

Aus der Arbeitsgruppe Greifvögel Kottenforst-Ville und dem
Zoologischen Institut der Universität Köln

Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung des Wespenbussards (*Pernis apivorus*)*

Von Achim Kostrzewa

1. Einleitung

Die Hypothese LACK's (1954, 1968 und IMMELMANN 1971) – das Nahrungsangebot steuert die Brutgröße und damit den Reproduktionserfolg bei Vögeln – wird heute von den meisten Ornithologen akzeptiert. Diese monokausale Beziehung konnte für viele Arten nachgewiesen werden. Neuere Untersuchungen machen jedoch wahrscheinlich, daß es weitere Faktoren gibt, die sich auf Brutgröße, -erfolg und auch auf die Siedlungsdichte limitierend auswirken können. Für Falconiformes zeigt NEWTON (1979) eine mögliche Begrenzung durch das Nahrungs- und/oder Nistplatzangebot. STINSON (1980) betont die Bedeutung der Nahrungserreichbarkeit. Weiterhin ergeben sich Hinweise auf eine limitierende Wirkung der Wetterbedingungen zur Reproduktionszeit aus Untersuchungen an verschiedenen Vogelarten (z. B. BECKER & FINCK 1985, BECKER et al. 1985: *Sterna hirundo*; BROWN & BROWN 1984: verschiedene Arten der afrikanischen Tropen; GARGETT 1977: *Aquila verreauxi*; GARZON & ARAUJO 1972: Falconiformes Zentralspaniens; MOSS 1979: *Accipiter nisus*; SCHRÖDER & SCHERZINGER 1982: *Tetrao urogallus*; RISTOW et al. 1983, WINK et al. 1982: *Falco eleonora*).

Für den Wespenbussard weisen verschiedene Zitate auf eine Wetterabhängigkeit der Fortpflanzung hin (BLANC in GLUTZ et al. 1971, KEICHER 1981, KOSTRZEWA 1986, SCHUBERT 1977, SUTER in GLUTZ 1962). Mögliche kausale Beziehungen zwischen Reproduktionserfolg und den Wetterbedingungen zu den verschiedenen Phasen des Reproduktionszyklus werden anhand von eigenem Datenmaterial einer siebenjährigen Populationsstudie geprüft. Die Ergebnisse werden im Hinblick auf eine direkte Limitierung des Bruterfolgs durch ungünstige Wetterbedingungen oder indirekt über eine Limitierung der Nahrung durch die Wetterbedingungen diskutiert. In Übereinstimmung mit WALTER & BRECKLE (1983: 16) wird das Klima als der primäre und unabhängige Faktor angesehen. Durch die umfangreiche Berücksichtigung der vorhandenen Literatur hat die vorliegende Arbeit stellenweise den Charakter einer Übersicht. Als Arbeitshypothese wird ein Modell der wetterbedingten Populationsregulation des Wespenbussards und seiner Hauptbeute für die Jungenaufzucht (Hymenoptera: Vespidae) entwickelt.

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Das 1000 km² große Untersuchungsgebiet liegt in der Niederrheinischen Bucht und erstreckt sich entlang des Villerückens und der Kottenforstplatte westlich von Köln und Bonn. Es umfaßt den gesamten Kottenforst, die Ville, Teile der Köln-Bonner Terrassenebene und große Teile der Zülpicher Börde. Es ist zu 16,5 % bewaldet. Klimatisch ist das Gebiet ein Gunstraum. Der Jahresniederschlag beträgt 650 mm, die Jahresdurchschnittstemperatur 9,0° C. Eine detaillierte Beschreibung des Gebietes und der Methoden liefert KOSTRZEWA (1985 a).

Die zur Brutzeit anwesenden, verpaarten Wespenbussarde wurden mit standardisierten Methoden erfaßt. Es wurden dabei unterschieden: (a) erfolgreiche Brutpaare (+ BP), (b) erfolglose Brutpaare (-BP) und (c) nichtbrütende Revierpaare (NRP). Die unter (a-c) erfaßten Paare werden als Brutzeitpopulation bezeichnet (KOSTRZEWA 1985 b).

* Erweiterte und überarbeitete Fassung eines Vortrages anlässlich der DO-G Tagung in Innsbruck 1986.

Nach diesen hier skizzierten Methoden werden die Freilanddaten von der Arbeitsgruppe Greifvögel Kottenforst-Ville (F. Borger, R. Borger, St. Brücher, W. von Dewitz, R. Gardener, B. Fuhs, R. Kostrzewa, H. Krämer, P. Meyer, G. Speer und O. von Stempel; Koordination: H. Brücher und A. Kostrzewa) erhoben und jährlich von mir zusammengestellt und ausgewertet.

Das Gebiet konnte nicht in allen Jahren flächendeckend für den Wespenbussard bearbeitet werden. 1979 und 1980 wurden Teilflächen von 500 und 750 km², 1981–82 das Gesamtgebiet und 1983–85 je 700, 700 und 1000 km² untersucht.

Auf die Wespenhäufigkeit wurde anhand von Wabenfunden in und an den Horsten rückgeschlossen.

Das Wetteramt Essen stellte Wetterdaten der Stationen Bonn-Friesdorf und Elsdorf zur Verfügung. Diese wurden mit am Osthang der Ville bei Brühl ermittelten Werten (Tiefbauamt der Stadt Brühl) verglichen. Für die Wettersituation auf dem Villerücken, wo mehr als 85 % der Paare siedeln, konnten die Werte der Stationen Bonn-Friesdorf und Brühl als repräsentativ ausgewählt werden.

Zur Prüfung der Korrelationen zwischen Wetterdaten, Siedlungsdichte und brutbiologischen Daten (Tab. 1) wurden Spearman'sche Rangkorrelationskoeffizienten herangezogen (NONPAR CORR/SPSS, BEUTEL & SCHUBÖ 1983), weil für diesen Test die Normalverteilung der Daten nicht Voraussetzung ist. Die Berechnungen erfolgten nach Originaldaten auf einer CDC 76 am Regionalen Rechenzentrum der Univ. Köln. Wegen der groben zeitlichen Rasterung des Datenmaterials und zur Erhöhung der Teststärke wird die Signifikanzgrenze auf $p < 0,10$ festgelegt (zur Verminderung von Risiko II, vgl. SACHS 1978).

Mein Dank gebührt allen Mitarbeitern unserer AG, ohne deren Hilfe diese Untersuchung im vorliegenden Umfang nicht hätte durchgeführt werden können, sowie allen Ornithologen, die Einzelbeobachtungen an mich weiterleiteten. Ohne die Beringungsarbeit von H. und St. Brücher, sowie von B. Fuhs wären viele Daten nicht so präzise zu erheben gewesen. Meine Frau Renate stellte die Klimawerte für Abb. 3 am Geographischen Institut der Universität Köln zusammen. Herr D. Rockenbauch teilte uns dazu Einzelheiten aus seinem Untersuchungsgebiet bei Geislingen mit. Jochen Jacobi, Köln, fertigte die meisten Graphiken an. Das Wetteramt Essen und das Tiefbauamt der Stadt Brühl überließen uns Klimadaten.

Für die langjährige Betreuung meiner Arbeiten möchte ich mich besonders herzlich bei Frau Prof. Dr. A.-G. Johnen und Herrn Prof. Dr. H. Engländer bedanken. Für wertvolle Hinweise nach dem Vortrag und konstruktive Kritik an früheren Fassungen des Manuskripts bin ich Herrn Prof. Dr. U. Lehmann, Köln; Herrn Dr. B. Leisler und Herrn Prof. Dr. G. Thielcke, Möggingen sowie meinen Freunden und Kollegen Rob Bijlsma, Bennekom (NL) und Anita Gamauf, Wien zu Dank verpflichtet.

1985 und 1986 wurden die Untersuchungen durch ein Stipendium der Graduiertenförderung des Landes NW unterstützt. Die Tagungsreise wurde vom „Verein der Freunde und Förderer der Universität Köln“, Herrn Dr. W. Wagner maßgeblich und unbürokratisch bezuschußt.

3. Ergebnisse

3.1. Brutbiologie

Die Siedlungsdichte in den Jahren 1979–85 läßt zwei verschiedene Niveaus erkennen (Abb. 1a): 1979–82 war die Siedlungsdichte hoch ($\bar{x} = 1,7 \text{ P}/100 \text{ km}^2$) und 1983–85 sank sie auf etwa die Hälfte ab ($\bar{x} = 0,95 \text{ P}/100 \text{ km}^2$). In den Jahren 1981–82 wurden die höchsten festgestellten Werte erreicht. Unter Berücksichtigung eines Erfassungsfehlers von max. 10 % (vgl. aber KROL 1985) leben auf der Gesamtfläche zwischen 10 und 21 Paare.

Eine deutliche Differenzierung der Zeiträume 1979–82 und 1983–85 ist auch in der Zusammensetzung der Brutzeitpopulation zu erkennen (Abb. 1b). Im Zeitraum von 1979 bis 1982 starteten viele Paare einen Brutversuch (in allen Jahren $> 63 \%$), 1983–85 fanden wir eine drastische Reduktion auf ca. 15 %. Der Nichtbrüteranteil betrug nun mindestens 50 %. Eine bemerkenswerte Ausnahme war das Jahr 1981, in dem 58 % der Bruten erfolglos blieben. In den anderen Jahren gab es erfolglose Paare in einer Größenordnung von ca. 0–33 %.

Im siebenjährigen Mittel brüteten nur 37,5 % der 80 untersuchten Paare erfolgreich ($n = 30$), dies entspricht dem bisher bei Falconiformes geringsten festgestellten Wert (BROWN & AMADON 1968), 27,5 % waren erfolglos ($n = 22$) und 35,0 % brüteten nicht ($n = 28$).

Die genannten Verhältnisse prägten sich bei der Reproduktionsrate entsprechend aus (Abb. 1c). 1979, 1980 und 1982 ergab sich eine hohe Reproduktionsrate (0,86–1,08 Juv/P). Die übrigen Jahre erreichten nur sehr niedrige Werte (0,1–0,4 Juv/P).

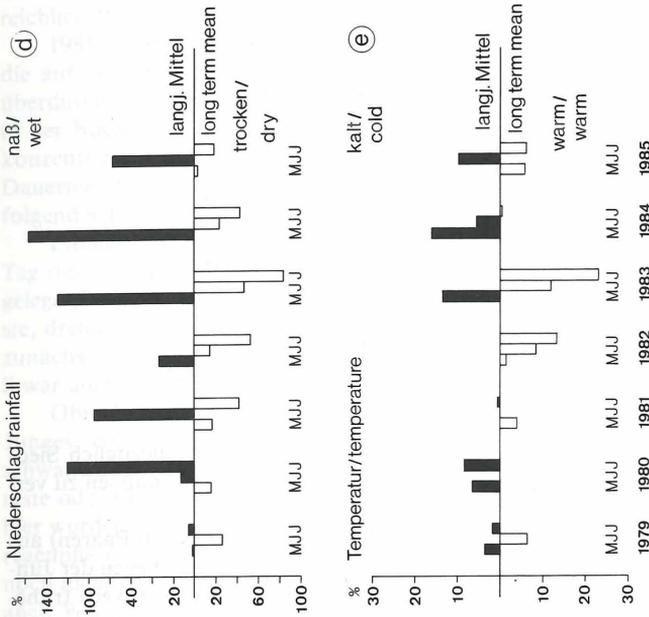


Abb. 1 a-e: Siedlungsdichte (a), Brutzeitpopulation (b), Reproduktionsrate (c), Niederschlag (d) und Temperatur (e) für die untersuchte Wespennussardpopulation in der Niederrheinischen Buche.

Fig. 1 a-e: Density (a), population structure during the time of reproduction (b), reproduction rate (c), rainfall (d) and temperature (e) of the investigated Honey Buzzards in our study area near Cologne.

Abkürzungen/abbreviations: NRP = nichtbrütende Revierpaare/nonbreeding territorial pairs. -BP = erfolglose Brutpaare/ breeding pairs with failed brood. +BP = erfolgreiche Brutpaare/successful breeding pairs.

Langjähriges Niederschlagsmittel / longterm mean of rainfall: Mai/May 60 mm, Juni/June 70 mm, Juli/July 65 mm. Langjähriges Temperaturmittel/longterm mean of temperature: Mai/May 14,1° C, Juni/June 16,5° C, Juli/July 18,0° C.

Brutzyklus / breeding cycle

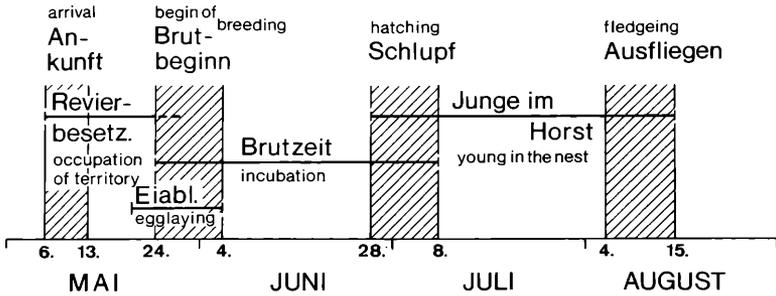


Abb. 2: Brutzyklus des Wespenbussards in der Niederrheinischen Bucht 1980-82.

Fig. 2: Breeding cycle of Honey Buzzards in the study area near Cologne 1980-82.

Die Einflüsse auf das Brutverhalten, die diese unterschiedlichen Werte bezüglich Siedlungsdichte, Populationszusammensetzung und Reproduktionsrate bewirken, müssen zu verschiedenen Zeiten im Brutzyklus wirksam werden (Abb. 2).

Eine Analyse von Daten (eigene Nestkarten von insgesamt 30 erfolgreichen Paaren) aus den Jahren 1980-82 zeigt den zeitlichen Ablauf von der Eiablage bis zum Ausfliegen der Jungen bei elf regelmäßig beobachteten erfolgreichen Paaren. Zusätzlich sind die jeweils frühesten Ankunftsstermine aus allen Jahren angegeben. Das Alter der Jungen wurde nach TRAUE & WUTTKY (1976) mit einer Genauigkeit von ± 2 Tagen bestimmt (Abb. 2).

Wie sieht nun der Brutzyklus im Jahresablauf aus? Die Siedlungsdichte manifestiert sich im Mai, nach der Ankunft des Wespenbussards aus dem Winterquartier, sobald die Revierbesetzung abgeschlossen ist. Die Brutzeit erstreckt sich vom 24. Mai bis zum 8. Juli in den Extremwerten. Bei einer mittleren Brutdauer von 35 Tagen entspricht damit der Juni der Hauptbrutphase. Junge sind meistens von Juli bis Mitte August in den Horsten anzutreffen. Wenn also Eier oder Junge verloren gehen, geschieht dies hauptsächlich in den Monaten Juni und Juli. Fast flügelte Junge können allerdings auch noch im August Mardern oder Habichten zum Opfer fallen (KOSTRZEWA 1985 a: Tab. 4). Die erfolgreichen Paare ziehen ein bis zwei Wochen nach dem Ausfliegen der Jungen, also Mitte bis Ende August, ins Winterquartier (CRAMP & SIMMONS 1980). Es liegen aus unserem Gebiet eigene Beobachtungen vor, die wahrscheinlich machen, daß Nichtbrüter und erfolglose Paare teilweise schon Ende Juli ihre Reviere aufgeben, umherstreifen und möglicherweise auch früher wegziehen.

Wespenbussarde wenden für ihre Reproduktion also nur ca. 100 Tage auf. Die restliche Zeit verbringen sie auf dem Zug und im Winterquartier. Über Mortalitätsfaktoren zu dieser Zeit liegen bisher keine gesicherten Daten vor (BROWN et al. 1982). An einigen Stellen werden sie auf dem Zug intensiv verfolgt (Libanon, Sizilien).

In Jahren mit „normalem Wetter“ (Abb. 1 d und e, 1980-82) beginnen die untersuchten Paare innerhalb von 12 Tagen mit der Brut (Abb. 2). Die Eiablage ist gut synchronisiert. Nach eigenen Beobachtungen verzögert schlechtes Wetter in dieser Phase den Brutbeginn (vgl. R. KOSTRZEWA 1987) um bis zu zwei Wochen (1983-85). Größeres Datenmaterial von BIJLSMA (1986) zeigt zwar eine stärkere Streuung des Brutbeginns (max. 39 Tage), aber auch hier werden die meisten Gelege binnen 12-16 Tagen ($\bar{x} = 14$ Tage) gezeitigt.

Bei spät begonnenen Bruten werden die fast flügelten Jungvögel manchmal verlassen (HOLSTEIN 1944, VAN DEN GEEST 1961). Dies konnte auch bei uns festgestellt werden (H. Brücher, mündl. Mitt.). Besonders das Verlassen von Jungen zeigt, daß dem Wespenbussard für seine Reproduktion ein enger zeitlicher Rahmen zwischen Frühjahrs- und Herbstzug gesetzt ist.

3.1.1. Nahrungssituation und Wetterbedingungen

Bei den Horstkontrollen wurden in den erfolgreichen Brutjahren 1979, 1980 und 1982 immer reichlich Wespenwaben gefunden, in erfolglosen dagegen nur wenige bis keine.

1981 waren 58 % der anwesenden Paare erfolglos. Es gibt eine Reihe von Beobachtungen, die auf Nahrungsmangel und negative Einflüsse des Wetters hinweisen. Der Juni war weit überdurchschnittlich naß (Abb. 1 d, 115 mm in Bonn-Friesdorf; 136 mm in Brühl – hier fielen in der Nacht vom 27. auf den 28. Juni 45 mm Regen in sechs Stunden). Die Niederschläge konzentrierten sich zu ca. zwei Dritteln auf die Zeit nach dem 19. Juni, meist in Form von Dauernieselregen. Nach dieser Regenperiode wurden Horste im Juli erstiegen, es ergab sich folgendes Bild:

Einmal zwei Junge, einmal ein fast verhungertes Junges (am 26. Juli), das am nächsten Tag starb (Symptome des Verhungerns, vgl. PIECHOCKI 1979), einmal ein verlassenes Zweiergelege (Pestizidanalyse in KOSTRZEWA 1984) mit einem angeknickten Ei, dreimal Eischalenreste, dreimal leerer Horst (Brut wurde aber beobachtet). Ein dreimal erstiegener Horst enthielt zunächst zwei Eier, am 29. 6. zwei frischgeschlüpfte Junge (St. Brücher, mdl. Mitt.), Mitte Juli war auch dieser Horst vollkommen leer.

Obwohl der Juli warm und trocken war (Abb. 1 d und e), verhungerte nachweislich ein Junges, ein weiteres zeigte starke Wachstumsretardierungen. Zwei geschlüpfte Junge verschwanden zwischen dem 29. 6. und 16. 7. spurlos. Von den Horsten, die entweder Eischalenreste oder nichts enthielten ($n = 6$, s. o.), wurden zwei häufig mit dem Spektiv kontrolliert: hier wurden die Bruten am 22. 6. und 28. 6. abgebrochen gefunden, also während der Dauerregenphase, bzw. nach dem nächtlichen Starkregen. Junge waren bei diesen beiden Bruten noch nicht geschlüpft (eigene Beob.). Ich nehme daher an, daß sowohl die Gelegeverluste als auch Verluste von frischgeschlüpften Jungen infolge des direkten Einflusses von schlechtem Wetter im Juni aufgetreten sind.

Wespenwaben wurden trotz des guten Wetters im Juli kaum gefunden. Die Beobachtungen zum Verhungern und der Wachstumsretardierung von 1981 lassen den Schluß zu, daß auch die Wespenvölker unter der Witterung gelitten hatten. Dies wäre als indirekter Einfluß des Wetters auf den Wespenbussard anzusehen. Bei den überwiegend staunassen Böden erscheint dies durchaus möglich. Wegen des warmen und trockenen Julis wird eine verminderte Nahrungserreichbarkeit aus klimatischen Gründen als unwahrscheinlich erachtet (vgl. 4.2.). Dagegen gibt es 1980 überdurchschnittliche Regenfälle im Juli (143 mm, vgl. Abb. 1 d), die jedoch keine nachweislichen negativen Auswirkungen auf die Fortpflanzung des Wespenbussards gehabt haben (vgl. 4.2.). Es wurden auch viele Wespenwaben gefunden.

Beim Wespenbussard schwanken die Werte der erfolgreichen Brutpaare und die Reproduktionsrate bislang offenbar mit der beobachteten Wespenhäufigkeit.

3.2. Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzungserfolg

Getestet wurden die Einflüsse von Niederschlag und Temperatur auf die am Wespenbussard festgestellten Brutparameter (Tab. 1). Die Monate Mai–Juli entsprechen dabei den verschiedenen Phasen des Reproduktionszyklus (Abb. 2 und Kap. 3.1.).

Die Korrelationen (Tab. 1) belegen einen gesicherten Einfluß des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung für die Monate Mai und Juni, also während Revierbesetzung, Eiablage und Brutphase. Für den Juli ergeben sich aus dem vorliegenden Datenmaterial keine signifikanten Korrelationen.

Die monatliche Niederschlagssumme ist mit folgenden Werten signifikant korreliert: bei überdurchschnittlichen Niederschlagswerten im Mai und Juni steigt die Zahl der nichtbrütenden Revierpaare an, die Zahl der erfolgreichen Bruten nimmt ab, die der erfolglosen steigt. Demzufolge sinkt auch die Reproduktionsrate. Im Mai senkt hoher Niederschlag Siedlungsdichte und Paarsumme.

Tab. 1: SPEARMAN-Korrelation zwischen Wetter- und Reproduktionsparametern (vgl. Abb. 1 a-e).
 Table 1: SPEARMAN correlations between weather- and reproduction parameters (cf. Fig. 1 a-e).
 (— = nicht signifikant / non significant; 0,5872 = $p < 0,10$; 0,7248* = $p < 0,05$)

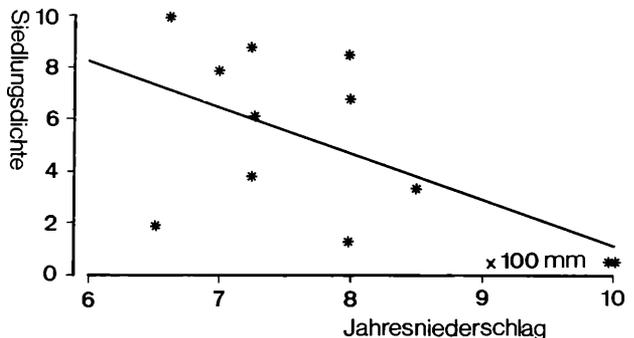
| | Revier- paare | - Brut- paare | + Brut- paare | Summe Paare | Reprod.- rate | Siedlungs- dichte |
|-------------------------------|------------------|------------------|------------------|----------------|------------------|----------------------|
| Niederschlagssumme | | | | | | |
| Mai | — | — | — | - 0,6910* | — | - 0,6365 |
| Juni | + 0,5801 | — | — | — | — | — |
| Juli | — | — | — | — | — | — |
| Mai + Juni | + 0,6175 | + 0,6001 | - 0,7412* | — | - 0,8214* | — |
| Niederschlagstage | | | | | | |
| Mai | — | — | — | — | — | — |
| Juni | — | — | - 0,5610 | — | — | — |
| Juli | — | — | — | — | — | — |
| Mai + Juni | + 0,6514 | — | — | — | — | — |
| Monatsmitteltemperatur | | | | | | |
| Mai | — | — | — | + 0,6728* | — | — |
| Juni | — | — | — | — | — | — |
| Juli | — | — | — | — | — | — |
| Mai + Juni | — | — | — | + 0,5872 | — | + 0,7248* |

Bei den Niederschlagstagen sind die signifikanten Korrelationen nicht so deutlich ausgeprägt: bei hoher Anzahl von Niederschlagstagen im Mai und Juni treten auch hier viele nichtbrütende Revierpaare auf, und der Anteil an erfolgreichen Bruten nimmt ab.

Die Monatsmitteltemperatur der Monate Mai und Mai + Juni zeigt positive Korrelationen mit der Dichte und der Paarsumme, d. h. je wärmer die Zeit der Revierbesetzung ist, desto mehr Paare siedeln sich im Untersuchungsgebiet an. Dies korreliert mit den oben genannten Zusammenhängen von nassem Maiwetter und Siedlungsdichte.

Abb. 3: Korrelation zwischen Siedlungsdichte und Jahresniederschlag in 12 verschiedenen Gebieten der Bundesrepublik und der DDR (Daten nach KOSTRZEWA 1985 a: Tab. 2 und ROCKENBAUCH mdl. Mitt. / Größe der Gebiete: $\bar{x} = 393 \text{ km}^2 \pm 298$, range: 105–1000 km^2).

Fig. 3: Simple correlation between density and annual rainfall in 12 areas in the FRG and GDR.



Der Frage, ob die hier gefundenen Beziehungen allgemeine Gültigkeit haben, soll anhand des zur Verfügung stehenden Datenmaterials nachgegangen werden. Ich untersuchte, ob eine Beziehung zwischen der durchschnittlichen Jahresniederschlagsmenge in einer Landschaft und der Siedlungsdichte des Wespenbussards besteht. (Genauere Wetterdaten konnten wegen unzureichender Angaben nicht ausgewertet werden). Korreliert (lineare Regression) wurden Angaben aus entsprechenden Klimaatlantien und Daten aus Tab. 2 (KOSTRZEWA 1985 a: 126–127 / nur Gebiete > 100 km²). Im Ergebnis zeigt sich eine gut gesicherte Korrelation ($p < 0,01$): Bei steigendem Jahresniederschlag nimmt die Siedlungsdichte ab und geht bei > 1000 mm/a gegen Null (Abb. 3).

Die starke Streuung der Werte zwischen 600 und 850 mm/a deutet einen Toleranzbereich an, in dem der Jahresniederschlag nicht der entscheidende Faktor zu sein scheint. Erst danach sinkt die Dichte rapide ab. Einschränkung muß ferner gefragt werden, wie exakt die Siedlungsdichteangaben im einzelnen sind, die ja mit verschiedenen Methoden erhoben wurden.

4. Diskussion

Die beschriebenen Schwankungen von Siedlungsdichte und Bruterfolg des Wespenbussards (Abb. 1a–c) können verschiedene Ursachen haben:

- 1a. Nach der orthodoxen Meinung wäre allein das Nahrungsangebot dafür verantwortlich (vgl. 4.1.).
- 1b. Der Einfluß des Wetters erklärt die beobachteten Schwankungen.
2. Die Schwankungen der Siedlungsdichte sind durch außerbrutzeitliche Mortalitätsfaktoren (Zug und Winterquartier) bestimmt.

Die vorgelegten Ergebnisse legen nahe, die Hypothese (1b) zu bejahen. Beim Nahrungsspezialisten Wespenbussard kann sich das Wetter während des Reproduktionszyklus auf verschiedene Phasen (Abb. 2) auswirken. Ungünstige Witterungsbedingungen in der Zeit von Mai–Juni führen: (a) zu einer verminderten Siedlungsdichte (hauptsächlich Mai, Tab. 1), (b) zu einer verringerten Reproduktionsrate (hauptsächlich Juni, Tab. 1), (c) wahrscheinlich zu einem verschlechterten Nahrungsangebot (Vespidae) für die Jungen (3.1.1.) und (d) Eier und Junge gehen aller Wahrscheinlichkeit nach auch durch direkte Einflüsse von Nässe und Kälte verloren. Bei den Eiern kann ein Absterben durch hohe Pestizidbelastung ausgeschlossen werden (KOSTRZEWA 1984).

Nun soll hier nicht eine monokausale Erklärung (Nahrung) gegen eine andere (Wetter) ausgetauscht werden. Vielmehr ist das Wetter (jeweils Mai oder Juni) der begrenzende Faktor in den Jahren 1981 und 1983–85. Einerseits wird die Siedlungsdichte des Wespenbussards begrenzt, andererseits scheint die Beute durch das schlechte Wetter limitiert. Die Regulation beider geht aber vom primären Faktor Klima aus, soweit das im Moment erkennbar ist. Für den Zeitraum der höchsten Dichte (1981 und 1982) ist weiterhin eine Begrenzung der Siedlungsdichte durch intra- und interspezifische Konkurrenz (KOSTRZEWA 1987, im Druck) und die Habitatqualität (potentielle Brutplätze) denkbar und wird z. Z. untersucht. Es können m. E. in verschiedenen Jahren durchaus unterschiedliche limitierende Faktoren wirksam werden.

Belege für diese Ansicht sind die Korrelationen zwischen Wetter und brutbiologischen Daten (Abb. 1a–e, Tab. 1), sowie Beobachtungen zur Wespenhäufigkeit. Extreme Wetterbedingungen während des Untersuchungszeitraumes lieferten bei vier von sieben Jahren jeweils zweimal Mai- und Juniniederschläge, die ca. 100% über dem Durchschnitt lagen. Die Schwankungen der Temperatur waren zwar gedämpfter, aber ebenfalls auffällig. Dies erst ermöglichte die Analyse.

Mindestens für die Jahre 1981 und 1983–85 stellte das Wetter damit den entscheidenden limitierenden Faktor für den Wespenbussard und wohl auch die Wespen dar. Die Alternativhypothesen (1a und 2) können aus verschiedenen Gründen verworfen werden (vgl. 4.1. und 4.3.).

Zum besseren Verständnis der Populationschwankungen von *Pernis* soll im folgenden ein kurzer Abriss über soziale Faltenwespen (Vespidae) gegeben werden.

4.1. Jahreszyklus der Wespen und ihre Bedeutung für den Wespenbussard

Nach unserem bisherigen Wissen (z. B. GLUTZ et al. 1971) zählen Hymenopteren und hier speziell Vespidae (besonders *Paravespula* spp.) und Bombidae zur bevorzugten Beute des Wespenbussards. Für die hier interessierende Phase der Jungenaufzucht verdanken wir gründliche Nahrungsanalysen den Beobachtungen von HOLSTEIN (1944) und RODE (1955). Beide kommen übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß 65–75% der Nahrung (Beutestücke) für die Jungen aus Wespen- und Hummelwaben besteht. Eine Neuberechnung der Daten von HOLSTEIN (1944: 113–114) aus 301,3 Beobachtungsstunden an fünf Horsten legt nahe, daß Wespen- und Hummelwaben mindestens bis zum Ausfliegen der Jungen eine primäre Rolle spielen (Abb. 4 a, b). Weitere, wesentlich kürzere Beobachtungen von GENTZ (1935) und WENDLAND (1935), betonen sogar das fast ausschließliche Verfüttern solcher Nahrung in den ersten 14 Tagen. ITÄMIS & MIKKOLA (1972) belegen gleichfalls den hohen Insektenanteil (Beutestücke) am Beutespektrum. Viele weitere Berichte über die Nahrungswahl des Wespenbussards sind mehr anekdotischer Natur und lassen sich für die Fragestellung nicht auswerten. Neue, quantitative Untersuchungen in Form von Biomasseanalysen (bezogen auf Protein- und Fettgehalt) am Horst und im Feld (Telemetrie) erscheinen daher wünschenswert.

Über die Populationsdynamik der Wespen und Hummeln liegen bislang nicht viele tragfähige Studien vor. Nach KEMPER & DÖHRING (1967) erreichen die relativ kleinen Völker der

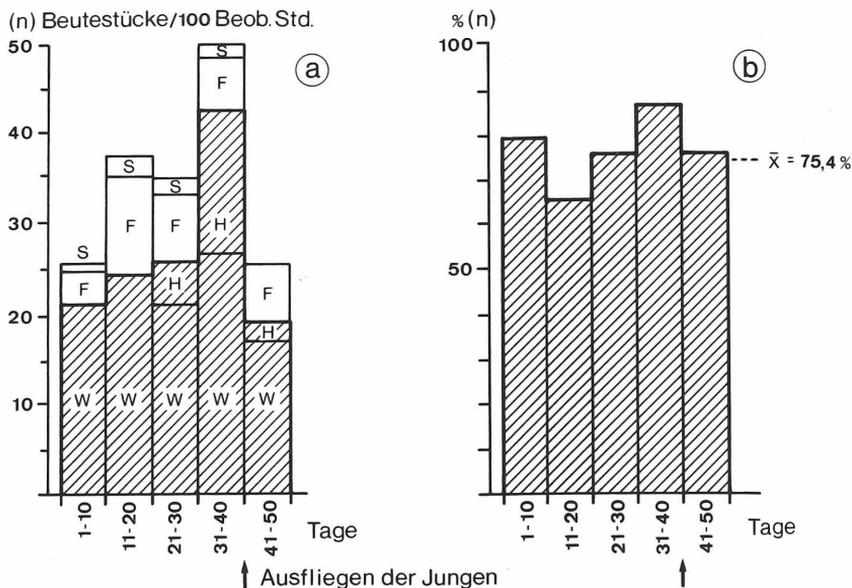


Abb. 4 a, b: Nahrung der Wespenbussardjungen in Dänemark (Neuberechnung von Daten HOLSTEIN's 1944: 133–134, siehe Text). a) Beuteanteile. b) Prozentualer Anteil von Wespen- und Hummelwaben.

Fig. 4 a, b: Diet of juvenile Honey Buzzards in Denmark (Calculations after data of HOLSTEIN 1944: 133–134). a) Prey items. b) Percent of total wasp - and bumble bee combs in the diet.

Abkürzungen/abbreviations: W = Wespenwaben/wasp combs. H = Hummelwaben / Bumble bee combs. F = Frösche/frogs. S = Sonstige / other prey.

(n) Individuen pro Volk

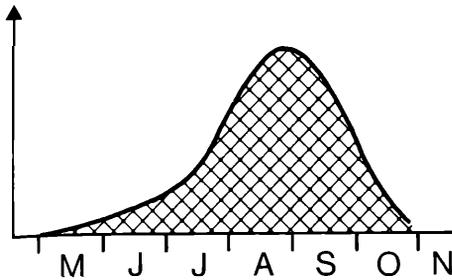


Abb. 5: Populationsentwicklung bei *Paravespula* spp. im Jahresablauf (nach KEMPER & DÖHRING 1967).

Fig. 5: Annual population development in social wasps (*Paravespula* spp.) according to KEMPER & DÖHRING (1967).

Gattung *Dolchiovespula* Ende Juli ihr Maximum (*D. saxonica* max. 2148 Zellen). *Paravespula*-Spezies bilden wesentlich größere Völker (*P. germanica* max. 25.250 Zellen, *P. vulgaris* max. 32.950 Zellen). Diese erreichen ihre maximale Populationsgröße im September (Abb. 5). *Polistes* haben nur wenig Nachkommen (*P. gallicus* max. 156 Zellen). Die genannten Gattungen zählen zum „normalen“ Beutespektrum des Wespenbussards (UTTENDÖRFER 1939, 1952). Die wenigen vorliegenden Beobachtungen lassen vermuten, daß jeweils die individuenreichsten Gattungen im Zeitraum vom Mai bis September bevorzugt erbeutet werden.

KEMPER & DÖHRING (1967) und ARCHER (1981) beschreiben die Staatenbildung im Mai (vgl. Abb. 5). Zu dieser Zeit sind nur Königinnen und erste, wenige Arbeiterinnen vorhanden. Es sollte daher für den Wespenbussard unmöglich sein, die im Juli vorhandene Nahrung für die Jungen anhand der „beobachteten“ Wespen „abzuschätzen“, wie dies die LACK'sche Hypothese erfordern würde; Hypothese (1a) wird deshalb verworfen. Als Alternative bietet sich an: hohe Temperaturen und Trockenheit im Mai führen bei anhaltend warmen, trockenen Wetter zu einer schnellen Entwicklung der Wespenvölker (ARCHER 1985, siehe unten). Der Wespenbussard könnte sich also viel einfacher nach dem Maiwetter richten, wenn er sich entscheidet, eine Brut zu beginnen oder nicht (vgl. Abb. 1a: Steigerung der Dichte von 1979–81 und 1984 nach 1985, Abb. 1d–e).

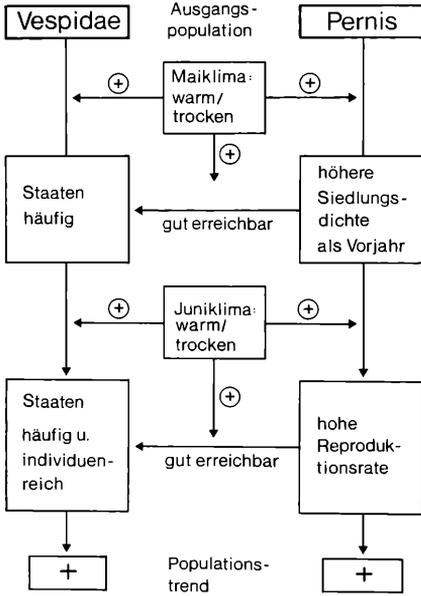
Die Reaktion von Vespidae auf klimatische Extreme ist kaum untersucht. Bei Nebel und Regen bleiben *Paravespula* spp. im Nest (KEMPER & DÖHRING 1967). Es ist anzunehmen, daß die Populationsentwicklung durch kaltes und nasses Wetter im Mai negativ beeinflusst wird, wie die Fundhäufigkeit von Waben in den Horsten belegt (3.1.1.).

ARCHER (1985) favorisiert eine wetterunabhängige Schwankung der Vespidae in zwei- und siebenjährigen Zyklen. Die Belege reichen aber nicht aus, dies zu beweisen, da er selbst eine gesicherte Abhängigkeit zwischen Sommerwetter und Staatengröße findet. Eine eingehende Klärung dieser Fragen durch Entomologen scheint dringend geboten.

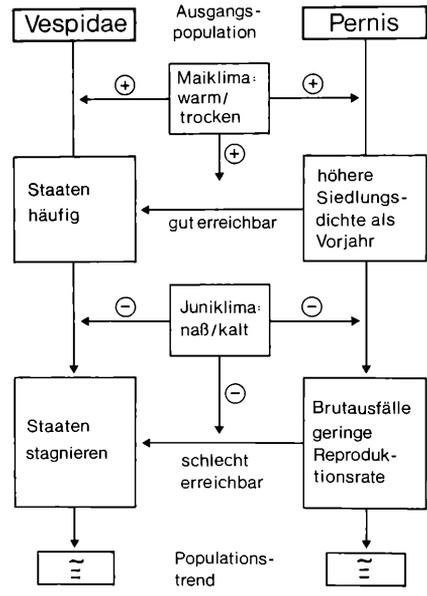
4.2. Witterungsbedingte Populationschwankungen von Beutegreifer und Beute

Aus Erkenntnissen über Vespidae und den Daten über *Pernis* wird hier ein vorläufiges Modell entwickelt, welches alle Fakten miteinander verknüpft. Die komplexen Vorgänge zwischen Wetter, Beute und Beutegreifer werden in Fließdiagrammen dargestellt (Abb. 6a–c). Aus den vorliegenden Daten ergeben sich mehrere Möglichkeiten für die Wespenbussardpopulation:

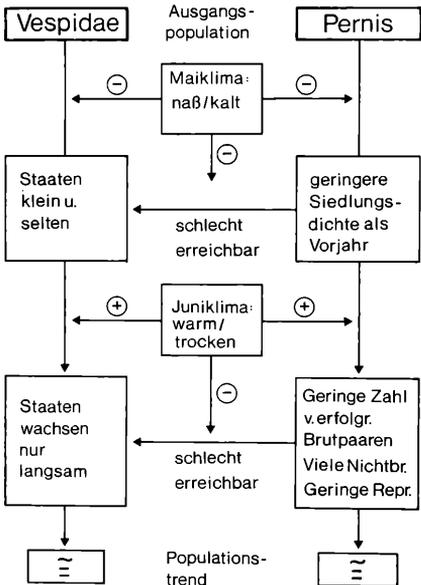
1. Günstiges Wetter im Mai und Juni führen bei Wespen und Wespenbussard zu einer positiven Entwicklung. Es siedeln sich „viele“ Paare an, und diese haben eine hohe Reproduktionsrate (Abb. 6a).
2. Günstiges Wetter im Mai bewirkt eine hohe Siedlungsdichte. Wenn es dann zu einem starken Wettereinbruch im Juni kommt, verringern Brutauffälle wegen direkter oder indirekter (= Nahrungserreichbarkeit, s. u.) Auswirkungen des Wetters die Reproduktionsrate stark (Abb. 6b).



1979, 80 u. 82



1981 u. 85



1983 u. 84

Abb. 6 a-c: Modell der Auswirkungen klimatischer Einflüsse auf Wespen (Vespidae) und Wespenbussarde, weitere Erklärungen siehe Text.

Fig. 6 a-c: Modell of climatic influences on wasp- (Vespidae) and Honey Buzzard population development in the study area.

3. Schlechtes Wetter im Mai bewirkt, daß sich deutlich weniger Paare ansiedeln (Abb. 1a, 1983–85). Ein darauffolgender warmer Juni kann die schlechte Ausgangssituation des Wespenbussards dann kaum noch verbessern (Abb. 6c).

Als vierte Möglichkeit bleibt noch schlechtes Wetter im Mai und Juni, was bisher noch nicht aufgetreten ist. Die Auswirkungen würden aber in etwa (3) entsprechen. Damit entscheidet in erster Linie der Monat Mai über Dichte und potentielle Reproduktion beim Wespenbussard. Der Juni beeinflusst „nur“ noch den Erfolg der begonnenen Bruten. Nach den bisherigen Daten (ein Jahr) hatte extreme Witterung im Juli keine Auswirkungen auf die Jungvögel. Weitere Ergebnisse in dieser Frage bleiben abzuwarten.

SCHRÖDER & SCHERZINGER (1982) konnten mittels Computersimulation zeigen, daß Klimawerte allein als unabhängige Variable in einem Modell über die Reproduktion vom Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) Populationsschwankungen erzeugen, die mit der beobachteten Dichte der letzten 200 Jahre in etwa übereinstimmt. Obwohl sich der Klimafaktor hier hauptsächlich auf die Kükenmortalität auswirkt, ist es für eine Population unerheblich, wodurch ihre Reproduktion begrenzt wird. Langfristige Schwankungen der Wespenbussardpopulation, die durch die zufällige Aufeinanderfolge von jährlichen Wetterereignissen gesteuert werden (vgl. Abb. 6a–c), liegen also im Bereich des Möglichen.

Neben dem direkten Einfluß des Wetters spielt auch die Erreichbarkeit der Nahrung eine wichtige Rolle. Über den Erfolg des Beutegreifers entscheidet nicht allein die Häufigkeit der Beutetiere, sondern in hohem Maße ihre Erreichbarkeit (z. B. STINSON 1980). Diese ist im allgemeinen von vier Faktoren abhängig:

a. *Habitat*: Für den Beutegreifer müssen Ansitz- und/oder Versteckmöglichkeiten vorhanden sein (z. B. JANES 1984), für die Beute spielt Deckung eine wichtige Rolle.

b. *Wetterbedingungen – schlechtes Wetter* veranlaßt z. B. Microtidae (FRANK 1954, LEHMANN & SOMMERSBERG 1980) oder auch Hymenoptera (von FRISCH 1965, KEMPER & DÖHRING 1967) in ihren Nestern zu bleiben. Es kann auch die Beutegreifer direkt durch Regen, Nebel und Wind behindern und deren Fangeffizienz mindern, so daß die Jagd energetisch zu einem Verlust wird (RIJNSDORP et al. 1981).

c. *Verhalten der Beutetiere*: Es gibt bei Säugern und Vögeln Feindvermeidungsstrategien. Dies spielt für *Pernis* jedoch kaum eine Rolle.

Zeitbudget-Analysen an Greifvögeln bestätigen die oben gemachten Aussagen. Beutegreifer passen sich im Rahmen der für sie noch positiven Energiebilanz den örtlichen Gegebenheiten an und verfolgen eine Strategie, die optimalen Jagderfolg verspricht (BROWN 1979 – *Buteo buteo*, 1980 – *Haliaeetus vocifer*; JAMIESON et al. 1982 – *Pandion haliaetus*, RIJNSDORP et al. 1981 – *Falco tinnunculus*, WIDEN 1982 – *Accipiter gentilis*). Dies sollte auch für den Wespenbussard gelten.

4.3. Fortpflanzungsstrategien

Wespenbussarde verfolgen bei ihrer Fortpflanzung eine extreme K-Strategie. Sie haben nur kleine Gelege (1–2(3) Eier) und ziehen pro erfolgreicher Brut 1,36–1,80 Junge auf (BIJLSMA 1986, KOSTRZEWA 1985 a). Die langfristige Reproduktionsrate liegt bei nur 0,59 Juv/P/a (Abb. 1c). So geringe Werte findet man unter paläarktischen Falconiformes sonst nur noch bei Adlern (Aquilinae) und Altweltgeiern (Aegypiinae) (BROWN & AMADON 1968). Diese geringe Fortpflanzung erfordert ein hohes potentielles Alter des Wespenbussards, damit er sich ausreichend fortpflanzen kann. Wie hoch der „Recruitment Standard“ sein muß, kann bisher nicht genau gesagt werden, da zu wenige Daten über Natalität, Mortalität, Ein- und Auswanderung vorliegen. Eine Analyse der bisher vorliegenden Ringfunde soll trotz methodischer Einschränkungen (LAHKANI & NEWTON 1983) erste Hinweise liefern. GLUTZ et al. (1971) geben für Ringvögel Höchstalter von 23,1 und 28,9 Jahren an. Hier stellt sich sofort die Frage, ob nach den Befunden von ZIESEMER (1981) und HUMMEL & LANGE (1985) mit Aluminium-

ringen das Höchstalter und der Populationsaufbau überhaupt feststellbar ist, da die Ringhaltbarkeit für solche Zeiträume offenbar längst nicht ausreicht.

Aufgrund der beschriebenen Langlebigkeit ist es unwahrscheinlich, daß die beobachteten Dichteschwankungen primär auf außerbrutzeitlicher Mortalität beruhen. Hypothese (2) wird deshalb verworfen (s. o.).

Eine der Kardinalfragen der Wespenbussardbiologie muß an dieser Stelle erneut gestellt werden: Ist *Pernis* im Brutareal geburtsortstreu oder nomadisch? Nach den vorliegenden Ergebnissen scheinen beide Verhaltensweisen aufzutreten. Wespenbussarde können standorttreu sein (BIJLSMA 1986: 8 Jahre; KOSTRZEWA 1985 a: bis zu 20 Jahre). Voraussetzung ist hier jedoch die unbewiesene Annahme, daß es sich um die gleichen Paare handelt (vgl. NEWTON 1985 für andere Falconiformes). Dagegen sprechen die Feststellungen von GAMAUF (in litt.). Bei ihren individuell bekannten Brutvögeln waren nur 35,8% während dreier Jahre im burgenländischen Untersuchungsgebiet anwesend. Es findet also möglicherweise ein hoher Austausch von Partnern und Paaren statt. Sogar einjährige Vögel wurden brütend nachgewiesen (GAMAUF 1984 und mdl. Mitt.). Beringungsdaten aus der UDSSR scheinen diese Beobachtungen zu bestätigen. Zur Brutzeit wiedergefundene Wespenbussarde waren 997 km \pm 375 vom Beringungsort entfernt (GALUSHIN 1974). Ohne umfangreiche Beringung und individuelle Markierung wird sich diese Frage nicht lösen lassen.

M. E. zeichnet sich aber folgende Brutstrategie ab: Wespenbussarde stellen sich im allgemeinen dort vermehrt ein, wo im Mai gerade günstige Wetterbedingungen herrschen und ein besiedelbares Habitat existiert.

Bei schlechten Wetterbedingungen hält *Pernis* an sonst optimalen Habitaten fest, setzt aber mit dem Brüten aus. Paare aus marginalen Habitaten verhalten sich dagegen besonders bei ungünstigen Wetterverhältnissen nomadisch und siedeln sich dort an, wo im Mai die günstigsten Wetterbedingungen herrschen und die inter- und intraspezifische Konkurrenzsituation dies zuläßt (KOSTRZEWA 1987, im Druck).

Zusammenfassung

In einem 1000 km²-Gebiet bei Köln und Bonn wurde eine siebenjährige populationsökologische Untersuchung an 80 Wespenbussardpaaren mit Hilfe von standardisierten Methoden durchgeführt.

Die Siedlungsdichte schwankte zwischen 10 und 20 P/100 km². Die Reproduktionsrate reichte von 0,1–1,10 ausgeflogenen Jungen/Paar (Abb. 1). Ursache für diese stark schwankenden Werte waren die Wetterbedingungen im Mai und Juni. Diese beiden Monate sind im Brutzyklus besonders wichtig, da im Mai die Revierbesetzung und im Juni die Brut vollzogen wird (Abb. 2).

Mittels Spearman'schen Rangkorrelationskoeffizienten wurden Siedlungsdichte- und Brutdaten gegen Wetterdaten getestet (Tab. 1). Für den Mai ergeben sich signifikante negative Korrelationen zwischen Niederschlagsmenge, Temperatur und Siedlungsdichte. Wespenbussarde füttern ihre Jungen hauptsächlich mit Wespenlarven. Im Mai beginnen Wespenköniginnen mit der Staatengründung. Mitte bis Ende Mai, wenn der Wespenbussard sein Revier besetzt hat und entscheiden muß, ob er eine Brut beginnt oder nicht, kann er nicht „wissen“, wie groß das Nahrungsangebot für die Jungen im Juli sein wird. Das führt zu der Vermutung, daß die Wetterbedingungen im Mai, die auch für die Entwicklung der Wespenstaaten entscheidend sind, als „Entscheidungshilfe“ für den Wespenbussard dienen, ob er eine Brut beginnt oder nicht.

Für den Juni ergibt sich eine signifikant negative Korrelation zwischen Niederschlagsmenge und Reproduktionserfolg (Tab. 1). Nach Feldbeobachtungen führen schlechte Wetterbedingungen im Mai und Juni einerseits zum Verlust von Eiern durch Unterkühlen und andererseits zum Verhungern von Jungen wegen kaum vorhandener Nahrung oder geringer Nahrungserreichbarkeit.

Die Reaktion von Wespen und Wespenbussard auf verschiedene Wetterbedingungen im Mai und Juni sind in einem vorläufigen Modell (Abb. 6) zusammengefaßt worden. Es erscheint, daß die Wetterbedingungen sowohl die Wespen als auch den Wespenbussard limitieren. Dies wird gestützt auf die gefundenen Beziehungen zwischen Niederschlag und Siedlungsdichte, die auch in anderen Regionen Mitteleuropas Gültigkeit haben können.

Summary

The effect of weather on density and reproduction success in Honey Buzzard (*Pernis apivorus*)

Near Cologne and Bonn (FRG), in an area of 1000 km², a seven-year-population study was conducted on Honey Buzzards with the aid of standardized methods.

The population density in this area ranged between 10 and 20 pairs/100 km² with reproduction rates of 0,1-1,10 fledged young per pair (Fig. 1). Reasons for these highly diverging rates could be found in weather conditions during May and June, being the most important periods in the Honey Buzzard's breeding cycle (occupancy of territories and incubation / Fig. 2).

Correlations between density and breeding data on the one hand and weather conditions on the other could be established with Spearman's rank correlation coefficient (Tab. 1). As far as May is concerned, significant negative correlations between rainfall, temperature and population density are revealed. This leads to the idea that the Honey Buzzard is able to decide whether to establish a territory and start breeding or not, just according to adequate weather conditions.

Honey Buzzards feed their young mostly on social wasps (Vespidae/ Fig. 4). In May, there are wasp-colonies only of very small number, constituting of a single queen and a few workers going to start a new nest. The problem is that Honey Buzzard could not "know" about the amount of wasps to be expected in summer (Fig. 5) if they start breeding, but they should be able to "measure" weather conditions in May.

The wasp-colonies are also dependent on weather conditions in early summer. Thus, we have parallels between prey supply and prey availability, breeding success of *Pernis* and weather conditions.

For June exists a significant negative correlation between weather data and reproduction: bad weather (especially rainfall) is linked with low breeding success. Bad weather conditions in May and June either lead to undercooling of eggs and starvation of young due to rare or hardly available prey supply.

The different conditions of weather, wasps and Honey Buzzard's density and breeding success are summarised in three diagrams (Fig. 6) which give a preliminary model of weather indicated population regulation in social wasps and Honey Buzzards. Fig. 3 indicates, that this regulation may be found in different areas in Middle Europe.

Literatur

- Archer, M. E. (1981): Successful and unsuccessful development of colonies of *Vespula vulgaris* (LINN.) (Hymenoptera: Vespidae). Ecol. Entomol. 6: 1-10. * Ders. (1985): Population dynamics of the social wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in England. J. Amin. Ecol. 54: 473-485. * Becker, P. H., & P. Finck (1985): Witterung und Ernährungssituation als entscheidende Faktoren des Bruterfolgs der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*). J. Orn. 126: 393-404. * Becker, P. H., P. Finck & A. Anlauf (1985): Rainfall preceding egg-laying - a factor of breeding success in Common Terns (*Sterna hirundo*). Oecologia 65: 431-436. * Beutel, P. & W. Schubö (1983): SPSS 9. Statistik-Programmsysteme für die Sozialwissenschaften. G. Fischer, Stuttgart. * Bijlsma, R. B. (1986): Voorkomen en broedbiologie van de Wespendienst (*Pernis apivorus*) op de ZW-Veluwe en in ZO-Achterhoek. Limosa 59: 61-66. * Brown, L. H. (1979): Greifvögel. Ihre Biologie und Ökologie. Parey, Hamburg. * Ders. (1980): The African Fish Eagle. Bailey, Folkstone. * Brown, L. H., & D. Amadon (1986): Eagles, Hawks and Falcons of the world. Hamlyn, Feltham. * Brown, L. H., & C. H. Brown (1984): Is food supply the main determinant of African bird breeding seasons? Proc. V. Pan. African Orn.-Congr. pp. 753-762. * Brown, L. H., E. K. Urban & K. Newman (1982): The birds of Africa. Vol. 1. Academic press, London, New York. * Cramp, S., & K. E. L. Simmons (1980): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palaearctic. Vol. 2: Hawks Bustards. Oxford. * Frank, F. (1954): Beiträge zur Biologie der Feldmaus (*Microtus arvalis* PALLAS). Teil I: Geheversuche. Zool. Jb. Systematik 82: 354-404. * Frisch, K. von (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer, Berlin. * Galushin, V. M. (1974): Synchronous fluctuations in populations of some raptors and their prey. Ibis 116: 127-134. * Gamauf, A. (1984): Einjähriges Wespenbussardweibchen (*Pernis apivorus* L.) brütet erfolgreich. Egretta 27: 84-85. * Gargett, V. (1977): A 13-year population study of the Black Eagles in the Matopos, Rhodesia, 1964-1976. Ostrich 48: 17-27. * Garzon, J. & J. Araujo (1972): El clima y su posible influencia sobre las aves de presa (Falconiformes y Strigiformes) en Espana central (primavera 1971). Ardeola 16: 193-213. * Gentz, K.

- (1935): Zur Brutpflege des Wespenbussards. J. Orn. 83: 105–114. * Glutz von Blotzheim, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aargau. * Ders., S. Bauer & E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4: Falconiformes. Frankfurt/M. * Holstein, V. (1944): Hvespevaagen (*P. apivorus*). Kopenhagen. * Hummel, D. & G. Lange (1985): Werkstoffkundliche Untersuchungen an Vogelgeringen. Vogelwarte 33: 121–130. * Jamieson, I., N. R. Seymour & R. P. Bancroft (1982): Use of two habitats related to changes in prey availability in a population of Ospreys in northeastern Nova Scotia. Wilson Bull. 94: 557–564. * Janes, S. W. (1984): Influences of territory composition and interspecific competition on Red-tailed Hawk reproductive success. Ecology 65: 862–870. * Itämiä, J., & H. Mikkola (1972): The diet of Honey Buzzards (*Pernis apivorus*) in Finland. Ornis Fennica 49: 7–10. * Keicher, K. (1981): Zehnjährige Untersuchungen zur Siedlungsdichte und Bestandsfluktuation von Greifvögeln in Ostwürttemberg. Jb.-Ges. Naturkd. Württemberg 136: 203–219. * Kemper, H., & R. Döhring (1967): Die sozialen Faltenwespen Mitteleuropas. Parey, Berlin. * Kostrzewa, A. (1984): Pestizide in Eiern des Wespenbussards. J. Orn. 125: 482–483. * Ders. (1985 a): Zur Biologie des Wespenbussards (*Pernis apivorus*) in Teilen der Niederrheinischen Bucht mit besonderen Anmerkungen zur Methodik bei Greifvogeluntersuchungen. Ökol. Vögel 7: 113–134. * Ders. (1985 b): Die Zusammensetzung einer Brutzeitpopulation beim Mäusebussard (*Buteo buteo*). J. Orn. 126: 216–218. * Ders. (1986): Quantitative Untersuchungen zur Ökologie, Habitatnutzung und Habitattrennung von Mäusebussard (*Buteo buteo*), Habicht (*Accipiter gentilis*) und Wespenbussard (*Pernis apivorus*) unter Berücksichtigung von Naturschutzmanagement und Landschaftsplanung. Diss. Universität Köln. Ders. (1987): Quantitative Untersuchungen zur Habitattrennung von Mäusebussard (*Buteo buteo*), Habicht (*Accipiter gentilis*) und Wespenbussard (*Pernis apivorus*). J. Orn. 128: * Ders. (im Druck): Nistplatzangebot als limitierender Faktor bei Greifvögeln. Ökol. Vögel. * Kostrzewa, A., F. Borger, R. Borger, W. von Dewitz, R. Kostrzewa & G. Speer (1985): Fünfjährige Untersuchungen zur Populationsbiologie der Greifvögel in Teilen der Niederrheinischen Bucht. Bull. W. W. G. Birds of Prey 2: 82–96. * Kostrzewa, R. (1987): Untersuchungen zur Biologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in der Niederrheinischen Bucht. Staatsexamensarbeit, Universität Köln. * Krol, W. (1985): Breeding density of diurnal raptors in the neighbourhood of Susz (Ihawa Lakeland, Poland) in years 1977–1979. Acta Orn. 21: 95–114. * Lack, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Univ. Press, Oxford. * Ders. (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. London. * Lahkani, K. H. & I. Newton (1983): Estimating age-specific bird survival rates from ring recoveries – Can it be done? J. Anim. Ecol. 52: 83–91. * Lehmann, U., & C. W. Sommersberg (1980): Activity patterns of the Common Vole (*Microtus arvalis*) – Automatic recording of behaviour in an enclosure. Oecologia 47: 61–75. * Moss, D. (1979): Growth of nestling Sparrowhawks (*Accipiter nisus*). J. Zool. London 187: 297–314. * Newton, I. (1979): Population ecology of raptors. Poyser, Berkhamsted. * Ders. (1980): The role of food in limiting bird numbers. Ardea 68: 11–30. * Ders. (1985): Recent development in the study of raptor populations. Acta XVIII Congr. Int. Orn. Moskau (1982): pp. 694–704. * Newton, I., & M. Marquiss (1984): Seasonal trend in the breeding performance of Sparrowhawks. J. Anim. Ecol. 53: 809–829. * Dies. (1986): Population regulation in Sparrowhawks. J. Anim. Ecol. 55: 463–480. * Piechocki, R. (1970): Todesursache, Gewichte und Maße von *Buteo buteo buteo* (L.). Beitr. Vogelkde. 16: 313–327. * Rijnsdorp, A., S. Daan & C. Dijkstra (1981): Hunting in the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the adaptive significance of daily habits. Oecologia 50: 391–406. * Ristow, D., C. Wink & M. Wink (1983): Biologie des Eleonorenfalken (*Falco eleonora*): 11. Die Anpassung des Jagdverhaltens an die vom Wind abhängige Zugvogelhäufigkeit. Vogelwarte 32: 7–13. * Rode, H. (1955): Beobachtungen an einem Wespenbussardhorst aus der Umgebung von Jena. Beitr. Vogelk. 4: 107–121. * Sachs, L. (1978): Angewandte Statistik. Springer, Berlin. * Schröder, W., & J. Scherzinger (1982): Über die Rolle der Witterung in der Populationsdynamik des Auerhuhns. J. Orn. 123: 287–296. * Schubert, W. (1977): Brutausfälle beim Wespenbussard (*Pernis apivorus*) in Baden-Württemberg. Anz. orn. Ges. Bayern 16: 171–175. * Stinson, C. H. (1980): Weather dependent foraging success and sibling aggression in Red-tailed Hawks in central Washington. Condor 82: 76–80. * Traue, H., & K. Wuttky (1976): Zur postembryonalen Entwicklung des Wespenbussards (*Pernis apivorus*). Beitr. Vogelk. 22: 201–235. * Uttendörfer, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen. Melsungen. * Ders. (1952): Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Stuttgart. * Van den Geest, C. B. (1961): Broedgevallen van de Wespiedief (*Pernis apivorus*) in Twente (1958–1960). Limosa 34: 227–230. * Walter, H., & S. W. Breckle (1983): Ökologie der Erde. Bd. 1. Stuttgart. * Wendland, V. (1935): Der Wespenbussard (*Pernis apivorus* L.). J. Orn. 83: 88–104. * Widen, P. (1982): Radio monitoring the activity of Goshawks. Symp. zool. soc. Lond. 49: 153–160. * Wink, M. C. Wink & D. Ristow (1982): Biologie des Eleonorenfalken (*Falco eleonora*): 10. Der Einfluß der Horstlage auf den Bruterfolg. J. Orn. 123: 401–408. * Ziesemer, F. (1981): Habichte (*Accipiter gentilis*) verlieren Ringe. Corax 8: 211–212.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: [34_1987](#)

Autor(en)/Author(s): Kostrzewa Achim

Artikel/Article: [Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung des Wespenbussards \(*Perms apivorus*\) 33-46](#)