ Da der Einfluß von Nesträubern und Jungvogelsterblichkeit wichtige Parameter einer Brutpopulation sind, werden die gescheiterten Bruten in die Berechnung mit einbezogen.

Beispiel: In einer Brutpopulation verhungern alle Jungvögel bis auf eine Brut, bei der 8 Jungvögel zum Ausfliegen gebracht werden können. Betrachtet man nur die erfolgreichen Bruten, wie z. T. in der Literatur üblich, so wäre der Bruterfolg in dieser Brutpopulation mit 8 anzugeben. Daß dieser Wert zu einer Fehleinschätzung der tatsächlichen Situation führt, liegt auf der Hand. Nur durch Einbeziehung aller Bruten ist ein realer Vergleich mit anderen Brutpopulationen möglich.

In SLÜ ist der Bruterfolg der Erstbruten signifikant höher als der von Ersatz- und Zweitbruten (Tab. 7). Zwischen Ersatz- und Zweitbruten ist kein Unterschied im Bruterfolg nachweisbar. In FFM ist der Bruterfolg der Erstbruten signifikant niedriger als der von Ersatzbruten. Erst- und Zweitbruten unterscheiden sich nicht im Bruterfolg. Ersatzbruten haben einen höheren Bruterfolg als Zweitbruten.

Erst-, Ersatz- und Zweitbruten sind in SLÜ und FFM signifikant voneinander verschieden. Auch BALEN (1973) fand bei frühen Bruten in Eichenwäldern einen signifikant höheren Bruterfolg als bei späten. LACK, GIBB & OWEN (1957) kamen zum gleichen Ergebnis: während in Erstbruten 89 %—98 % der Nestlinge überlebten, waren es in Ersatz- und Zweitbruten nur 53 %.

Tab. 7: Bruterfolg (ausgeflogene Jungvögel pro Brutpaar) von Erst-, Ersatz- und Zweitbruten in SLÜ und FFM (alle Jahre).
t-Test, x = $p < 0,05$; xx = $p < 0,01$; xxx = $p < 0,001$; n.s. = nicht signifikant.

	Erstbruten			Ersatzbruten			Zweitbruten		
	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
SLÜ	5,4	3,3	1111	3,4	2,9	182	3,7	2,7	74
FFM	1,9	2,1	168	2,8	2,2	89	2,0	2,0	47
	xxx			n.s.			xx		
	xxx			x			xxx		
	xxx			n.s.			xxx		

3.4.3. ♀-Gewichte

Das Gewicht eines Vogels kann als Maß für seine Verfassung angesehen werden (PERRINS 1979). Es ist aber auch einer jahresperiodischen Schwankung unterworfen. Zu Beginn der Brutsaison steigt das Gewicht der Kohlmeisen-♀, bedingt durch die Entwicklung der Ovarien, um ca. 2 g an und fällt bis zum Ende der Nestlingszeit wieder auf das Normalgewicht zurück (KLUIJVER 1952).

Das Gewicht von Blaumeisen-♀ mit älteren Nestlingen kann, bedingt durch die starke Fütterleistung, auch unter das durchschnittliche Gewicht absinken (PERRINS 1979).

In SLÜ sind die ♀-Gewichte während der Ersatzbrut signifikant höher als während der Erstbrut. In FFM haben dagegen die ♀ während der Ersatzbrut niedrigere Gewichte als während der Erstbrut (Tab. 8). Die Werte aus Frankfurt lassen sich nicht mit den Schlächterner Daten vergleichen, da die ♀ in SLÜ beim Brüten und in FFM beim Füttern der Nestlinge gewogen wurden (s. o.).

Tab. 8: Durchschnittliche ♀-Gewichte bei Erst- und Ersatzbruten in SLÜ und FFM.
Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest für abhängige Paare, xxx = $p < 0,001$.

	Gewicht bei der Erstbrut			Gewicht bei der Ersatzbrut		
	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
SLÜ	19,9 g	1,3	109	20,2 g	1,3	109
FFM	18,0 g	1,1	35	17,0 g	1,2	35

3.4.4. Wiederfangraten flügger Jungvögel

Es wurde überprüft, ob Unterschiede in den Wiederfangraten von Jungvögeln aus Erst-, Ersatz- und Zweitbruten vorhanden sind. Dabei galt jeder flügge Jungvogel als wiedergefangen, der nach Verlassen des Nestes entweder beim Netzfang, bei den Nachtkontrollen oder im nächsten Jahr als Brutvogel registriert wurde (Abschnitt 2).

In FFM entfällt das Fangen mit Japannetzen, da die Vögel im Zoo und im Hauptfriedhof an vielen Futterstellen Nahrung geboten bekommen und sie daher nicht an eine bestimmte Fangstelle gewöhnt werden können. Für FFM konnten nur die Daten aus dem Hauptfriedhof berücksichtigt werden, da im Zoo in vier Jahren nur ein einziges ♀ als Brutvogel registriert wurde, das im Gebiet selbst erbrütet wurde.

Sowohl in SLÜ als auch in FFM wurden signifikant weniger Jungvögel aus Ersatzbruten als aus Erstbruten wiedergefangen (Tab. 9). Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt KLUIJVER (1951) beim Vergleich der Wiederfangraten von Nestlingen aus frühen und späten Bruten. Auch DHONDT & OLAERTS (1981) konnten in einer belgischen Untersuchung aus späten Bruten weniger Wiederfänge registrieren als aus frühen; siehe dagegen aber WINKEL (1981). Da in FFM keine Netzfänge durchgeführt werden, müßte die Rate der hier wiedergefangenen Jungvögel theoretisch geringer sein als in SLÜ. Trotzdem wurden in FFM von Erstbruten prozentual mehr Jungvögel wiedergefangen als in SLÜ (Tab. 9). In SLÜ wurden Jungvögel aus Zweitbruten zu etwa gleichen Anteilen wiedergefangen wie Jungvögel aus Ersatzbruten. In FFM konnten keine Jungvögel aus Zweitbruten wiedergefangen werden. Bezieht man die Zahl der wiedergefangenen Jungvögel auf die Brutpaare, so erhält man für Ersatzbruten etwa halb so viele Wiederfunde wie für Erstbruten.

Tab. 9: Jungvogel-Wiederfangrate in SLÜ und FFM.
 χ^2 -Test, x = $p < 0,05$; xx = $p < 0,01$.

Gebiet		insgesamt ausgeflogene	wiedergefangene Jungvögel	wiedergefangene J. pro Brutpaar
SLÜ	Erstbruten	5268	804 (15 %)	0,8
	Ersatzbruten	580	68 (12 %)	0,4
	Zweitbruten	267	23 (9 %)	0,5
FFM	Erstbruten	185	42 (23 %)	0,5
	Ersatzbruten	74	7 (9 %)	0,2
	Zweitbruten	27	—	—

3.4.5. Wiederfangrate der Brutvögel

Um abschätzen zu können, ob sich eine zweite Brut in einer Saison für einen Vogel wirklich „lohnt“, ist es wichtig zu wissen, ob durch den verstärkten Bruteinsatz die Lebenserwartung des Vogels herabgesetzt wird. Untersuchungen beispielsweise an Mehlschwalben scheinen dies zu bestätigen (BRYANT 1979).

Nach LACK schwankt die jährliche Überlebensrate von Kohlmeisen-♀ zwischen 40 % und 80 %. In SLÜ beträgt die mittlere Wiederfangrate adulter ♀ 39 % (SCHMIDT 1983).

Tab. 10 gibt Auskunft über die Wiederfangrate der Kohlmeisen-♀ von einer Brut-saison zur nächsten, getrennt nach Erfolg bzw. Mißerfolg ihrer Erstbrut und Anzahl ihrer Bruten in der Saison. ♀, die nur eine erfolglose Brut haben, wurden signifikant weniger häufig wiedergefangen als alle anderen. Der Grund für diese geringe Wiederfangrate liegt nicht in einer verstärkten Abwanderung nach dem Scheitern der Brut: Innerhalb der verschiedenen FFM-Untersuchungsgebiete konnte trotz sehr hoher Brutverluste (fast zwei Drittel aller Erstbruten) keine Abwanderung bzw. Umsiedlung festgestellt werden. Nicht auszuschließen ist eine erhöhte Altvogelmortalität durch Räubereinfluß. Es gibt keine Unterschiede in der Überlebensrate von ♀, die eine Brut zum Ausfliegen bringen, und ♀, die nach gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut anschließen. Signifikant am häufigsten wiedergefangen wurden ♀, die nach erfolgreicher Erstbrut eine Zweitbrut machten. Somit sind Individuen, die die meiste Energie in das Brutgeschäft investieren, diejenigen, die am besten überleben.

Tab. 10: Wiederfangrate der weiblichen Brutvögel in SLÜ.
 χ^2 -Test, xxx = $p < 0,001$; n.s. = nicht signifikant.

Bruten pro Saison	nicht wiedergefangen	wiedergefangen
Eine erfolglose Brut	167	┐ 40 (19 %)
Eine erfolgreiche Brut (mind. 1 flügger Jungvogel)	465	xxx ┐ 290 (38 %) n.s.
Eine erfolglose Brut und eine Ersatzbrut	104	┐ 64 (38 %)
Eine erfolgreiche Brut und eine Zweitbrut	25	xxx ┐ 34 (58 %)

4. Diskussion

Ersatzbruten wurden bei nahezu allen Höhlenbrüteruntersuchungen relativ selten registriert. In den meisten Fällen werden den Vögeln künstliche Nisthöhlen angeboten, die nicht den natürlichen Bedingungen entsprechen. Der Erfolg dieser Bruten ist hoch, es gibt nur wenige Verluste. Bruten in Naturhöhlen weisen dagegen eine hohe Verlustrate auf: BALEN & BOOIJ (1976) fanden in den Niederlanden nur bei 40 % aller Bruten ausgeflogene Nestlinge. Es ist nicht bekannt, zu welchem Prozentsatz dabei Ersatzbruten gemacht wurden. Es läßt sich aber absehen, daß die Bedeutung von Ersatzbruten bei Untersuchungen an Brutpopulationen in Nistkästen unterschätzt wird. Daher gibt es vergleichsweise wenig Literatur zu dieser Frage. Besser untersucht sind Zweitbruten, die zumindest in Nadelwäldern häufiger vorkommen (BERNDT 1938, KLUIJVER 1951). Ersatzbruten und Zweitbruten sollen hier z. T. gemeinsam diskutiert werden, da sie in einigen Punkten ähnlich gelagerte Probleme aufweisen, denn sowohl Ersatz- als auch Zweitbruten werden relativ spät in der Saison begonnen.

Saisoneffekte: „Ultimate factor“ (der Faktor, der die Brutsaison auf die günstigste Jahreszeit festlegt; BAKER 1938) ist für Kohlmeisen, wie für die meisten Vögel höherer Breiten, vor allem das Nahrungsangebot (GIBB & BETTS 1963, KLUIJVER 1963, LACK 1955, 1966, 1968). Die genaue zeitliche Festlegung der Brut ist für eine erfolgreiche Aufzucht der Nestlinge bei Kohlmeisen sehr wichtig, da das hauptsächliche Nahrungsangebot, Eichenwicklerraupen (*Tortrix viridana*) und Frostspannerraupen (*Operophtera brumata*), nur während einer relativ kurzen Zeit zur Verfügung steht. BALEN (1973) untersuchte die zeitliche Einnischung von Kohlmeisenbruten in verschiedenen Biotopen in den Niederlanden. Er fand in Laubwäldern den Höhepunkt der Raupenentwicklung im Durchschnitt 7 Tage nach dem Schlüpfen der Nestlinge. Nach GIBB (1955) werden Nestlinge aus frühen Bruten besser ernährt als solche aus späten Bruten. Zu spät begonnene Bruten sind weniger erfolgreich (PERRINS 1979). Je weiter die Brutsaison fortgeschritten ist, um so ungünstiger werden die Bedingungen zur Aufzucht von Nestlingen. Kohlmeisen mit Ersatz- oder Zweitbruten haben daher Schwierigkeiten, genügend Nahrung für ihre Jungen zu finden. Innerhalb der Brutsaison gibt es eine Abnahme der Bereitschaft zu Ersatzbruten. Je weiter die Saison fortgeschritten ist, um so seltener wird nach gescheiterter Erstbrut eine Ersatzbrut begonnen. Diesen Saisoneffekt beschreibt LACK (1966): „When a clutch of the Great Tit is destroyed or deserted early in the season, the pair normally starts another after a few days, but when destruction occurs later in the season, for instance with well-grown nestlings, the bird by no means always lay again.“ Für dieses Phänomen bieten sich zwei Erklärungsmöglichkeiten an. Bei Spätbrütern würde ein erneuter Brutversuch mit höherer Wahrscheinlichkeit erfolglos sein, weil das Nahrungsangebot für die Jungvögel zu gering ist. Zum anderen handelt es sich bei den Frühbrütern um Vögel höherer Fitness, was sich unter anderem in einer höheren Gelegegröße, einem höheren Anteil von Zweitbruten und einer höheren Wiederfangrate der Jungvögel nach dem Ausfliegen zeigt (PERRINS 1965, 1979).

Wie unsere Ergebnisse zeigen, ist für die Häufigkeit von Ersatzbruten nicht nur von Bedeutung, zu welchem Zeitpunkt innerhalb der Brutsaison die Erstbrut scheiterte, sondern auch der Zeitpunkt der Brutaufgabe im individuellen Brutverlauf. ♀, die in den ersten Bruttagen ihr Gelege verlassen, machen zu einem höheren Anteil Ersatzbruten als ♀, die schon länger gebrütet haben oder bereits Nestlinge füttern. Offensichtlich sind die Brutvögel in der Lage, die Chancen für einen Erfolg später Bruten richtig „abzuschätzen“. Dafür spricht auch, daß in Jahren mit ungünstigen Nahrungsbedingungen für die Erstbruten (Abschnitt 3.1.1.) der Anteil an Ersatzbruten sehr gering ist. Zweitbruten kommen in solchen Jahren noch seltener vor (cf. PERRINS 1965, LACK 1966). Alle Brutvögel, die trotz geringer Aussicht erneut „investieren“, hätten größte Schwierigkeiten bei der Aufzucht von Nestlingen. Ob diese Strategie bei Kohlmeisen tatsächlich realisiert ist, wird weiter unten diskutiert.

Zeiteinsparungen: Aussicht auf Erfolg können Ersatzbruten offenbar nur dann haben, wenn verschiedene Mechanismen zur Verkürzung des gesamten Brutverlaufs entwickelt werden. Kohlmeisen sind dazu tatsächlich in der Lage. Bei Erstbruten beträgt das Intervall von Beginn des Nestbaus bis zum Ausfliegen der Nestlinge durchschnittlich 60 Tage, bei Ersatzbruten 40 Tage (Abb. 4). Auch ZINK (1959) konnte eine starke Brutzeitverkürzung in der späten Brutsaison nachweisen. Da die physiologischen Abläufe bei der Brut kaum verkürzt werden können, wird vorwiegend durch eine starke Straffung der Nestbauphase eine Zeiteinsparung erreicht. Zusätzlich zu der direkt ablesbaren Verkürzung der Nestlingszeit bei Ersatzbruten kommt noch eine indirekte Verkürzung: Wenn bei späten Bruten (bzw. Ersatzbruten) Eiablagephase und Brutdauer ineinander verschachtelt sind (Abb. 4), schlüpfen die Nestlinge nicht an einem Tag, sondern über einen Zeitraum bis zu vier Tagen. Da aber die flüggen Jungvögel in der Regel gemeinsam ausfliegen (GIBB 1950, HINDE 1952), müssen die zuletzt geschlüpften Nestlinge gegenüber den ältesten eine um bis zu vier Tage verkürzte Nestlingsdauer haben. Eine Verminderung der Nestlingszeit auf 15–16 Tage ist in Jahren mit guten Nahrungsverhältnissen möglich, da die Jungvögel schon zu diesem Zeitpunkt ihr Ausflugsge-

wicht erreicht haben (RHEINWALD 1975, RENKEWITZ 1979). In Jahren mit ungünstigen Nahrungsverhältnissen hingegen überleben nur die zuerst geschlüpften Nestlinge, während die Nesthäkchen verhungern (LÖHRL 1968).

Einfluß von Alter und Biotop: Die Fähigkeit, Ersatzbruten zu machen, scheint unter optimalen Bedingungen nicht altersabhängig zu sein. Zum gleichen Ergebnis kam KLUJVER (1951) beim Vergleich des Zweitbrutenanteils von einjährigen und mehrjährigen Kohlmeisen in Laub- und Nadelwäldern. In Laubwäldern war der Anteil an Zweitbruten bei mehrjährigen Vögeln nur geringfügig höher als bei einjährigen (Unterschied nicht absicherbar), in Nadelwäldern dagegen machten mehrjährige ♀ signifikant häufiger Zweitbruten als einjährige.

Unterschiede zwischen ein- und mehrjährigen Vögeln treten also offenbar nur in Gebieten mit pessimalen Lebensbedingungen zutage. Laubwälder bieten als optimale bzw. suboptimale Lebensräume (KLUJVER 1951, BALEN 1973, PERRINS 1979) allen Altersgruppen günstige Bedingungen.

Gelegegröße und Bruterfolg: Die Brutvögel dürften in der Zeit der Nestlingsaufzucht ohne Schwierigkeiten genügend Nahrung finden. Wäre die Gelegegröße nur abhängig von der Nahrung, die für das ♀ zur Zeit der Eibildung verfügbar ist (vgl. PERRINS 1965), müßten Ersatz- und Zweitbruten größere Gelege aufweisen als Erstbruten, da die Nahrungsverhältnisse zur Zeit der zweiten Eibildung günstiger sind als zu Beginn der Erstbrut. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die verkleinerten Gelege sind an das schlechter werdende Nahrungsangebot in der Nestlingszeit dieser späten Bruten angepaßt. Dafür spricht auch der geringere Bruterfolg von Ersatz- und Zweitbruten. KIZIROĞLU (1982) fand bei türkischen Kohlmeisen in Gelegegröße und Bruterfolg keinen Unterschied zwischen Erst- und Ersatzbruten. Hier fällt die Fütterungsperiode der Ersatzbruten mit dem Höhepunkt der Kalamität von Forstschädlingen zusammen.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die geringere Gelegegröße von Ersatz- und Zweitbruten könnte in der Erschöpfung spezifischer, zur Eibildung notwendiger körpereigener Ressourcen liegen (cf. JONES & WARD 1976). Darauf deuten die relativ großen Ersatzgelege der ♀ mit kleinen Erstgelegen bzw. die relativ kleinen Ersatzgelege der ♀ mit großen Erstgelegen hin (Abb. 5).

Die in der Literatur diskutierte Abnahme der Gelegegröße im Laufe einer Brutsaison (z. B. PERRINS 1979) ist größtenteils auf den Einfluß von Ersatz- und Zweitbruten zurückzuführen (STEINBACH 1983). Eine Trennung zwischen Erst- und Ersatzbruten ist häufig nicht möglich, wenn die Aufgabe der Brut oder des Geleges vor der Registrierung des ♀ erfolgte.

Brutverlauf im Stadtbiotop: Kohlmeisen in den Frankfurter Untersuchungsgebieten weichen in ihrem Verhalten und in ihrer Brutbiologie in hohem Maße von ihren Artgenossen in naturnahen Waldbiotopen ab. Obwohl die Fluchtdistanz der Stadtvögel stark herabgesetzt ist (beim Beringen von Jungvögeln in unmittelbarer Nähe des Nistkastens werden häufig die im Nistkasten verbliebenen Jungvögel von den Eltern weiter gefüttert), würde das Fangen der ♀ vom Gelege in den meisten Fällen zur Brutaufgabe führen. In SLÜ liegt die Fluchtdistanz zwischen 50 und 100 m.

Gelegegröße und Bruterfolg sind in der Stadt extrem niedrig, es gibt in mitteleuropäischen Untersuchungen keine vergleichbaren Daten. Sehr viele Bruten weisen Totalverluste auf. Träte bei Scheitern der Erstbrut vermehrtes Spacing auf, müßte in den Frankfurter Kontrollgebieten eine permanente Abwanderung von Altvögeln zu verzeichnen sein. Dies ist jedoch nicht der Fall. Nach KÜMMEL (1980) ist die Frankfurter Kohlmeisen-Population im Gegenteil durch eine im Vergleich zu SLÜ stark verminderte Populationsdynamik gekennzeichnet. Ein sehr viel höherer Prozentsatz der Vögel als in SLÜ reagiert auf das Scheitern der Erstbrut mit dem Beginn einer Ersatzbrut (Abb. 2). Diese Ersatzbruten weisen trotz vermindelter Gelegegröße im Vergleich zu den Erstbruten einen höheren Bruterfolg auf. Offensichtlich sind hier, anders als in SLÜ, die Ersatzbruten zeitlich besser an das vorhandene Nahrungsangebot angepaßt als die Erstbruten.

Während die „ultimate factors“ die Brutzeit durch natürliche Selektion im Laufe der Stammesgeschichte auf die dafür günstigste Jahreszeit festgelegt haben, kündigen „proximate factors“ den Beginn dieser Zeit an. Durch sie werden die physiologischen Reifungsprozesse und Verhaltensweisen, die für die Brutzeit von Bedeutung sind, eingeleitet. Wichtigster Zeitgeber für fast alle Vögel unserer Breitengrade ist die zunehmende Tageslänge im Frühjahr (z. B. BAKER 1938, ASCHOFF 1955, IMMELMANN 1972). Vögel in der Stadt sind das ganze Jahr über extremen Lichtverhältnissen ausgesetzt. Winterbruten bei Staren, Amseln und Kohlmeisen (BERRESSEM u. a. 1983, MERKEL & PFEIFFER 1959) zeigen, daß es zu einer Desynchronisation von „ultimate“ und „proximate factor“ kommen kann. Möglicherweise reifen die Gonaden der Stadtvögel generell zu früh. In Frankfurt liegt der Eiablagemedian bei Kohlmeisen durchschnittlich 2,5 Wochen vor dem in SLÜ (SCHMIDT & STEINBACH 1983). Das hat zur Folge, daß das Nahrungsangebot in der Nestlingszeit dieser Bruten seinen Höhepunkt noch nicht erreicht hat. Niedrige Fütterleistung der Brutvögel und eine hohe Nestlingssterblichkeit (REICHARD 1980) sowie geringe Ausfluggewichte (BERRESSEM u. a. 1983) weisen auf die ungünstigen Ernährungsbedingungen hin. Ersatzbruten sind hier besser mit dem Nahrungsangebot synchronisiert, da sie später begonnen werden. Dies trifft auch für die Zweitbruten zu. Damit allein wäre jedoch der auffallend hohe Prozentsatz an Zweitbruten nicht zu erklären. Von den 39 % der Kohlmeisen, denen es im pessimalen Biotop „Stadt“ gelingt, ihre Erstbrut erfolgreich aufzuziehen, schließen 64 % eine Zweitbrut an. Möglicherweise handelt es sich bei diesem Teil der Population um Vögel höherer Fitness, die besser an die veränderten Bedingungen angepaßt sind.

Lebenserwartung und Brutaufwand: Viele Autoren sind der Meinung, daß sich ein zu hoher Brutaufwand nicht auszahlt. PERRINS (1965, 1979) hält späte Bruten (Zweitbruten) für unproduktiv, weil nicht genügend Futter für die Nestlinge vorhanden ist und diese durch laute Bettelrufe Nesträuber anlocken. Dadurch würde auch das ♀ gefährdet. Aber nicht nur die Gefahr durch Nesträuber wird als bedeutend angesehen. Ausgehend von mathematischen Optimierungsmodellen (Optimal-Control-Theorie) nimmt man an, daß ein Organismus über einen bestimmten Betrag an Energie verfügt und diesen so einsetzt, daß seine Fitness maximiert wird (Literaturübersicht bei KREBS & DAVIES 1981). Jede Handlung, die ein Tier ausführt, läßt sich in einer „Kosten-Nutzen“-Berechnung ausdrücken, wobei der „Nutzen“ eine Erhöhung der Fortpflanzungs-Wahrscheinlichkeit darstellt, während die „Kosten“ eine Verminderung der Lebenserwartung bedeuten. Da das Brutgeschäft für einen Vogel energieaufwendig ist (ROYAMA 1966, BIEBACH 1979), geht man davon aus, daß ein verstärkter Bruteinsatz mit Kosten für den Vogel verbunden ist. Nach ASKENMO (1977) sind Trauerschnäpper-♀, die überdurchschnittlich viele Jungvögel aufziehen (künstlich vergrößerte Bruten), bis zu 10 % leichter als ♀ mit wenigen Nestlingen. WINKEL & WINKEL (1976) fanden bei Trauerschnäpper-♀, die ihre Jungvögel ohne Hilfe des ♂ aufzogen, im Durchschnitt um 0,3 g verminderte Gewichte, die angesichts der Gewichtsschwankungen von 13–18 g zwischen den Individuen unbedeutend sind. Wenn das Gewicht eines Vogels u. a. ein Maß für seine Verfassung ist (PERRINS 1979), verausgaben sich die Kohlmeisen in den Waldbiotopen bei einer Ersatzbrut nicht, da ihre Gewichte im Mittel höher sind als während der Erstbrut. In der Stadt ist die Situation auch in diesem Punkt eine andere. Die Gewichte der ♀ bei den Ersatzbruten sind niedriger. Trotz der darin eventuell liegenden stärkeren Belastung weisen die Brutvögel in der Stadt eine geringere Mortalitätsrate auf als ihre Artgenossen in den Wäldern (BERRESSEM u. a. 1983).

Nach BRYANT (1979) ist die Lebenserwartung von Mehlschwalben-♀, die zweimal in der Saison brüten, geringer als bei einmal brütenden. PERRINS (1979) führt zur Problematik des verstärkten Brutaufwands aus: „From the evolutionary viewpoint it is probably usually better for a female to desert her brood rather to risk becoming weakened and dying while trying to raise her young.“ Nach CURIO & REGELMANN (1982) gibt es viele Hinweise darauf, daß Fortpflanzung Überleben „kostet“. CURIO (1983): „Stellt ein nistender Vogel z. B. fest, daß ihn seine Brut zu viel Anstrengung ‚kostet‘ oder zu viel

Risiko und er gute Aussicht auf eine neue Brut mit weniger Aufwand hat, so sollte er die jetzige Brut unverzüglich aufgeben.“ CURIO vernachlässigt dabei folgendes: Ein Vogel, der seine erste Brut aufgibt und eine Ersatzbrut beginnt, findet unter normalen Bedingungen zur Zeit der Ersatzbrut niemals bessere Verhältnisse vor als während der Erstbrut. Er kann also auf keinen Fall die neue Brut mit weniger Aufwand betreiben als die aufgegebene. Außerdem sind bei einem erneuten Brutversuch die Aussichten auf Erfolg geringer als bei der Erstbrut. Wenn es einen Vogel tatsächlich zu viel „Anstrengung kosten“ würde, seine Erstbrut erfolgreich aufzuziehen, wäre er sicher nicht zu einer Ersatzbrut fähig.

STEARNS (1976) bringt eine Übersicht von Hinweisen, daß Fortpflanzung bei vielen Tiergruppen die Mortalitätsrate der Adulten erhöht. Er räumt jedoch ein, daß es keinerlei direkten Nachweis dafür gibt. CHARNOV & KREBS (1973) gehen, basierend auf WILLIAMS (1966), von der Annahme einer positiven Korrelation zwischen Gelegegröße und Adult-Mortalitätsrate aus. Große Gelege sollen die Überlebensrate der Eltern reduzieren. Nach ihrem Modell liegt ein Selektionsdruck auf Gelegen, die kleiner als der Durchschnitt sind. In unseren Untersuchungsgebieten konnte für Kohlmeisen ein solcher Zusammenhang nicht festgestellt werden (STEINBACH 1983). STEVEN (1980) untersuchte Gelegegröße, Bruterfolg und Überlebensrate der Eltern bei Baumschwalben (*Iridoprogne bicolor*). Auch sie fand bei ♀ mit vermehrtem Brutaufwand (künstlich vergrößerte Bruten) weder ein geringeres Gewicht noch eine verringerte Lebenserwartung. Hier wird deutlich, daß das von CHARNOV & KREBS postulierte Modell nicht allgemein übertragbar ist. Eine direkte Beziehung zwischen Brutgröße und Adult-Mortalitätsrate ist möglicherweise ein bedeutender Selektionsfaktor bei Arten mit hoher Lebenserwartung. Auf kurzlebige Arten wie Kohlmeisen oder Baumschwalben trifft das Modell jedoch nicht zu.

Nach dem Kosten-Nutzen-Modell wären Ersatzbruten nur effektiv, wenn eine positive Bilanz in Form von flüggen Jungvögeln die negative Bilanz des verstärkten Einsatzes der Brutvögel ausgleichen bzw. übersteigen würde. Da der Bruterfolg der Ersatzbruten schlechter ist als der von Erstbruten und eine verringerte Lebenserwartung der ♀ zu erwarten ist (BRYANT 1979), sieht es so aus, als seien Ersatzbruten in vielen Fällen biologisch sinnlos. Wenn verstärkter Brutaufwand die Altvogelmortalität erhöht, müßten in einer Population diejenigen Brutvögel eine geringere Mortalität aufweisen, die nur einmal brüten, während ♀ mit Ersatz- oder Zweitbruten eine höhere Sterblichkeit haben müßten. Anders als bei flüggen Jungvögeln kann bei adulten Kohlmeisen davon ausgegangen werden, daß sie ihr einmal besiedeltes Brutgebiet nicht mehr verlassen (KLUIJVER 1951, WEBBER 1975). In den insgesamt 15 Schlüchterner Kontrollgebieten konnte im Verlauf von 13 Kontrolljahren nicht eine Umsiedlung eines Kohlmeisen-Brutvogels festgestellt werden. (Entfernung zwischen den Gebieten: von 0,5 bis 25 km.) In dem gleichen Zeitraum siedelte jedoch ein Drittel aller Trauerschnäpper-Brutvögel (♀) innerhalb dieser Gebiete um (SCHMIDT in Vorber.). Deshalb kann bei adulten Kohlmeisen die Wiederfangrate in etwa gleich der Überlebensrate gesetzt werden. Nach unseren umfangreichen Daten muß die Annahme, erhöhter Brutaufwand koste Lebenserwartung, in Frage gestellt werden. Vielmehr ließ sich zeigen, daß diejenigen Vögel, die den höchsten Brutaufwand betrieben, die höchste Lebenserwartung hatten. Auch KLUIJVER (1963) fand bei Kohlmeisen-♀ mit Zweitbruten höhere Überlebensraten.

Nach BALEN (1973) verlieren Kohlmeisen-Brutvögel (♀) während der Nestlingsperiode wenig an Gewicht. Er schließt daraus, daß sich die ♀ bei der Jungenaufzucht nicht verausgaben und daß somit die Nestlingsperiode keine kritische Periode für die Eltern darstellt.

Da bei Ersatzbruten eine negative Bilanz durch erhöhte Altvogelmortalität fortfällt, ist jeder zusätzlich ausgeflogene Jungvogel ein Vorteil („Nutzen“) für das ♀. In Populationen mit sehr hohen Brutverlusten wie z. B. in Stadtbiotopen kommt den Ersatzbruten eine erhebliche Bedeutung für die Bestandserhaltung zu. In den Frankfurter Kon-

trollgebieten könnte sich die Population nur durch Jungvögel aus Erstbruten nicht erhalten. Ähnliche Verhältnisse dürften für Kohlmeisen in Naturhöhlen zutreffen.

Kohlmeisen, die fähig sind, einen erhöhten Brutaufwand (bei Ersatz- und Zweitbruten) zu betreiben, sind also besonders erfolgreiche Vögel, für die der Mehraufwand keine Kosten in Form verringerter Lebenserwartung bedeutet.

5. Zusammenfassung

Es wurde untersucht, mit welcher Häufigkeit Ersatzbruten bei Kohlmeisen auftraten, welche Ursachen zur Aufgabe der ersten Brut führten, welche Strategien angewandt wurden, um die Ersatzbrut in möglichst kurzer Zeit durchzuführen, und ob es sich für einen Vogel überhaupt lohnt, nach gescheiterter Erstbrut einen zweiten Brutversuch zu starten. Dazu wurden Daten einer 12jährigen Höhlenbrüter-Untersuchung in Schlüchtern (Main-Kinzig-Kreis) sowie einer 5jährigen Untersuchung in Frankfurt herangezogen.

Ersatzbruten konnten sowohl in einzelnen Jahren als auch innerhalb der Saison in unterschiedlicher Häufigkeit registriert werden. In Jahren mit ungünstigen Nahrungsverhältnissen gab es wenige Ersatzbruten, obwohl die Rate der aufgegebenen Bruten hoch war. In einem Jahr mit günstigen Brutbedingungen machten alle ♀ mit gescheiterten Bruten Ersatzbruten. In der ersten Hälfte der Brutsaison war die Rate der Ersatzbruten immer höher als in der zweiten Hälfte.

Im Laubwald wurden 28 % aller Bruten aufgegeben, im Nadelwald 40 % und in den Stadtbiotopen 61 %. In Laub- und Nadelwald machte etwa die Hälfte aller ♀ mit aufgegebenen Bruten Ersatzbruten, in Frankfurt mehr als drei Viertel. Hauptursache für das Aufgeben des Geleges bzw. der Jungen war in Schlüchtern das Fangen der ♀ auf den Eiern, in Frankfurt die hohe Jungvogelsterblichkeit. (In Frankfurt werden die ♀ nicht vom Gelege gefangen.) In Schlüchtern gaben 16 % der ♀ ihr Gelege nach dem Fangen auf, 66 % von ihnen begannen eine Ersatzbrut. Für das Fangen vom Gelege ist die Zeit zwischen dem 5. und dem 9. Bruttag am günstigsten: Die Aufgaberate war mit 9 % gering, und zwei Drittel der ♀ machten Ersatzbruten. In Frankfurt scheiterten 34 % der Bruten infolge Jungvogelsterblichkeit, 67 % der ♀ begannen Ersatzbruten. Verluste durch Jungvogelsterblichkeit waren in Schlüchtern gering, ebenso in Schlüchtern und Frankfurt Verluste durch Nesträuber (je 8 %).

Bei Ersatzbruten war der Zeitraum von Beginn des Nestbaus bis zum Ausfliegen der Jungvögel mit durchschnittlich 40 Tagen bedeutend kürzer als bei Erstbruten mit im Mittel 60 Tagen. Der größte Zeitgewinn wurde durch die starke Verkürzung der Nestbauphase erreicht, zudem waren Eiablagephase, Brut- und Nestlingsphase häufig ineinander verschachtelt.

Die Gelegegröße der Ersatzbruten war in Schlüchtern um ein Ei, in Frankfurt um 0,5 Eier gegenüber den Erstbruten verringert. Der Bruterfolg war bei Erstbruten in Schlüchtern höher (5,4 Jungvögel pro Brutpaar) als der von Ersatzbruten (3,4). In Frankfurt war der Bruterfolg der Erstbruten niedriger (1,9) als der von Ersatzbruten (2,8). In Schlüchtern wogen die ♀ bei der Ersatzbrut mehr als bei der Erstbrut, während in Frankfurt die ♀ bei der Ersatzbrut leichter waren als bei der Erstbrut.

In Schlüchtern machten 10 % aller ♀ mit erfolgreichen Erstbruten eine Zweitbrut, in Frankfurt 64 %.

Jungvögel aus Erstbruten wurden in Schlüchtern zu 15 % wiedergefangen, in Frankfurt zu 23 %. Jungvögel aus Ersatzbruten wurden zu 12 % (Schlüchtern) bzw. 9 % (Frankfurt) wiedergefangen.

Um die These zu prüfen, ob verstärkter Brutaufwand mit einer Verringerung der Lebenserwartung „bezahlt“ werden muß, wurde die Überlebensrate der ♀ untersucht. Von den ♀, die nach gescheiterter Erstbrut keinen weiteren Brutversuch unternahmen, konnten nur 19 % wiedergefangen werden, während die Wiederfangrate bei ♀, die entweder eine erfolgreiche Erstbrut machten oder nach gescheiterter Brut eine Ersatzbrut anschlossen, bei 38 % lag. Die mit 58 % höchste Wiederfangrate wiesen ♀ mit Zweitbruten auf. Da nach unserer Erfahrung adulte Kohlmeisen in der Regel ihr einmal besiedeltes Brutgebiet nicht mehr verlassen, kann die Wiederfangrate praktisch mit der Überlebensrate gleichgesetzt werden.

Eine Kosten-Nutzen-Rechnung, die bei verstärktem Brutaufwand eine Verminderung der Lebenserwartung postuliert, ist fragwürdig. Auf kurzlebige Arten wie Kohlmeisen ist dieses Modell nicht ohne weiteres anwendbar. Hier läßt sich die Fitness eines Vogels vielmehr daran messen, ob er in der Lage ist, nach dem Scheitern einer Brut unter erschwerten Bedingungen erneut zu brüten. Für Nistkasten-Populationen in Extrembiotopen (wie z. B. in der Stadt) und möglicherweise auch für Populationen in Naturhöhlen kann dies von entscheidender Bedeutung sein.

6. Summary

The significance of replacement clutches in Great Tits (*Parus major*).

This study examines how frequently replacement clutches were laid by Great Tits, the reasons for the first brood being given up, which strategies were applied in order to produce a replacement clutch as quickly as possible, and if it is worthwhile at all for a bird to attempt a second breeding after the first brood failure. To this aim data were taken from a 12 year hole-nester study in Schlüchtern and a 5 year study in Frankfurt.

Clutches were registered in varying frequency in single years as well as during the season. In years with poor food availability few replacement clutches occurred, although the rate of broods which were given up was high. In a year with favourable breeding conditions all ♀ with brood failure laid replacement clutches. The rate of replacement clutches was constantly higher in the first half of the breeding season than in the second.

In deciduous woodland, 28 % of all broods were abandoned, 40 % in coniferous woodland and 61 % in the town habitats. Replacement clutches occurred in approximately half of all cases of brood failure in deciduous and coniferous woods but considerably more often in Frankfurt (77 %). The main reason for clutches or broods being abandoned was, in Schlüchtern, the lifting of the ♀ from the eggs, and in Frankfurt the high rate of mortality among the young. In Schlüchtern, 16 % of the ♀ gave up their clutch after lifting, and 66 % began a replacement clutch. (In Frankfurt the ♀ are not lifted from the clutch.)

It became apparent that the most favourable time for lifting the ♀ from the clutch is between the 5th and 9th day of incubation: the rate of brood failure was low — only 9 % — and two thirds of ♀ laid replacement clutches. In Frankfurt 34 % of broods failed due to mortality of the young, 67 % of the ♀ began replacement clutches. Losses due to mortality of the young were low in Schlüchtern, as were losses through predators in both Schlüchtern and Frankfurt (8 % respectively).

The period of time between beginning of nest building and fledging of the young was significantly shorter for replacement clutches than for first broods — on an average 40 days as compared to 60 days. The most time was saved by a considerably shortened nest building phase. In addition, the egg-laying phase, breeding and nestling phases frequently overlapped.

Clutch size of replacement clutches was 1 egg smaller in Schlüchtern and 0,5 eggs smaller in Frankfurt compared to the first broods. Breeding success of first broods (5,4 young per breeding pair) was higher than in replacement clutches (3,4) in Schlüchtern, but not in Frankfurt (1,9 vs. 2,8).

In Schlüchtern ♀ were heavier on replacement clutches than on first broods, whereas in Frankfurt ♀ weighed less.

In Schlüchtern 10 % of all ♀ with successful first broods started second broods, in Frankfurt 64 %.

15 % first brood young were recovered in Schlüchtern, in Frankfurt 23 %. 12 % of young from replacement clutches were recovered in Schlüchtern, in Frankfurt 9 %.

In order to test the theory that increased breeding activity must be 'paid for' with reduced life expectancy, the survival rate of the ♀ was analysed. Of the ♀ who did not undertake a second breeding attempt after the first brood failure, only 19 % were recaptured, whereas 38 % of the ♀ who either successfully completed a first brood, or who laid a replacement clutch after brood failure, were recovered. ♀ with second broods showed the highest recovering rate, of 58 %. According to our results adult Great Tits as a rule do not leave their breeding places anymore, therefore the rate of recovering can be equated with the survival rate.

A cost-gain analysis which postulates reduced life expectancy in cases of increased breeding activity is questionable. On short lived species like Great Tit this model is not applicable without ceremony. In our case the better measure of a bird's fitness is how well it is able to rear its young and, if necessary, to react to brood failure by starting a new brood under harder conditions. This may be of decisive significance on populations in nest-boxes in extreme habitats (e. g. in towns) and possibly on populations in natural sites.

7. Literatur

- Aschoff, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. Stud. Gen. 8: 742—776.
 ● Askenmo, C. (1977): Effects of addition and removal of nestlings on nestling weight, nestling survival and female weight loss in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Pallas). Ornis Scand. 8: 1—8.
 ● Baker, J. R. (1938): The evolution of breeding seasons. In: Evolution: Essays on aspects

of evolutionary biology, 161—172. Clarendon Press Oxford. ● Balen, J. H. van (1973): A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1—93. ● Balen, J. H. van, & K. Booiij (1976): The breeding of Great Tits in natural nest sites. Progress Report 1975. Institute for Ecological Research. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. 2e Reeks 67: 11—12. ● Balen, J. H. van, K. Booiij, J. A. van Franeker & E. Osieck (1982): Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. *Ardea* 70: 1—24. ● Balen, J. H. van, J. A. van Franeker & E. Osieck (1978): The breeding of Great Tits in natural sites. Progress Report 1977. Institute for Ecological Research. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. 2e Reeks 71: 8—9. ● Berndt, R. (1938): Über die Anzahl der Jahresbruten bei Meisen und ihre Abhängigkeit vom Lebensraum, mit Angaben über Gelegestärke und Brutzeit. *Deutsche Vogelwelt* 63: 140—151, 174—181. ● Berndt, R., & H. Sternberg (1972): Über Ort, Zeit und Größe von Ersatzbruten beim Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*. Beitr. Vogelkd., Leipzig 18: 3—18. ● Berressem, K. G., H. Berressem & K. H. Schmidt (1983): Vergleich der Brutbiologie von Höhlenbrütern in innerstädtischen und stadtnahen Biotopen. *J. Orn.* 124: 431—445. ● Biebach, H. (1979): Energetik des Brütens beim Star. *J. Orn.* 120: 121—138. ● Bryant, D. M. (1979): Reproductive costs in the House Martin (*Delichon urbica*). *J. Anim. Ecol.* 48: 655—675. ● Charnov, E. L., & J. R. Krebs (1974): On clutch-size and fitness. *Ibis* 116: 217—219. ● Clauss, G., & H. Ebner (1972): Grundlagen der Statistik. Verlag Harri Deutsch, Frankfurt am Main und Zürich. ● Curio E., & K. Regelmann (1982): Fortpflanzungswert und „Brutwert“ der Kohlmeise (*Parus major*). *J. Orn.* 123: 237—257. ● Curio, E. (1983): Begehen Kohlmeisen den „Concorde-Fehler“? *J. Orn.* 124: 196—198. ● Dhondt, A. A., & G. Olaerts (1981): Variations in survival and dispersal with ringing data as shown by recoveries of Belgian Great Tits, *Parus major*. *Ibis* 123: 96—98. ● Drost, R. (1951): Kennzeichen für Alter und Geschlecht bei Sperlingsvögeln. *Orn. Merkbl.* 1, Aachen. ● Geer, T. A. (1978): Effects of nesting sparrowhawks on nesting tits. *Condor* 80: 419—422. ● Gibb, J. A. (1950): The breeding biology of Great and Blue Titmice. *Ibis* 92: 507—539. ● Ders. (1955): Feeding rates of Great Tits. *Brit. Birds* 48: 49—58. ● Gibb, J. A., & M. M. Betts (1963): Food and food supply of nestling tits (*Paridae*) in Breckland Pine. *J. Anim. Ecol.* 32: 489—533. ● Hamette, M. de la (1974): Rekordquote an Zweitbruten der Kohlmeise (*Parus major*) in der Brutsaison 1974. *Regulus* 54: 260—261. ● Hinde, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some related species. *Behaviour*, Suppl. II: 1—201. ● Immelmann, K. (1972): Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Begriffe „Ultimate Factor“, „Proximate Factor“ und „Zeitgeber“ *Oecologia* (Berl.) 9: 259—264. ● Jones, P. J., & P. Ward (1976): The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch size in the Redbilled Quelea (*Quelea quelea*). *Ibis* 118: 547—574. ● Kiziroğlu, I. (1982): Brutbiologische Untersuchungen an vier Meisenarten (*Parus*) in der Umgebung von Ankara. *J. Orn.* 123: 409—423. ● Kluijver, H. N. (1950): Daily routines of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 38: 99—135. ● Ders. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1—135. ● Ders. (1952): Notes on body weight and time of breeding in the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 40: 123—141. ● Ders. (1963): The determination of reproductive rates in *Paridae*. *Proc. 13th. Int. Orn. Congr.* Ithaca 1962: 706—716. ● Krebs, J. R., & N. B. Davies (1981): An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. ● Kummel, H. (1980): Beobachtungen zur Populationsdynamik von Kohlmeisen (*Parus major*). Wissenschaftl. Hausarbeit f. d. Lehramt an Gymnasien, Frankfurt am Main. ● Lack, D. (1955): British Tits (*Parus spp.*) in nesting boxes. *Ardea* 43: 50—84. ● Ders. (1966): Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford. ● Ders. (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London. ● Lack, D., J. Gibb & D. F. Owen (1957): Survival in relation to broodsize in tits. *Proc. Zool. Soc. London* 128: 313—326. ● Löhrl, H. (1968): Das Nesthäkchen als biologisches Problem. *J. Orn.* 109: 383—395. ● Löhrl, H. (1974): Brutbiologie. In: Praktische Vogelkunde, Hrsg. Berthold, P., E. Bezzel & G. Thielcke; 47—49. Kilda-Verlag ● Merkel, F. W., & S. Pfeiffer (1959): Erfolgreiche Winterbrut der Amsel (*Turdus merula*). *Die Vogelwarte* 20: 134—137. ● Nilsson, S. (1975): Clutch-size and breeding success of birds in nestboxes and natural cavities. *Vår Fågelvärld* 34: 207—211. ● Noll, U. (1979): Zur Brutbiologie höhlenbrütender Singvögel. Wissenschaftl. Hausarbeit f. d. Lehramt an Gymnasien, Frankfurt am Main. ● Perrins, C. M. (1965): Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601—647. ● Ders. (1979): British Tits. Collins, London. ● Perrins, C. M., & D. Moss (1974): Survival of young Great Tits in relation to age of female parent. *Ibis* 116: 220—224. ● Renkewitz, B. (1979): Über die Gewichtsentwicklung junger Höhlenbrüter. Wissenschaftl. Hausarbeit f. d. Lehramt an Gymnasien, Frankfurt am Main. ● Rheinwald, G. (1975): Gewichtsentwicklung einiger nestjunger Höhlenbrüter. *J. Orn.* 116: 55—64. ● Royama, T. (1966): A re-interpretation of courtship feeding. *Bird Study* 13: 116—129. ● Schmidt, K.-H. (1976): Ermittlung der Alters- und Geschlechtszu-

sammensetzung einer Winterpopulation der Kohlmeise (*Parus major*) anhand von Nistkastenkontrollen. J. Orn. 117: 353–361. ● Ders. (1983): Untersuchungen zur Jahresdynamik einer Kohlmeisenpopulation. Ökol. Vögel. ● Schmidt, K.-H., & H. Einloft-Achenbach (im Druck): Können isolierte Meisenpopulationen in Städten ihren Bestand erhalten? Vogelwelt. ● Schmidt, K.-H., & H.-J. Hamann (1983): Unterbrechung der Legefolge bei Höhlenbrütern. J. Orn. 124: 163–176. ● Schmidt, K.-H., & J. Steinbach (1983): Niedriger Bruterfolg der Kohlmeise (*Parus major*) in städtischen Parks und Friedhöfen. J. Orn. 124: 81–83. ● Snow, D. W. (1954): The habitats of Eurasian tits (*Parus spp.*). Ibis 96: 565–585. ● Stearns, S. C. (1976): Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51: 3–47. ● Steinbach, J. (1983): Kritische Untersuchung zur Determination der Gelegegröße von Kohlmeisen (*Parus major*) mit evolutionsökologischen Aspekten. Diplomarbeit, Frankfurt am Main. ● Steinbach, J., H. Einloft, T. Köth, P. Hörster & H.-J. Achenbach (1980): Brutbiologische Untersuchungen an Höhlenbrütern in drei neuen Frankfurter Kontrollgebieten. Luscinia 44: 189–200. ● Steven, D. de (1980): Clutch-size, breeding success and parental survival in the Tree Swallow (*Iridoprogne bicolor*). Evolution 34: 278–291. ● Svensson, L. (1970): Identification guide to European passerines. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. ● Vilka, J. (1960): Über die schädliche Tätigkeit des großen Buntspechtes. Ornitologiski Petijumi 2: 213–215. ● Weber, M. I. (1975): Some aspects of the non-breeding population dynamics of the Great Tit (*Parus major*). D. Phil. Thesis, Oxford. ● Williams, G. C. (1966): Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. Am. Nat. 100: 687–690. ● Winkel, W. (1970): Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*). J. Orn. 111: 154–174. ● Ders. (1975): Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisen-Arten (*Parus spp.*) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärche, *Larix leptolepis*. Vogelwelt 96: 41–63, 104–114. ● Ders. (1981): Zum Ortstreue-Verhalten von Kohl-, Blau- und Tannenmeise (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. ater*) in einem 325 ha großen Untersuchungsgebiet. Vogelwelt 102: 81–106. ● Winkel, W., & D. Winkel (1976): Über die brutzeitliche Gewichtsentwicklung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 117: 419–437. ● Zink, G. (1959): Zeitliche Faktoren im Brutablauf der Kohlmeise (*Parus major*). Die Vogelwarte 20: 128–134.

Anschriften der Verfasser: Hanneliese Einloft-Achenbach, Scheffelstr. 25, 6000 Frankfurt und Dr. Karl-Heinz Schmidt, Kaufmannsweg 2, 6490 Schlüchtern-Breitenbach.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [32_1984](#)

Autor(en)/Author(s): Einloft-Achenbach Hanneliese, Schmidt Karl-Heinz

Artikel/Article: [Die biologische Bedeutung von Ersatzbruten bei Kohlmeisen \(Parus major\) 161-182](#)