© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Die Vogelwarte 38, 1995: 10–23

Einfluß unterschiedlicher Habitatqualität auf Brutphänologie und Reproduktionserfolg bei Blaumeisen (*Parus caeruleus*)

Von Michael J. Stauss und Erich Glück

Abstract: Stauss, M. J., & E. Glück (1995): Effects of habitat quality on breeding phenology and reproductive success in Blue Tits (*Parus caeruleus*). Vogelwarte 38: 10–23.

In 1990 effects of habitat quality and food availability on reproductive traits were evaluated in two populations of Blue Tits (*Parus caeruleus*) breeding in nestboxes located in two different woodlands (deciduous and coniferous-mixed trees). Females in the deciduous habitat had higher body masses and longer wings. They started egg laying earlier and laid larger clutches compared to those breeding in the coniferous-mixed tree habitat. Reproductive success was also higher in the deciduous woodland. Nestling body masses did not differ between habitats during the first 8 days of the nestling period. In the following phase of maximal energy demand, parents in the coniferous-mixed habitat were unable to provide enough food for their young. This resulted in higher nestling mortality due to starvation. Fledging masses of the remaining nestlings did not differ between habitats. Thus parental fitness was lower in the coniferous-mixed tree habitat due to the lower number of fledgelings.

Key words: Blue Tit (*Parus caeruleus*), habitat quality, food availability, reproductive success, offspring quality.

Addresses: M. J. S., Abt. Verhaltensphysiologie, Beim Kupferhammer 8, D-72070 Tübingen, Germany; E. G., Institut für Zoologie, Tierökologie 220 C, D-70593 Stuttgart-Hohenheim, Germany.

1. Einleitung

Populationsstudien an Meisen in unterschiedlichen Habitaten zeigten hohe Variabilität brutbiologischer Parameter wie Legebeginn und Gelegegröße (Blondel 1985, Blondel et al. 1987, 1991, Isenmann 1987). Aufgrund besserer Nahrungsbedingungen können Meisen in optimalen Bruthabitaten früher mit der Eiablage beginnen (Källander 1974, Brömssen & Jansson 1980, Daan et al. 1986, Clamens & Isenmann 1989). Sie produzieren dann meist größere Gelege (Nilsson 1991, Nilsson & Svennson 1993) als Brutpaare in Habitaten mit ungünstigerer Nahrungsverfügbarkeit. Der Reproduktionserfolg wird entscheidend von der Habitatqualität beeinflußt und ist bei Blaumeisen (*Parus caeruleus*) in Laubwäldern wesentlich höher als in Laub-Nadel-Mischwäldern, reinen Nadelwäldern, immergrünen Eichenwäldern oder Gärten (Gibb 1950, Winkel 1975, Blondel et al. 1987, Cowie & Hinsley 1987, van Balen & Potting 1990). Die höchsten Populationsdichten erreichen Blaumeisen in eichenreichen Laubwäldern (Perrins 1979, Dhondt et al. 1984, van Balen & Potting 1990).

Für den Fortpflanzungserfolg ist neben der Anzahl flügger Jungvögel vor allem deren Qualität von entscheidender Bedeutung. Anpassung an geringes Ressourcenangebot sollte eher auf Kosten der Anzahl der Nachkommen als auf Kosten von deren Qualität erfolgen (Lloyd 1987, McGinley et al. 1987, Lalonde 1991). Als Kriterien für die Qualität von Individuen werden häufig die Flügel- und Tarsuslänge sowie die Körpermasse herangezogen (Nur 1984 a,b, Hegner & Wingfield 1987, Tinbergen 1987, Orell & Koivula 1988).

Vergleichende Studien in unterschiedlichen Habitaten können Aufschluß darüber geben, wie sich die Habitatqualität auf Brutphänologie und Reproduktionsstrategien auswirkt.

Ziel dieser Arbeit ist es, anhand morphologischer Merkmale von Blaumeisen, *Parus caeruleus* (Körpermasse, Flügellänge, Tarsuslänge) und deren Reproduktionserfolg (Anzahl und Qualität flügger Jungvögel) die Qualität zweier unterschiedlicher Waldlebensräume, einem Laubwald und einem Mischwald mit hohem Nadelholzanteil, für die Meisen zu charakterisieren.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

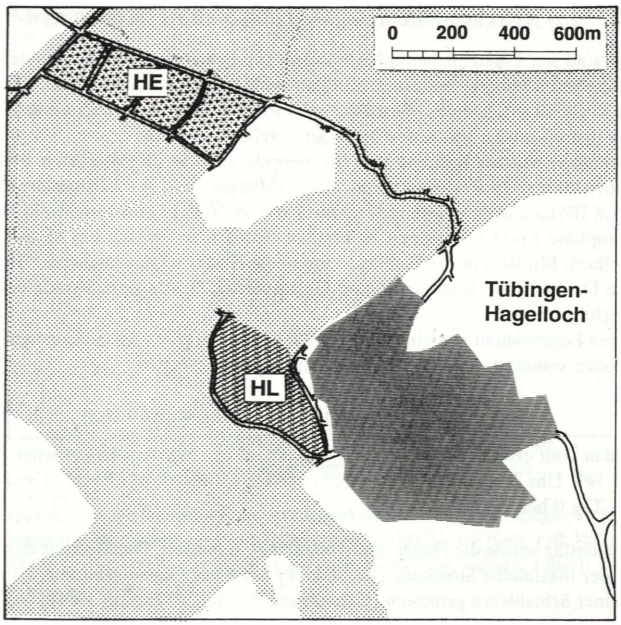

Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete Hagelloch (HL, Laubwald) und Hohenentringen (HE, Nadel-Laub-Mischwald) im Naturpark Schönbuch. Veränderter Auszug aus dem Amtlichen Stadtplan Tübingen.

Fig. 1: Location of the deciduous (HL) and coniferous-mixed tree habitat (HE) as parts of the „Naturpark Schönbuch" (ex town map of Tübingen).

2. Material und Methode

2.1. Untersuchungsgebiete

Die beiden Untersuchungsgebiete liegen am Südrand des Naturparks Schönbuch zwischen dem Tübinger Ortsteil Hagelloch und Schloß Hohenentringen (Abb. 1). Die Distanz zwischen den Untersuchungsflächen beträgt etwa 1 km.

Laub-Mischwald: Die ca. 9 ha große Untersuchungsfläche (450–480 m über NN) befindet sich an der Westseite des Ortsrandes von Hagelloch (HL, 48°33'N, 9°00'E), ein Buchen-Eichen-Mischwald in SW-exponierter Hanglage (Steigung ca. 15–20%). Der überwiegende Teil der Fläche besteht aus weitgehend unterholzfreien 70jährigen Beständen folgender Zusammensetzung: Rotbuche (60%), Eiche (20%), Hainbuche (10%), Bergahorn (5%), sonstige Laubbäume (5%, Esche, Linde, Kirsche, Robinie). Auf ca. 1,4 ha steht ein 150jähriger Bestand aus Rotbuche (80%) und Eiche (20%). Im südwestlichen Bereich sind Kiefern und vereinzelt Lärchen eingestreut. Am westlichen Rand des Untersuchungsgebietes befindet sich eine kleinere Fläche mit Jungaufwuchs (Roteichen, Rotbuchen und Kiefern).

Nadel-Laub-Mischwald: Das Untersuchungsgebiet Hohenentringen (HE, 48°33'N, 8°59'E, 500 m über NN) ist 12 ha groß und liegt in einem Mischwald mit hohem Nadelholzanteil. Der größte Teil des Waldes besteht aus etwa 100jährigem (73–123) Bestand aus Kiefer (60%), Fichte (20%) und Rotbuche (20%), der in einer zweiten Baumschicht etwa 15jährigen (5–30) Bestand aus Rotbuche (70%) und Fichte (30%) aufweist. Auf ca. 3,2 ha steht 120jähriger (114–125) Bestand mit ähnlicher Zusammensetzung. An Randbereichen sind vereinzelt Eichen, Eschen, Linden und Erlen eingestreut.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

2.2. Nistkastendichte, -besetzung und Brutkontrollen

In beiden Gebieten sind seit 1982 Holzbeton-Nisthöhlen (Typ Schwegler) mit verschieden großen Einflugöffnungen in einer Höhe von 3 Metern angebracht. Im Laubwald befinden sich 94 (= 10,4 Kästen/ha), im Nadel-Laub-Mischwald 130 (= 10,8 Kästen/ha) Nisthöhlen. Die Öffnungen sind nach Südosten ausgerichtet. Die Abstände zwischen den einzelnen Nistkästen betragen jeweils etwa 30 m.

Die Untersuchungen wurden während der Brutperiode 1990 an in Nistkästen brütenden Blaumeisen durchgeführt (Laubwald: n = 16 Brutpaare; Nadel-Laub-Mischwald: n = 12 Brutpaare). Die Abundanz war im Laubwald mit 1,8 BP/ha annähernd doppelt so hoch wie im Nadel-Laub-Mischwald (1,0 BP/ha). Um den Beginn der Nestbauphase exakt registrieren zu können, wurden die Nistkästen ab Anfang März zunächst wöchentlich kontrolliert. Mit Beginn der Eiablage wurden die Nester im Abstand von 2 Tagen kontrolliert und dabei nachfolgende Daten erfaßt: Eiablagebeginn, Gelegestärke, Brutbeginn, Brutdauer, Schlüpfrate, Nestlingszeit und Bruterfolg.

Da Meisen einen Legeabstand von einem Tag haben (Perrins 1979), kann der genaue Legebeginn durch mehrmalige Kontrollen während der Eiablage bestimmt werden.

2.3. Erfassung morphologischer Kenndaten

Die Nestlinge wurden vom ersten bzw. zweiten Lebenstag an bis zum Ausfliegen jeden zweiten Tag jeweils zwischen 12^{00} und 14^{00} Uhr MESZ gewogen (Salter-A&D, Modell EW–300 B, Genauigkeit 0,1 g). Der Schlüpftag wird als Tag 0 bezeichnet.

Ab dem 16. Lebenstag wurde die Flügel- und Tarsuslänge gemessen. Die Messung der Flügellänge erfolgte nach der Methode der maximalen Streckung (Kelm 1970) mit einer Genauigkeit von 0,5 mm. Die Länge des Tarsus wurde mit einer Schieblehre gemessen (Genauigkeit 0,1 mm, Svensson 1984).

Die ♀ wurden 10 bis 14 Tage nach Bebrütungsbeginn zwischen 12^{00} und 14^{00} Uhr MESZ auf dem Nest gefangen und ihre Körpermasse, Tarsus- und Flügellänge bestimmt. Da die Körpermasse der Altvögel bei nesthockenden Singvögeln während der Bebrütung annähernd konstant bleibt (Moreno 1989), muß die Registrierung der Masse nicht zu einem genau festgelegten Zeitpunkt erfolgen.

2.4. Statistik, Dank

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem SAS-Programm (SAS INSTITUTE 1987). Die Daten wurden auf Normalverteilung geprüft und entsprechend parametrische bzw. nicht parametrische Tests verwendet. Bei ungleicher Verteilungsform der zu vergleichenden Stichproben wurden Median-Test bzw. Median-Quartile-Test berechnet (Sachs 1984). Allen Tests liegt eine zweiseitige Fragestellung zugrunde. Es werden die üblichen Abkürzungen verwendet: $\bar{x}$ = arithmetischer Mittelwert, $\tilde{x}$ = Median, SD = Standardabweichung, FG = Zahl der Freiheitsgrade, r_s = Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman, Irrtumswahrscheinlichkeit: $p < 0{,}05$ (*), $p < 0{,}01$ (**), $p < 0{,}001$ (***), n.s. = nicht signifikant.

Dank: Wir möchten uns bei Herrn Prof. Dr. K. Schmidt-Koenig sowie den Mitarbeitern der Abteilung Verhaltensphysiologie für vielfältige Unterstützung bedanken. Friederike Scharfe fertigte den Lageplan der Untersuchungsgebiete an.

3. Ergebnisse

3.1. Morphologische Kenndaten der Blaumeisen-♀

Die ♀ im Laubwald waren durchschnittlich 0,5 g schwerer als die ♀ im Nadel-Mischwald (12,7 ± 0,4 g gegenüber 12,2 ± 0,5 g, t-Test, t = 3,27, FG = 26, $p < 0{,}01$, Tab. 1) und hatten signifikant längere Flügel (t = 3,21, FG = 26, $p < 0{,}01$, Tab. 1). Die Flügellänge war in beiden Habitaten signifikant positiv mit der Körpermasse korreliert (Abb. 2). Die Steigungen der Regressionsgeraden unterscheiden sich für beide Habitate nicht (Kovarianzanalyse, F = 0,18, FG = 1, n.s.). Die Tarsuslängen der beiden Populationen waren statistisch nicht signifikant verschieden (Tab. 1).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

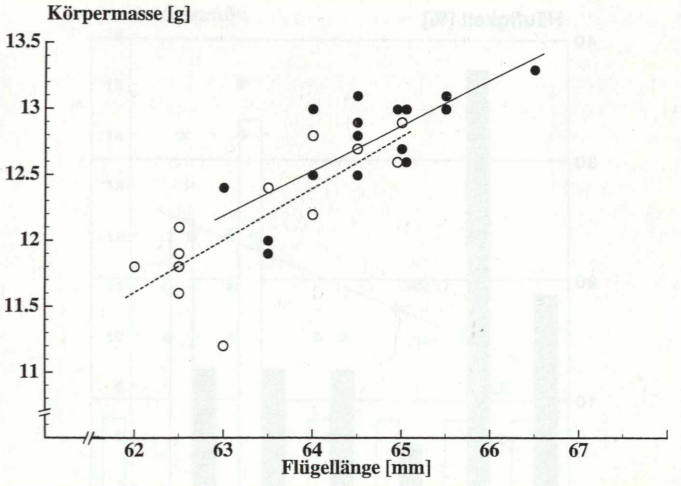

Abb. 2: Körpermasse der Blaumeisen-♀ in Abhängigkeit von der Flügellänge. Regressionsgeraden für beide Habitate: ● : Laubwald (durchgezogene Linie): $y = -9{,}48 + 0{,}34x$, $n = 16$, $F = 19{,}17$, $R^2 = 57{,}79\%$, $p < 0{,}001$. ○ : Nadel-Laub-Mischwald (gestrichelte Linie): $y = -12{,}94 + 0{,}40x$, $n = 12$, $F = 17{,}39$, $R^2 = 63{,}48\%$, $p < 0{,}01$.

Fig. 2: Body mass (g) of female blue tits in relation to wing length (mm). Regression lines of the deciduous habitat (solid line) and the coniferous-mixed habitat (dashed line).

Tab. 1: Morphologische Kenndaten der Blaumeisen-♀, in Klammern ist die jeweilige Variationsbreite (Min.–Max.) angegeben.

Tab. 1: Body mass (g), wing length (mm) and tarsus length (mm) of female blue tits in both habitats. Means ± SD, (min–max).

	Laubwald n = 16	Nadel-Laub-Mischwald n = 12	p	t-Test
Körpermasse [g]	12,7 ± 0,4 (11,9 – 13,3)	12,2 ± 0,5 (11,2 – 12,9)	**	t = 3,27 FG = 26
Flügellänge [mm]	64,6 ± 0,9 (63,0 – 66,5)	63,4 ± 1,1 (62,0 – 65,0)	**	t = 3,21 FG = 26
Tarsuslänge [mm]	17,8 ± 0,5 (17,0 – 18,5)	17,5 ± 0,6 (16,5 – 18,5)	n.s.	t = 1,58 FG = 26

3.2. Brutphänologie

Der Median des Legebeginns im Laubwald fiel in die zweite Aprilpentade ($\tilde{x}$ = 10. April). Die ♀ im Nadel-Mischwald begannen durchschnittlich 14 Tage später mit der Eiablage ($\tilde{x}$ = 24. April, Abb. 3). Der Unterschied ist signifikant (Median-Test, $\chi^2 = 6{,}9$; FG = 1; $p < 0{,}01$).

Die ♀ im Laubwald hatten signifikant größere Gelege als die im Nadel-Laub-Mischwald brütenden (Median-Quartile-Test, $\chi^2 = 11{,}7$; FG = 3; $p < 0{,}01$, Tab. 2). Die Gelegegröße variierte zwischen 8 und 15 Eiern (Laubwald) bzw. 8 und 11 Eiern (Nadel-Mischwald). Mit fortschrei-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

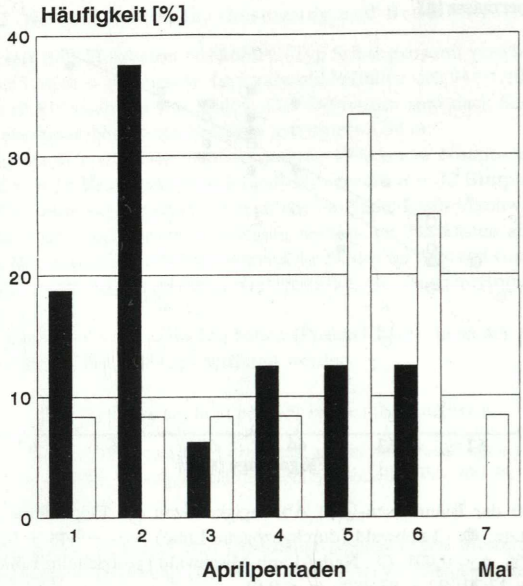

Abb. 3: Verteilung der Legebeginne im Laubwald (n = 16) und Nadel-Laub-Mischwald (n = 12) in Pentaden zusammengefaßt. (■) Laubwald: $\tilde{x}$ = 10. April, (□) Nadel-Laub-Mischwald: $\tilde{x}$ = 24. April.

Fig. 3: Frequency distribution of laying dates in relation to April pentades and median of laying dates.

Tab. 2: Brutphänologische Daten der Blaumeisen im Laubwald und im Nadel-Laub-Mischwald. Gesamtbrutdauer = Zeitspanne zwischen Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Nestlings; Nestlingsdauer = Zeitspanne vom Schlüpfen des ersten Nestlings bis zum Ausfliegen des letzten.

Tab. 2: Clutch size, incubation period (time span between laying of the last egg and hatching of the last nestling), hatching date, and nestling period (time span between hatching of the first nestling and fledging of the last one) of blue tits in the deciduous and coniferous-mixed tree habitat.

	Laubwald	n	Nadel-Laub-Mischwald	n	p	Test
Gelegegröße	11,2 ± 1,9 (8 – 15)	16	9,6 ± 1,2 (8 – 11)	12	**	Median-Quart. Test, FG = 3 Chi^2 = 11,7
Gesamtbrutdauer [Tage]	18,2 ± 3,8 (13 – 25)	16	15,8 ± 5,0 (12 – 26)	12	*	M-W-U-Test z = 1,96
Schlüpftermin [Median]	14. Mai	16	17. Mai	12	n.s.	Median-Test FG = 1 Chi^2 = 1,2
Nestlingsdauer [Tage]	17,7 ± 1,1 (16 – 19)	15	18,9 ± 1,2 (17 – 21)	10	*	M-W-U-Test z = 2,10

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

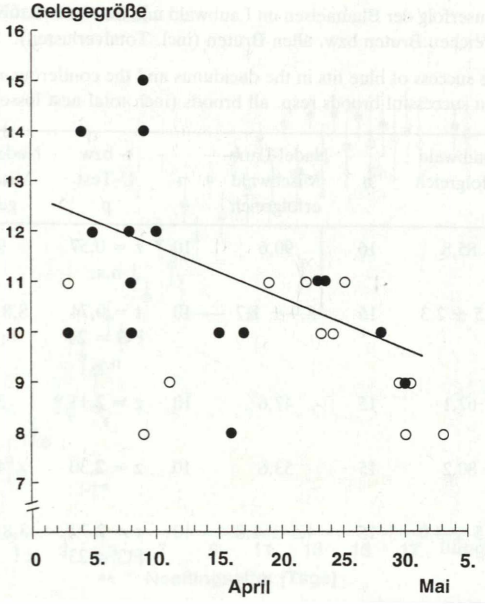

Abb. 4: Gelegegröße in Abhängigkeit vom Eiablagebeginn. (●) Laubwald (n = 16), (○) Nadel-Laub-Mischwald (n = 12). Lineare Regression bzw. Rangkorrelation nach Spearman: Laubwald: y = 12,7 −0,1x, F = 4,58, R^2 = 24,65%, p = 0,05, Nadel-Laub-Mischwald: r_s = −0,45, n.s.

Fig. 4: Clutch size as a function of laying date (1 = 1st April). Linear regression (deciduous habitat) resp. Spearman rank correlation (coniferous-mixed tree habitat).

tender Saison nahm die Gelegegröße im Laubwald um 0,1 Eier pro Tag ab, wohingegen im Nadel-Mischwald keine Abnahme beobachtet werden konnte (r_s = −0,45, n = 12, n.s., Abb. 4).

Die Zeitspanne von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Nestlings wird als Gesamtbrutdauer bezeichnet (Tab. 2) und beinhaltet demnach eventuelle Brutpausen. Im Nadel-Laub-Mischwald brüteten die Blaumeisen im Mittel 15,8 ± 5,0 Tage (12−26). Im Vergleich dazu hatten die Brutpaare im Laubwald eine signifikant längere Gesamtbrutdauer (18,2 ± 3,7 Tage; 13−25; Mann-Whitney-U-Test, z = 1,96; p < 0,05). Der Median des Schlüpftermins fiel im Laubwald auf den 14. Mai, im Nadel-Laub-Mischwald auf den 17. Mai (Tab. 2). Ein Vergleich der beiden Mediane ergab keinen signifikanten Unterschied (Median-Test, χ^2 = 1,2; FG = 1, n.s.).

Die Nestlingsdauer wird berechnet vom Schlüpfen des ersten Nestlings bis zum Verlassen des Nestes durch den letzten Jungvogel. Im Laubwald war die Nestlingsdauer mit 17,7 ± 1,1 Tagen (16−19) signifikant kürzer als im Nadel-Mischwald (Tab. 2). Die Jungen verließen dort im Mittel nach 18,9 ± 1,2 Tagen (17−21) das Nest (Mann-Whitney-U-Test, z = 2,10; p < 0,05).

3.3. Reproduktionserfolg

Die Schlüpfrate sowie die Anzahl geschlüpfter Jungvögel pro Brutpaar unterschieden sich in beiden Habitaten nicht voneinander (Tab. 3). Im Laubwald schlüpften im Mittel 9,5 ± 2,3 Junge pro Brut, im Nadel-Laub-Mischwald 8,8 ± 1,5 (t-Test, t = 0,90; FG = 26; n.s.).

Der Ausfliegeerfolg (Verhältnis ausgeflogener Jungvögel zu geschlüpften Jungvögeln), Bruterfolg (Verhältnis flügger Jungvögel zur Gelegegröße) sowie die Anzahl ausgeflogener Jungvögel

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tab. 3: Reproduktionserfolg der Blaumeisen im Laubwald und im Nadel-Laub-Mischwald. Vergleich zwischen erfolgreichen Bruten bzw. allen Bruten (incl. Totalverlusten).

Tab. 3: Reproductive success of blue tits in the deciduous and the coniferous-mixed tree habitat. Comparison between successful broods resp. all broods (incl. total nest losses).

	Laubwald erfolgreich	n	Nadel-Laub-Mischwald erfolgreich	n	t- bzw U-Test p	Nadel-Laub-Mischwald gesamt	n	t- bzw U-Test p
Schlüpfrate [%]	85,8	16	90,6	10	z = 0,57 n.s.	92,2	12	z = 1,08 n.s.
Anz. geschlüpfter Juv/Brutpaar	9,5 ± 2,3	16	8,9 ± 1,7	10	t = 0,74 FG = 24 n.s.	8,8 ± 1,5	12	t = 0,90 FG = 26 n.s.
Bruterfolg [%]	67,1	15	47,6	10	z = 2,11 *	39,6	12	z = 2,59 **
Ausfliegeerfolg [%]	80,2	15	53,6	10	z = 2,30 *	44,7	12	z = 2,70 **
Anz. flügger Juv/Brutpaar	7,5 ± 3,0	15	4,5 ± 1,8	10	t = 2,79 FG = 23 **	3,8 ± 2,4	12	t = 3,48 FG = 25 **

pro Brutpaar waren im Laubwald deutlich höher als im Nadel-Laub-Mischwald (Tab. 3). Im Laubwald flogen im Mittel 7,5 ± 3,0 Jungvögel pro Brutpaar aus, im Nadel-Mischwald dagegen nur 4,5 ± 1,8 (t-Test, t = 2,79; FG = 23, p = 0,01). Werden dort auch die zwei Bruten mit Totalverlusten berücksichtigt, verringert sich die Zahl flügger Jungvögel auf 3,8 ± 2,4. Totalverluste von Bruten gab es im Laubwald nicht (ein Brutpaar verließ nach dem Schlüpfen der Jungen störungsbedingt das Nest).

Der geringere Ausfliegeerfolg im Nadel-Laub-Mischwald ist demnach weder auf die niedrigeren Gelegegrößen noch auf unterschiedliche Schlüpfraten zurückzuführen, sondern allein durch die höhere Nestlingssterblichkeit bedingt. Von 106 geschlüpften Jungvögeln starben im Verlauf der Nestlingszeit 61, das entspricht einer Verlustrate von 57,5%. Im Laubwald war die Mortalitätsrate bedeutend geringer und betrug 26,8%.

Die Wachstumskurven der Jungvögel (Abb. 5) zeigen einen sigmoidalen Verlauf. Während der gesamten Nestlingsentwicklung sind die Nestlinge im Nadel-Laub-Mischwald leichter als im Laubwald. Schon einen Tag nach dem Schlüpfen (Tag 1) sind die Jungen im Laubwald etwas schwerer als die Nestlinge im Nadel-Mischwald (1,7 ± 0,4 g vs.1,5 ± 0,2 g; t-Test, t = 1,97; FG = 22,7; p = 0,06). Allerdings unterscheiden sich die Massen nur in der Zeitspanne zwischen dem 8. und 13. Lebenstag signifikant voneinander. Danach gleichen sich die Werte wieder an und die mittlere Masse zum Zeitpunkt des Ausfliegens beträgt 9,8 ± 0,9 g (7,5–11,1) (Laubwald) bzw. 9,6 ± 1,3 g (7,7–11,5) (Nadel-Laub-Mischwald) (t-Test, t = 0,34; FG = 23, n.s.). Im Laubhabitat erreichten die Körpermassen der Jungvögel am 12. bis 13. Tag ein Maximum, anschließend nahmen die Massen bis zum Ausfliegen wieder leicht ab. Im Nadelmischwald erreichten dagegen die Massenwerte kein Plateau, sondern nahmen bis zum Ausfliegen kontinuierlich zu.

Die flüggen Jungvögel waren im Mittel etwa 3 g leichter als die ♀ und erreichten damit nur etwa 77% der Körpermasse der Adulten.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

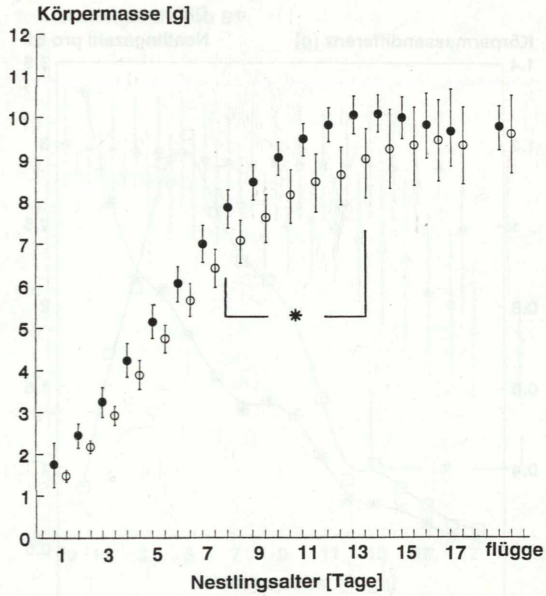

Abb. 5: Körpermassenentwicklung der Nestlinge in beiden Habitaten sowie die Körpermassen zum Zeitpunkt des Ausfliegens. (●) Laubwald, (○) Nadel-Laub-Mischwald. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen. * : signifikante Unterschiede zwischen den Habitaten vom 8. bis zum 13. Lebenstag (t-Test, $p < 0{,}05$). Schlüpftag = Tag 0.

Fig. 5: Nestling growth curves of body mass and fledgling body mass. Means ± SD, significant differences between day 8 and 13. Hatching date refers to day 0.

Die Jungvögel nahmen pro Tag in beiden Habitaten im Mittel um 0,5 g an Masse zu. Die Zuwachsraten der Körpermasse, gemittelt über die gesamte Nestlingszeit, unterschieden sich in beiden Habitaten nicht signifikant voneinander (t-Test, $t = 0{,}83$; $FG = 23$, n.s.).

Aus den durchschnittlichen Nestlingsmassen wurden für jeden Tag der gesamten Nestlingsentwicklung die Differenzen zwischen beiden Habitaten berechnet (Abb. 6). Schon ab dem ersten Lebenstag besteht eine Körpermassendifferenz, d. h. die Nestlinge im Laubwald sind durchschnittlich um 0,2 g schwerer als die Jungvögel im Nadel-Laub-Mischwald. Diese Differenz wird bis zum Alter von 6 Tagen nur geringfügig größer. Ab dem siebten Nestlingstag erhöht sich diese Differenz drastisch und erreicht am 12. Tag ein Maximum von 1,2 g. Die Massendifferenz hat sich demnach innerhalb von 6 Tagen gegenüber dem Anfangswert auf das 6fache erhöht. In der folgenden Phase vermindert sich dieser hohe Massenunterschied wieder und erreicht kurz vor dem Ausfliegen der Jungvögel einen niedrigen, dem Anfangswert vergleichbaren Wert von 0,4 g. Die drastische Massendifferenzzunahme fällt in die Phase mit dem höchsten Energiebedarf der Nestlinge (Royama 1966, Perrins 1979).

Die Differenz der Nestlingszahl pro Brutpaar zwischen beiden Habitaten verläuft in etwa parallel zur Massendifferenzkurve, d. h. mit Zunahme der Massendifferenz setzt, mit kleiner Zeitverzögerung, eine Jungvogelreduktion ein (Abb. 6). Diese hohe Jungvogeldifferenz ist auf die Abnahme der Nestlingszahl im Nadel-Laub-Mischwald zurückzuführen (Abb. 7). Die Zahl der Jungvögel pro Brutpaar bleibt im Laubhabitat relativ konstant, die Abnahme gegen Ende der Nestlingszeit läßt sich im wesentlichen auf ein Nest zurückführen, in dem 9 von insgesamt 10 Jungen zwischen dem 16. und 17. Lebenstag starben. Die Anzahl der Jungvögel pro Nest unterscheidet sich zwischen beiden Habitaten ab dem 13. Nestlingstag signifikant (Abb. 7).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

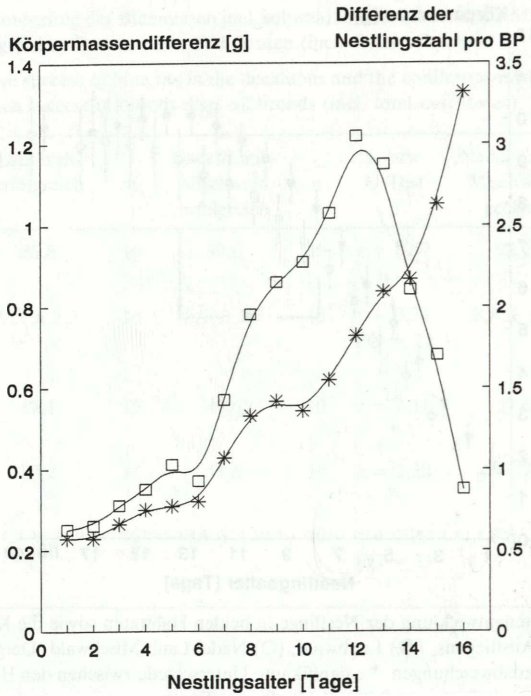

Abb. 6: Körpermassendifferenz der Nestlinge (□) sowie Differenz der Nestlingszahl pro Brutpaar (✻) im Verlauf der Nestlingszeit. Für die Berechnung der Differenzen wurden die Werte vom Nadel-Laub-Mischwald von den jeweiligen Werten des Laubwaldes subtrahiert (vgl. Abb. 5 und Abb. 7). Die Differenzen sind nur bis zum 16. Lebenstag dargestellt, da ab diesem Zeitpunkt im Laubwald die ersten Jungvögel ausflogen. Die eingezeichneten Trendkurven wurden mit Harvard Graphics (HG Version 2.3, 1990) erstellt.

Fig. 6: Difference of nestling body mass (□) and difference of nestling number (✻) during the nestling period. Differences were calculated by subtracting data of the coniferous-mixed tree habitat from the deciduous habitat (see fig. 5 and fig. 7). Trend curves were plotted using Harvard Graphics.

Mit abnehmender Jungvogelzahl im Nadelmischwald verringert sich wieder die Massendifferenz und die Nestlingsmassen gleichen sich in beiden Habitaten wieder an (Abb. 6).

4. Diskussion

Zur Beurteilung der Konstitution der Blaumeisen-Individuen wurden die Körpermasse, die Flügellänge sowie die Tarsuslänge herangezogen. Im Laubwald waren die adulten ♀ deutlich schwerer und hatten längere Flügel als die im Nadel-Laub-Mischwald brütenden. Die Körpermasse eines Individuums spiegelt den Ernährungszustand wider und kann, unter Berücksichtigung der Körpergröße, als Maß für die Kondition angesehen werden (Nur 1984a,b, Hegner & Wingfield 1987, Tinbergen 1987, Orell & Koivula 1988).

Da Laubwälder, im Vergleich zu Nadelwäldern, die nahrungsreicheren bzw. ertragreicheren Bruthabitate darstellen, sind größere und dominantere Individuen im Untersuchungsgebiet Hagelloch zu erwarten (Ulfstrand et al. 1981, Lemel 1989).

Der Legebeginn war in beiden Populationen unterschiedlich. Im Laubhabitat begannen die

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

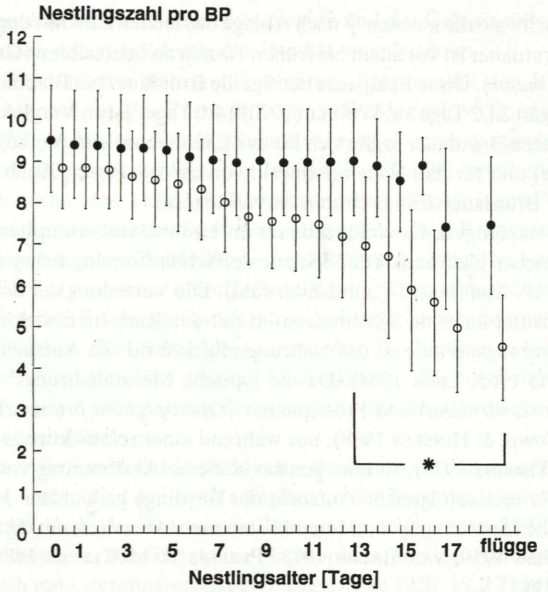

Abb. 7: Anzahl der Nestlinge pro Brutpaar im Verlauf der Nestlingszeit. (●) Laubwald, (○) Nadel-Laub-Mischwald. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen. * : signifikante Unterschiede zwischen den Habitaten ab dem 13. Lebenstag (t-Test, $p < 0{,}05$).

Fig. 7: Average number of nestlings per brood during the nestling period. Means ± SD, significant differences beginning at day 13.

Meisen im Mittel zwei Wochen früher mit der Eiablage ($\bar{x}$ = 10.April) als die im Nadel-Mischwald ($\bar{x}$ = 24.April).

Der Legebeginn bei Meisen ist mit dem Laubaustrieb der jeweils häufigsten Baumart synchronisiert (Schmidt 1984). Eine Korrelation zwischen Legebeginn, Temperatur, Laubaustrieb und der Raupenentwicklung fanden Zang (1980) und Blondel (1985).

Frühjahrstemperaturen sind für den Legebeginn bei Meisen von entscheidender Bedeutung (van Balen 1973, Slagsvold 1976, Schmidt 1984, Perrins & McCleery 1989). Andere Faktoren wie Alter der Individuen, genetische Komponenten sowie Nahrungsangebot können den Eiablagebeginn höchstens um 1 Woche verschieben (Jones 1972, Källander 1974, van Noordwijk 1980).

Die Unterschiede im Legebeginn der Meisen zwischen beiden Habitaten sind vermutlich weder durch klimatische Einflüsse noch durch unterschiedlichen Laubaustrieb zu erklären, da die Gebiete räumlich sehr nahe beieinander liegen.

Ein weiterer Faktor, der den Legebeginn beeinflussen kann, stellt die Nahrungsverfügbarkeit dar: Brutpaare, die vor dem Zeitpunkt des Legebeginns mit zusätzlichem Futter versorgt wurden, begannen 4 bis 8 Tage früher mit der Eiablage als Kontrollpaare ohne Zusatznahrung (Källander 1974, Brömssen & Jansson 1980, Daan et al. 1986, Clamens & Isenmann 1989, Nilsson & Svensson 1993). Im optimalen Habitat waren die ♀ schwerer und damit wahrscheinlich in besserer körperlicher Verfassung. Durch günstigere Nahrungsbedingungen und daraus resultierende bessere Proteinreserven (Jones & Ward 1976) könnten die ♀ dort früher mit der Eiproduktion beginnen.

Die Gesamtbrutdauer war im Laubhabitat im Mittel 2,4 Tage länger als im Nadel-Mischwald. Das ist durch längere Pausen zwischen der Ablage des letzten Eies und dem Beginn der Bebrütung des Geleges erklärbar. Im Laubwald verzögerten 12 von insgesamt 16 ♀ den Brutbeginn, während

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

im Nadel-Laub-Mischwald die meisten ♀ nach Ablage des letzten Eies mit der Bebrütung begannen. Eine verlängerte Brutdauer ist vor allem bei frühen Bruten zu beobachten (GIBB 1950, ZINK 1959 für Kohlmeisen, *Parus major*). Ohne Brutpause beträgt die Brutdauer bei Blaumeisen 13 Tage (DHONDT 1989); GIBB (1950) gibt 14,2 Tage an, WINKEL (1970) 14,6 Tage. Beim Vergleich dieser Werte mit der beobachteten mittleren Brutdauer ergibt sich für das Laubhabitat eine Verzögerung von ca. 4 Tagen (Maximum 10 Tage) und für den Nadelmischwald von ca. 1,8 Tagen. Auch Blaumeisen tendieren demnach dazu, die Brutdauer früher Bruten zu verlängern.

Bedingt durch die längere Gesamtbrutdauer im Laubhabitat schlüpften die Jungvögel beider Populationen im gleichen Zeitraum. Die Mediane der Schlüpftermine fielen auf den 14. Mai (Laubwald) bzw. auf den 17. Mai (Nadel-Laub-Mischwald). Die Verteilung der Schlüpftermine auf diese kurze Zeitspanne deutet auf eine Synchronisation mit der Raupenentwicklung hin.

In der Fortpflanzungsperiode ist das Nahrungsangebot für die Aufzucht der Jungen entscheidend (GIBB & BETTS 1963, LACK 1968). Da die typische Meisennahrung, vor allem Raupen von Eichenwickler (*Tortrix viridana*) und Frostspanner (*Operophthera brumata*) (GIBB & BETTS 1963, VAN BALEN 1973, COWIE & HINSLEY 1988), nur während einer relativ kurzen Zeitspanne präsent ist (VAN BALEN 1973, PERRINS 1979), ist eine genaue zeitliche Abstimmung von Nahrungsbedarf und Nahrungsangebot für eine erfolgreiche Aufzucht der Nestlinge bedeutsam. In verschiedenen Habitaten war die zeitliche Einnischung von Meisenbruten meist korreliert mit dem Höhepunkt der Raupenentwicklung (GIBB 1950, VAN BALEN 1973, PERRINS & MCCLEERY 1989, ZANDT et al. 1990, BLONDEL et al. 1991).

Im Verhältnis zu dem sehr niedrigen Bruterfolg im Nadel-Mischwald (s. u.) war die Gelegegröße in diesem Gebiet sehr hoch. Im Laubwald war die Diskrepanz zwischen Gelegegröße und Bruterfolg wesentlich geringer. Die Gelegegröße im Nadel-Laub-Mischwald scheint noch nicht habitatspezifisch angepaßt zu sein. Meisen sind demnach nicht in der Lage, auf jährliche Variationen im Nahrungsangebot mit angepaßter Gelegegröße zu reagieren (BOYCE & PERRINS 1987), d. h. die ♀ stellen sich hinsichtlich der Gelegegröße auf die durchschnittlichen Nahrungsbedingungen größerer Regionen ihres Verbreitungsgebietes ein (Übersicht in GODFRAY et al. 1991). Die Gelegestärke von Kohl- und Blaumeisen ist an die Bedingungen ihrer optimalen Habitate, vorwiegend also Eichenwälder, angepaßt, die sich zudem durch hohen Bruterfolg und geringe Nestlingssterblichkeit auszeichnen. In suboptimalen Habitaten kann die fehlende Anpassung der Gelegegröße durch Verringerung der Nestlingszahl pro Brut reguliert werden (GIBB 1950, LACK et al. 1967, VAN BALEN 1973, ORELL & OJANEN 1983).

Genetisch bedingte Adaptation der Gelegegröße an suboptimale Habitate konnte nur bei isolierten Meisenpopulationen nachgewiesen werden (BLONDEL et al. 1991). Diese Voraussetzung ist bei den hier untersuchten Populationen nicht gegeben. Außerdem verhindert die Variabilität von Umweltbedingungen Selektion auf eine bestimmte Gelegegröße (VAN NOORDWIJK et al. 1981, ORELL & OJANEN 1986, BOYCE & PERRINS 1987).

Zur Beurteilung der Qualität von Bruthabitaten wird häufig der Brut- bzw. Ausfliegeerfolg der Individuen herangezogen. Die Schlüpfrate sowie die Anzahl geschlüpfter Jungvögel pro Brutpaar unterschieden sich in beiden Gebieten nicht voneinander. Der geringe Ausfliegeerfolg im Nadel-Laub-Mischwald ist demnach auf die hohe Nestlingssterblichkeit zurückzuführen (vgl. Abb. 7).

Mit zunehmender Brutpaardichte innerhalb eines Habitats nimmt bei Meisen häufig die Gelegegröße sowie der Reproduktionserfolg ab (KLUYVER 1951, KLOMP 1970, DHONDT & EYCKERMAN 1980, KÄLLANDER 1983, KEMPENAERS & DHONDT 1992). Da im Laubwald die Abundanz annähernd doppelt so hoch war im Vergleich zum Nadel-Laub-Mischwald, können die Unterschiede in der Gelegegröße und im Reproduktionserfolg mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht auf unterschiedliche Siedlungsdichte zurückgeführt werden.

Der Anteil von einjährigen und mehrjährigen ♀ unterschied sich zwischen den beiden Habitaten

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

nicht. Demnach können die Unterschiede im Legebeginn und der Gelegegröße in beiden Arealen nicht auf unterschiedlichen Altersstrukturen der Populationen basieren.

Da Qualität und Quantität der Nahrung limitierende Faktoren für den Reproduktionserfolg darstellen (ANKNEY & MACINNES 1978, DRENT & DAAN 1980, MARTIN 1987), ist der extrem niedrige Brut- bzw. Ausfliegeerfolg im Nadel-Laub-Mischwald vermutlich durch das ungünstige Nahrungsangebot bedingt. Die Zahl flügger Jungvögel (4,5 Juv/Brut) entspricht annähernd den Werten, die BLONDEL (1985) und BLONDEL et al. (1991) für Korsika angeben. Den geringen Fortpflanzungserfolg führen sie ebenfalls auf unzureichendes Beuteangebot zurück. Zwei Bruten im Nadel-Mischwald waren Totalverluste, dagegen gab es Totalverluste durch Nahrungsmangel im Laubwald nicht. In der Entwicklung blieben hier fast immer nur einzelne Nestlinge zurück und starben schließlich. Die Ausfliegerate mit durchschnittlich 7,5 Jungen pro Brut ist im Vergleich zu anderen Untersuchungen in optimalen Habitaten (eichenreiche Laubwälder) eher niedrig: 9,9 Juv/Brut in Ungarn (SASVARI et al. 1987), 8,4 Juv/Brut in Belgien (DHONDT 1989), 10,2 Juv/Brut in den Niederlanden (VAN BALEN & POTTING 1990). Der geringere Ausfliegeerfolg könnte auf unterdurchschnittliches Raupenangebot im Untersuchungsjahr zurückzuführen sein.

Die Nestlingsdauer war im Nadel-Laub-Mischwald signifikant länger als im Laubwald. Die Nestlingszeit ist einerseits abhängig von der Verfügbarkeit der Nahrung (Entfernung, Dichte), zum anderen ist der Energiegehalt der Beute von Bedeutung (WEATHERS 1992). Im Nadelhabitat erreichten die Körpermassen der Nestlinge keine Plateauphase, sondern nahmen bis zum Ausfliegen noch zu. Beim Vergleich mit Literaturwerten (19,7 Tage, GIBB 1950; 19,9 Tage, WINKEL 1970; 18,7 Tage, O'CONNOR 1977; 20,0 Tage, DHONDT 1989) muß berücksichtigt werden, daß die Jungvögel dieser Untersuchung störungsbedingt (durch Wiegen und Vermessen) das Nest möglicherweise früher verließen.

Die Entwicklung der Körpermasse ist ein geeignetes Kriterium, um die Fähigkeit der Eltern abzuschätzen, ihre Jungen zu ernähren (VAN BALEN 1973). In der ersten Nestlingsphase (vom 1. bis 8. Tag) unterschieden sich Zuwachsraten, Körpermassen der Jungvögel sowie durchschnittliche Nestlingszahl pro Brut in beiden Habitaten nicht. Daraus läßt sich schließen, daß die Jungen beider Habitate von den Eltern optimal versorgt werden konnten. Der maximale Energiebedarf für das Wachstum wird etwa am 8. Nestlingstag erreicht und bleibt dann während der restlichen Nestlingszeit annähernd konstant (ROYAMA 1966, VAN BALEN 1973, PERRINS 1979). Ab dieser Phase stellt die Fähigkeit der Eltern, genügend Energie anzuliefern, den limitierenden Faktor für das Nestlingswachstum dar (LACK 1968, ROYAMA 1966, DRENT & DAAN 1980). Der hohe Energiebedarf der Nestlinge konnte von den Eltern im Nadelhabitat offenbar nicht gedeckt werden. Durch Nahrungskonkurrenz zwischen Nestgeschwistern verringerte sich dort die Jungvogelzahl pro Brut (BRYANT 1978, O'CONNOR 1978, BENGTSSON & RYDEN 1983, GOTTLANDER 1987). Hohe Jungvogelmortalität relativ spät während der Nestlingsphase (nach dem 10. Lebenstag), wie sie im Nadel-Mischwald zu beobachten war, ist für relativ schlechte Habitate charakteristisch (VAN BALEN 1973, ORELL & OJANEN 1983).

Bei einer Vielzahl von Vogelarten konnte eine positive Korrelation zwischen Ausfliegemasse und Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungvögel aufgezeigt werden (PERRINS 1980, VAN BALEN 1973, DRENT 1984, NUR 1984a, SMITH et al. 1989, TINBERGEN & BOERLIJST 1990; siehe jedoch MARTIN 1987, MAGRATH 1991). Für den elterlichen Fortpflanzungserfolg ist somit neben der Anzahl flügger Jungvögel vor allem deren Konstitution von entscheidender Bedeutung. Die Körpermassen der flüggen Jungvögel, als Kriterium für deren Qualität, unterschieden sich in beiden Habitaten nicht. Der Fitnessgewinn für die Altvögel im Laub-Nadel-Mischwald ist aber aufgrund des geringeren Ausfliegeerfolgs sicher geringer als im Laubwald.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

5. Zusammenfassung

Im Verlauf der Brutsaison 1990 wurde an Blaumeisen in zwei unterschiedlichen Waldhabitaten (Laubwald und Nadel-Laub-Mischwald) untersucht, wie sich Habitatqualität auf Brutphänologie und Reproduktion auswirkt.

Im Laubwald begannen Brutpaare früher mit der Eiablage, hatten größere Gelege sowie höheren Ausfliegeerfolg.

Während der ersten Hälfte der Nestlingszeit unterschieden sich die Körpermassen der Jungvögel in beiden Habitaten nicht. In der anschließenden Phase maximalen Energiebedarfs für das Wachstum konnten im Nadel-Laub-Mischwald nicht mehr alle Nestlinge einer Brut adäquat ernährt werden. Als Folge davon blieben viele Jungvögel in ihrer Entwicklung zurück und verhungerten schließlich. Die verbleibenden Nestgeschwister erreichten dieselben Ausfliegemassen und damit Konstitution wie die Jungvögel im Laubwald. Der Fitnessgewinn ist demnach für die Altvögel im Nadel-Laub-Mischwald aufgrund der reduzierten Zahl flügger Jungvögel geringer als im Laubwald.

6. Literatur

Ankney, C. D., & C. D. MacInnes (1978): Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. Auk 95: 459–471. ✻ Balen, J. H. Van (1973): Comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. Ardea 61: 1–93. ✻ Balen, J. H. Van, & R. Potting (1990): Comparative reproductive biology of the Blue Tit *Parus caeruleus* in four habitats in the Netherlands. In: Blondel, J., A. Gosler, J. D. Lebreton & R. McCleery (Hrsg.): Population biology of passerine birds. An integrated approach, 19–38. NATO ASI Series G, Vol. 24. Springer, Berlin, Heidelberg. ✻ Bengtsson, H., & O. Rydén (1983): Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the Great Tit *Parus major*. Behav. Ecol. Sociobiol. 12: 243–251. ✻ Blondel, J. (1985): Breeding strategies of the Blue Tit and the Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. J. Anim. Ecol. 54: 531–556. ✻ Blondel, J., A. Clamens, P. Cramm, H. Gaubert & P. Isenmann (1987): Population studies on tits in the Mediterranean region. Ardea 75: 21–34. ✻ Blondel, J., A. Dervieux, M. Maistre & P. Perret (1991): Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. Oecologia 88: 9–14. ✻ Boyce, M. S., & C. M. Perrins (1987): Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. Ecology 68: 142–153. ✻ Brömssen, A. von, & C. Jansson (1980): Effects of food addition to Willow Tit (*Parus montanus*) and Crested Tit (*Parus cristatus*) at the time of breeding. Ornis Scand. 11: 173–178. ✻ Bryant, D. M. (1978): Establishment of weight hierarchies in the broods of House Martins *Delichon urbica*. Ibis 120: 16–26. ✻ Clamens, A., & P. Isenmann (1989): Effect of supplemental food on the breeding of Blue and Great Tits in Mediterranean habitats. Ornis Scand. 20: 36–42. ✻ Cowie, R. A., & S. A. Hinsley (1987): Breeding success of Blue and Great Tits si suburban gardens. Ardea 75: 81–90. ✻ Dies. (1988): Feeding ecology of Great Tits (*Parus major*) and Blue Tits (*Parus caeruleus*) Breeding in suburban gardens. J. Anim. Ecol. 57: 611–626. ✻ Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent & T. Meijer (1986): Food supply and the annual timing of avian reproduction. Proc. XIX. Int. Orn. Congr.: 392–407. Ottawa, Canada. ✻ Davies, N. B. (1986): Reproductive success of dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. I. Factors influencing provisioning rate, nestling weight and fledging success. J. Anim. Ecol. 55: 123–138. ✻ Dhondt, A. A. (1989): Blue Tit. In: Newton, I. (Hrsg.): Lifetime reproduction in birds, 15–33. Academic Press, New York, London. ✻ Dhondt, A. A., & R. Eyckerman (1980): Competition and the regulation of numbers in great and blue tit. Ardea 68: 121–132. ✻ Dhondt, A. A., R. Eyckerman, R. Moermans & J. Hublé (1984): Habitat and laying date of Great and Blue Tit *Parus major* and *P. caeruleus*. Ibis 126: 388–397. ✻ Drent, P. J. (1984): Mortality and dispersal in summer and its consequences for the density of Great Tits *Parus major* at the onset on autumn. Ardea 72: 126–162. ✻ Drent, R. H., & S. Daan (1980): The prudent parent. Energetic adjustment in avian breeding. Ardea 68: 225–252. ✻ Gibb, J. A. (1950): The breeding biology of Great and Blue Titmice. Ibis 92: 507–539. ✻ Gibb, J. A., & M. M. Betts (1963): Food and food supply od nestling Tits (*Paridae*) in Breckland Pine. J. Anim. Ecol. 32: 489–533. ✻ Godfray, H. C. J., L. Partridge & P. H. Harvey (1991): Clutch size. Annu. Rev. Ecol. Syst. 22: 409–429. ✻ Gottlander, K. (1987): Parental feeding behaviour and sibling competition in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Ornis Scand. 18: 269–276. ✻ Hegner, R. E., & J. C. Wingfield (1987): Effects of brood-size manipulation on parental investment, breeding success, and reproductive endocrinology of House Sparrows. Auk 104: 470–480. ✻ Isenmann, P. (1987): Geographical variation in clutch-size: the example of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in the Mediterranean area. Die Vogelwarte 34: 93–99. ✻ Jones, P. J. (1972): Food as a proximate factor regulating the breeding season of the Great Tit (*Parus major*). Proc. XV. Int. Orn. Congr. 1970: 657–658. ✻ Jones, P. J., & P. Ward (1976): The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing and clutch size in the red-billed *Quelea quelea*. Ibis 118: 547–574. ✻ Källander, H.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

(1974): Advancement of laying of Great Tits by the provision of food. Ibis 116: 365–367. ✻ Ders. (1983): Aspects of the breeding biology, migratory movements, winter survival, and population fluctuations in the Great Tit and the Blue Tit. Diss. Lund, Schweden. ✻ Kelm, H. (1970): Beitrag zur Methodik des Flügelmessens. J. Orn. 111: 482–494. ✻ Kempenaers, B., & A. A. Dhondt (1992): Experimental test of an hypothesis explaining density dependent clutch-size in tits *Parus spp.* Ibis 134: 192–194. ✻ Klomp, H. (1970): The determination of clutch size in birds. A review. Ardea 58: 1–124. ✻ Kluyver, H. N. (1951): The population ecology of the great tit, *Parus major.* Ardea 39: 1–135. ✻ Lack, D. (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London. ✻ Lalonde, R. G. (1991): Optimal offspring provisioning when resources are not predictable. Am. Nat. 138: 680–686. ✻ Lemel, J. (1989): Habitat distribution in the Great Tit *Parus major* in relation to reproductive success, dominance, and biometry. Ornis Scand. 20: 226–233. ✻ Lloyd, D. G. (1987): Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. Am. Nat. 129: 800–817. ✻ Magrath, R. D. (1991): Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird *Turdus merula.* J. Anim. Ecol. 60: 335–351. ✻ Martin, T. E. (1987): Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 453–487. ✻ McGinley, M. A., D. H. Temme & M. A. Geber (1987): Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. Am. Nat. 130: 370–398. ✻ Moreno, J. (1989): Strategies of mass change in breeding birds. Biol. J. Linnean Soc. 37: 297–310. ✻ Nilsson, J.-A. (1991): Clutch size determination in the Marsh Tit (*Parus palustris*). Ecology 72: 1757–1762. ✻ Nilsson, J.-A., & E. Svensson (1993): Energy constraints and ultimate decisions during egg-laying in the Blue Tit. Ecology 74: 244–251. ✻ Noordwijk, A. J. Van (1980): On the genetical ecology of the Great Tit (*Parus major,* L.). Thesis, Utrecht. ✻ Noordwijk, A. J. Van, J. H. Van Balen, & W. Scharloo (1981): Genetic and environmental variation in clutch size of the Great Tit (*Parus major*). Neth. J. Zool. 31: 342–372. ✻ Nur, N. (1984a): The consequences of brood size for breeding Blue Tits. II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. J. Anim. Ecol. 53: 497–517. ✻ Ders. (1984b): Feeding frequencies of nestling Blue Tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. Oecologia 65: 125–137. ✻ O'Connor, R. J. (1977): Differential growth and body composition in altricial passerines. Ibis 119: 147–166. ✻ Ders. (1978): Brood reduction in birds: selection for infanticide, fratricide and suicide ? Anim. Behav. 26: 79–96. ✻ Orell, M., & K. Koivula (1988): Cost of reproduction: parental survival and production of recruits in the Willow Tit *Parus montanus.* Oecologia 77: 423–432. ✻ Orell, M., & M. Ojanen (1983): Breeding success and population dynamics in a northern Great Tit *Parus major* population. Ann. Zool. Fennici 20: 77–98. ✻ Dies. (1986): Relation of fitness of female Great Tits to clutch size and number of broods. Ornis Fennica 63: 120–127. ✻ Perrins, C. M. (1979): British Tits. Collins, London. ✻ Ders. (1980): Survival of young Great Tits, *Parus major.* Proc. XVII. Int. Orn. Congr. 1978: 159–174. ✻ Perrins, C. M., & R. H. McCleery (1989): Laying dates and clutch size in the Great Tit. Wilson Bull. 101: 236–253. ✻ Royama, T. (1966): Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major.* Ibis 108: 313–347. ✻ Sachs, L. (1984): Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. ✻ SAS Institute (1987): SAS User's Guide: Statistics, 1987 ed. SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina. ✻ Sasvári, L., J. Török & L. Tóth (1987): Density dependent effects between three competitive bird species. Oecologia 72: 127–130. ✻ Schmidt, K.-H. (1984): Frühjahrstemperaturen und Legebeginn bei Meisen (*Parus*). J. Orn. 125: 321–331. ✻ Slagsvold, T. (1976): Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. Ornis. Scand. 7: 127–145. ✻ Smith, H. G., H. Källander & J.-A. Nilsson (1989): The trade-off between offspring number and quality in the Great Tit *Parus major.* J. Anim. Ecol. 58: 383–401. ✻ Svensson, L. (1984): Identification Guide to European Passerines. Märstatryck AB, Rosersberg. ✻ Tinbergen, J. M. (1987): Costs of reproduction in the Great Tit: interseasonal costs associated with brood size. Ardea 75: 111–122. ✻ Tinbergen, J. M., & M. C. Boerlijst (1990): Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). J. Anim. Ecol. 59: 1113–1127. ✻ Ulfstrand, S., R. Alatalo, A. Carlsson, & A. Lundberg (1981): Habitat distribution and body size of the Great Tit (*Parus major*). Ibis 123: 494–499. ✻ Weathers, W. W. (1992): Scaling nestling energy requirements. Ibis 134: 142–153. ✻ 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 Meisenarten (*Parus spec.*) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärche *Larix leptolepis.* Vogelwelt 96: 41–63, 104–114. ✻ Zandt, H. S., A. M. Strijkstra, J. Blondel & J. H. Van Balen (1990): Two Mediterranean Blue Tit populations: are differences in the timing of breeding associated with caterpillar availability? In: Blondel, J., A. Gosler, J. D. Lebreton & R. McCleery (Hrsg.): Population biology of passerine birds. An integrated approach, 145–155. NATO ASI Series G, Vol. 24. Springer, Berlin, Heidelberg. ✻ Zang, H. (1980): Einfluß der Höhenlage auf Siedlungsdichte und Brutbiologie höhlenbrütender Singvögel im Harz. J. Orn. 121: 371–386. ✻ Zink, G. (1959): Zeitliche Faktoren im Brutablauf der Kohlmeise (*Parus major*). Die Vogelwarte 20: 128–134.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1995/96

Band/Volume: 38_1995

Autor(en)/Author(s): Strauss Michael J., Glück Erich

Artikel/Article: Einfluß unterschiedlicher Habitatqualität auf Brutphänologie und Reproduktionserfolg bei Blaumeisen (Parus caeruleus) 10-23