ACTA ZOOLOGICA FENNICA 67
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

DER TRAUERFLIEGENSCHNÄPPER

II. POPULATIONSPROBLEME

VON

LARS VON HAARTMAN

MIT 22 TABELLEN, 2 DIAGRAMMEN UND 1 KARTE

HELSINGFORSIAE 1951

HELSINGFORS 1951
DRUCK VON A.-G. TILGMANN

Inhalt.

Vorwort.

Vorliegende Arbeit behandelt Sterblichkeit und Nachwuchs in einer Population von Trauerfliegenschnäppern, *Muscicapa hypoleuca hypoleuca* (Pall.), auf Lemsjöholm im Südwesten Finnlands. Sie ist die Fortsetzung einer Monographie, die mit einer Arbeit über Ortstreue und Rassenbildung des Trauerfliegenschnäppers (im Folgenden nur Teil I genannt) begonnen wurde.

Die Beobachtungstechnik wurde in Teil I beschrieben. Während der zwei Jahre, die seither vergangen sind (1949, 1950) setzte ich die Untersuchung fort. Die Zahl der während der zehn Untersuchungsjahre zur Feldarbeit gebrauchten Stunden steigt jetzt über 4000.

Das Alter der Trauerfliegenschnäpper wird im Folgenden vielfach besprochen. Es gelten folgende Bezeichnungen:

Das Jahr, wenn geboren: Im Juni (Regel!): Nestjunges = pull., Ende Juni oder Anfang Juli bis zum Wegzug (August—September): flügges Junges = juv. — Im folgenden Jahr: Ankunft Anfang Mai bis zum Wegzug: Der Vogel wird als Altvogel = ad., und zwar als 1-jähriger bezeichnet (zu bemerken ist, dass einige noch nicht nisten). — Im folgenden Jahr (Anfang Mai bis zum Wegzug): 2-jähriger Altvogel u.s.w.

Altvögel von unbekanntem Alter werden im Beringungsjahr als x-jährig, im folgenden Jahr als (x+1)-jährig u.s.w. bezeichnet.

Ich bin der Vogelwarte Helgoland in Wilhelmshaven (Prof. Dr Drost) grossen Dank schuldig für die Erlaubnis unveröffentlichtes Material zu bearbeiten. Ich besuchte die Station im Frühjahr 1950. Meine Reise wurde durch Unterstützung aus den Mitteln des Kanzlers der Universität Helsingfors, sowie der Gesellschaft Nordenskiöld-samfundet ermöglicht.

Für Durchlesen des Manuskriptes bin ich Herrn W. Trettau, Mönchbruch, grossen Dank schuldig.

Kap. I. Bestandsstärke und -schwankungen.

1. Primärmaterial.

Tab. 1 und 2 stellen den Bestand des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm während der Untersuchungsjahre dar.

Um Missverständnisse zu vermeiden muss hervorgehoben werden, dass die Zahl der nistenden Männchen und Weibchen nicht übereinzustimmen braucht. Ein Männchen kann mit mehreren Weibchen gepaart sein (Polygynie oder Neuehe nach Nestplünderung), ein Weibchen wieder mit mehreren Männchen (Neuehe nach Nestplünderung). Wenn bei quantitativen Vogelbestandsaufnahmen das Ergebnis in Anzahl Paaren gegeben wird, geschieht es aus dem Grunde, dass die verwendeten Methoden i.a. nicht genügend genau sind, um das Vorkommen ungepaarter Individuen, geschweige denn verwickelter Eheverhältnisse, klarzulegen.

Tabelle 1. Die Trauerfliegenschnäpperpopulation auf Lemsjöholm 1941—1949. Männchen. In Klammern: Zahl der Nistenden.

Untersuchungsjahr	Früher, als ad. Beringte *	Im vorhergehenden Jahre als pull. Beringte	Im Untersuchungsjahr Beringte	Unberingt Gebliebene
1941	—	—	9 (9)	8 (3? od. 2??)
1942	5 (4)	—	11 (8)	10 (3)
1943	6 (5)	1 (1)	40 (25)	5 (2? od. 1??)
1944	17 (15)	—	21 (13)	5 (2)
1945	16 (15)	—	41 (24)	19 (2)
1946	22 (17)	4 (2)**	36 (23)	4 (1)
1947	19 (18)†	1 (0)●	31 (21)	10 (3)
1948	22 (18)	—**	17 (14)	14 (5)
1949	15 (13)	1 (1)	9 (7)	31 (25)
Insgesamt	122 (105)†	7 (4)◇	215 (144)	106 (46)

In Tab. 1 und 2 wird die Zahl der früher beringten, der im betreffenden Untersuchungsjahre beringten und der überhaupt nicht beringten Individuen angegeben. In Bezug auf die Weibchen dürfte sich die Zahl der Unberingten wirklich auf verschiedene Individuen beziehen. Nur wenn das Nest eines unberingten Weibchens geplündert wird gibt es Fehlermöglichkeiten: das Weibchen erneuert dann vielleicht die Brut anderswo im Gebiet und wird dann als ein zweites Individuum eingezählt. Im Jahre 1949 kann dies öfters passiert sein, und die in diesem Jahre ungewöhnlich grosse Zahl unberingter Weibchen ist daher mit einem Fragezeichen versehen.

---

* Eingerechnet mehrjährige, als pull. beringte ♂♂.

** Dazu 1 als pull. beringtes ♂, das nicht gefangen wurde, dessen Alter also nicht bestimmt wurde.

† Dazu 1 ungepaartes, nicht identifiziertes altes ♂.

● Dazu 2 ♂♂ als in **.

◇ Dazu 4 ♂♂ als in **.

Tabelle 2. Die Trauerfliegenschnäpperpopulation auf Lemsjöholm 1941—1949. Weibchen. In Klammern: Zahl der nicht Nistenden.

Untersuchungsjahr	Früher, als ad. Beringte*	Im vorhergehenden Jahre als pull. Beringte	Im Untersuchungsjahre Beringte	Unberingt Gebliebene
1941	—	—	10	2
1942	—	—	12	5 (1)
1943	1	—	25 (1)	9 (1?)
1944	2	—	26	7 (2)
1945	5 (1)	1	38	7 (5)
1946	5**	1	30	6 (1)
1947	6	—	36	13 (3)
1948	9	—	20	15
1949	7	—	7	41?
Insgesamt	35 (1)**	2	204	105? (13)

Bedeutend schwieriger ist es die Zahl der Männchen zu beurteilen. Schon in Teil I hob ich hervor, dass ein Männchen im Verlauf einer Nistzeit mehrere Reviere behaupten kann (»Polyterritorialismus»). Wenn etwa ein ungepaartes Singammermännchen (Mrs NICE) in einem Gebiet festgestellt wird, kann es mit Sicherheit einfach als ein ungepaartes Männchen verzeichnet werden. Ein Trauerfliegenschnäppermännchen in der entsprechenden Situation kann aber ein Männchen sein, das nur für gewisse Zeit im Gebiet verweilt und entweder schon anderswo nistet oder später nisten wird. Daher kann das Verhältnis zwischen ungepaarten und gepaarten Männchen nicht aus Tab. 1 berechnet werden. Das Problem der ungepaarten Individuen wird in Kap. V erörtert.

Die Gruppe der unberingten Männchen in Tab. 1 besteht zum grossen Teil aus Ungepaarten und enthält Werte, die ich als sehr ungewiss betrachte. Wenn z.B. ein Männchen ein Vorrevier behauptet und dann umsiedelt, ehe es beringt worden ist, wird es fast immer in der Statistik als zwei Individuen auftreten. Darum wird die Zahl der ungepaarten, unberingten Männchen leicht zu gross, so vermutlich i.J. 1945. Anderseits werden die Männchen, die nur kürzere Zeit im Gebiet verweilen, eventuell übersehen.

Der Grund dafür, dass nicht alle Männchen gefangen werden konnten, liegt vor allem darin, dass einige unerreichbar in natürlichen Höhlen nisteten, andere das Revier zu früh verliessen Unberingt blieben vor allem solche Weibchen, die ihre Brut verloren.

2. *Populationen im Zuwachs.*

Es sind vor allem zwei Probleme, die durch meine Populationszählungen beleuchtet werden können: erstens die Populationszunahme infolge vermehrter Nistmöglichkeiten und zweitens von anderen Gründen abhängige Variationen der Bestandsstärke.

Schon vor dem Jahre 1941 gab es eine kleine Anzahl Nistkästen in meinem Untersuchungsgebiet. Sie waren regelmässig von Trauerfliegenschnäppern

* Eingerechnet mehrjährige, als pull. beringte ♀♀.

** Dazu 1 als ad. beringtes, nicht nistendes ♀, das nicht identifiziert wurde.

bewohnt. Ferner nisteten einige Paare in hohlen Bäumen. Wieviele insgesamt zu jener Zeit im Gebiete nisteten, kann ich nicht genau sagen; vermutlich waren es etwa 10. In den Jahren 1941 und 1942 war die Zahl der Nistkästen noch ziemlich gering, wurde jedoch dann schnell vermehrt (Diagr. 1).

Der Zuwachs einer Population beim Schaffen neuer Nistmöglichkeiten ist ein fesselndes Problem. CREUTZ schreibt hierüber:

»Die Erstbesiedlung eines Lebensraumes zu verfolgen, bieten sich i.a. nur zufällige Gelegenheiten. In den weitaus meisten Fällen entrollt sich vor dem Beobachter das Bild der Bestandserhaltung mit ihren mancherlei Schwankungen ..... Jeder Kahlschlag, jede Aufforstung, jede Anlage von Obstplantagen, Feldern, Wiesen, Industriegeländen, ja schon jedes Aufhängen von Nistkästen ändert die Lebensbedingungen, und zwar um so tiefgehender, je unterschiedlicher die Eigenart des neuen Lebensraumes von der des früheren ist, um so auffälliger, je ausgedehnter das umgestaltete Gebiet ist, und um so nachhaltiger, je mehr der Mensch zur Erhaltung des neuen Zustandes tut ..... An diesen Orten haben wir deshalb die beste Gelegenheit zum Studium der Erstbesiedlung. Sie gleichen einem Vakuum, welches die adäquaten Arten schnellstens auszufüllen trachten. In welcher Weise jedoch diese Besiedlung z.B. durch Vögel erfolgt, ist m.W. bisher noch nicht untersucht worden.«

Aus Diagr. 1 erhellt die Relation zwischen der Zahl der Nistkästen und der Populationsgrösse. Zwei Tatsachen scheinen beachtenswert: 1) Dem Aushängen neuer Nistkästen folgte eine sehr schnelle Zunahme der Population, 2) die Relation zwischen der Zahl der Nistkästen und der Populationsgrösse ist jedoch nicht unverändert geblieben sondern gesunken, je mehr Nistkästen ausgehängt wurden.

Es gibt viele Gründe dafür, dass das Verhältnis zwischen Populationszunahme und ausgehängten Nistkästen nicht das gleiche bleiben kann. 1) Anfänglich spielten ja die in hohlen Bäumen nistenden Paare eine grössere Rolle, sowohl relativ, wie absolut genommen; es gab mehr Paare als Nistkästen.

2) Einige Nistkästen sind mit der Zeit mehr oder weniger verfallen, oder aber wurde die Umgebung des Nistbaumes zu stark abgeholzt.

3) Die Zahl der von Kohlmeisen bezogenen Nistkästen ist seit 1945 bedeutend gestiegen. In diesem Jahr war nur ein Nistkasten bezogen, i.J. 1949 nicht weniger als 11. Ein Teil der Kohlmeisennester wird freilich schon während des Bauens oder Eierlegens verlassen, und bisweilen werden die Meisenjungen so früh flügge, dass der Nistkasten noch von Trauerfliegenschnäppern bezogen werden kann. Die Meisen sind in der Regel früher an den Nistkästen, und der Versuch einen schon besetzten Kasten zu erobern kann für den Trauerfliegenschnäpper mit dem Tode enden (S. 20).

Die Gründe für ein immer häufiger werdendes Nisten der Kohlmeisen in meinen Nistkästen sind wohl folgende: a) In den späteren Jahren habe ich das vorjährige Nestmaterial i.a. rechtzeitig aus den Kästen entfernt; früher was das nicht immer der Fall. b) In den

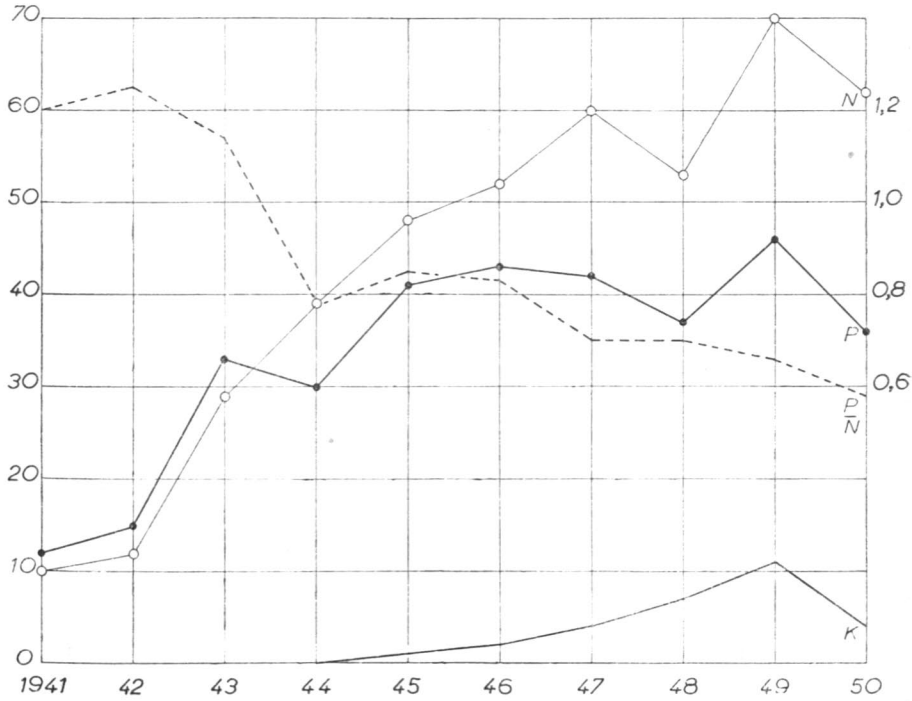


Diagramm 1. Die Entwicklung der Trauerfliegenschnäpperpopulation auf Lemsjöholm. N = Zahl der Nistkästen, P = Zahl der besetzten Nisthöhlen (Nistkästen + natürlichen Höhlen), K = von Kohlmeisen besetzten Nistkästen (Werte am linken Rand), sowie $\frac{P}{N}$ = Zahl der von Trauerfliegenschnäppern besetzten Nisthöhlen durch die Zahl der Nistkästen geteilt (Werte am rechten Rand).

späteren Jahren wurden z.T. etwas grössere und tiefere Kästen verwendet. c) Die Kohlmeisenpopulation befand sich vermutlich Anfang der 40-er Jahre infolge der kalten Winter in einem Wellental. Da nicht die ganze Population erfasst worden ist, kann dieses nicht bewiesen werden. Die Blaumeise war ohne Zweifel nach den kalten Wintern in der Gegend von Lemsjöholm stark dezimiert. (Vgl. auch die sehr bedeutenden Schwankungen der Meisenpopulation in Deutschland, BERNDT 1949.)

Sonstige Konkurrenten der Nistkästen gab es so wenige, dass sie keine nennenswerte Rolle haben spielen können: *Iynx torquilla* 1943 1 Paar, 1949 1 Paar und 1950 2 Paare, *Phoenicurus phoenicurus* je ein Paar in den Jahren 1946, 1947 und 1948, *Parus cristatus* 1947 1 Paar, *Certhia familiaris* 1949 1 Paar und Eichhörnchen 1949 1 Brut.

4) Ein wichtiger Grund dafür, dass nicht alle Nistkästen bewohnt sind, ist, dass einige nunmehr zu nahe beieinander aufgehängt sind. In mehreren Fällen, wenn die Kohlmeise einen Kasten bezogen hat, habe ich in dessen unmittelbarer Nähe einen zweiten aufgehängt, und so die Fliegenschnäpper

bewogen, doch dort zu nisten. Die Kästen sind dann hängen geblieben. Zwei Trauerfliegenschnäpperpaare können indessen nicht zu nahe bei einander nisten: Fünf m scheinen ungenügend, 20 m oft ausreichend zu sein. Ohne Zweifel ist mein Gebiet nicht mit Nistkästen »gesättigt»; durch Aufhängen neuer Nistkästen könnte der Fliegenschnäpperbestand sicher um das Vielfache vergrössert werden.

Die Beringung ermöglicht uns zu entscheiden, wie die Zunahme der Population vor sich geht. Schon ihr schnelles Anwachsen zeigt, dass sie nicht durch eine sukzessive Vermehrung einer kleinen Initialpopulation erfolgt ist. Man erinnere sich nur, wie wenig ortstreu die Jungvögel sind (Teil I).

Tabelle 3. Ortseigene und ortsfremde Trauerfliegenschnäpper auf Lemsjöholm. Bezüglich die Korrektion vgl. S. 11.

	Jahr	Früher beringte ad. und juv.	Ortseigene, korr. Zahl	Unberingt Gebliebene + bei der Ankunft Unberingte, später Beringte	Ortsfremde, korr. Zahl	Unberingt Gebliebene
Männchen	1941	—	?	17	?	8
	1942	5	8	21	18	10
	1943	7	11	45	41	5
	1944	17	19	26	24	5
	1945	16	18	60	59	19
	1946	27	35	40	31	4
	1947	23	25	41	39	10
	1948	23	27	31	27	14
	1949	16	22	40	34	31
			165		273	
			37,7 %		62,3 %	
Weibchen	1941	—	?	12	?	2
	1942	—	—	17	17	5
	1943	1	—	34	34	9
	1944	2	3	33	32	7
	1945	6	7	45	44	7
	1946	7	8	36	35	6
	1947	6	7	49	48	13
	1948	9	11	35	33	15
	1949	7	10	48	45	41
			46		288	
			13,8 %		86,2 %	

In Tab. 3 habe ich versucht zu berechnen, aus wievielen von aussen her gekommenen (ortsfremden), und wievielen ortseigenen Individuen meine Trauerfliegenschnäpperpopulation besteht.

Die Zusammensetzung im Sommer 1941 kann nicht bestimmt werden, da keine Altvögel i.J. 1940 beringt wurden. Im Sommer 1942 wurden 5 früher beringte Männchen und kein früher beringtes Weibchen angetroffen. 21 Männchen und 17 Weibchen waren bei der Ankunft unberingt. Nun gilt es zu berechnen, wieviele von diesen im vorigen Sommer da waren, aber unberingt blieben. Das Wiederfundprozent der Männchen liegt nahe bei 40 % (Teil I). Von den acht 1941 unberingt gebliebenen Männchen macht das drei. Fünf im Sommer 1942 festgestellte vorjährige Männchen + 3 wahrscheinlich Ortseigene, aber im Sommer 1941 unberingt Gebliebene, geben zusammen einen korrigierten Wert von 8 Ortseigenen. 21 bei der Ankunft 1942 unberingte Männchen minus 3 wahrscheinlich Ortseigene geben zusammen einen korrigierten Wert von 18 Ortsfremden.

Das Rückkehrprozent der Weibchen beträgt im Jahre nach der Beringung nur etwa 10 %. Im Sommer 1941 blieben nur 2 Weibchen unberingt, 10 % davon ist ≈ 0. Die gefundenen Werte für ortseigene und ortsfremde Weibchen im Sommer 1942 brauchen also gar nicht korrigiert zu werden. — Gemäss der hier erwähnten Beispiele sind nun die Korrektionen in Tab. 3 vorgenommen. Das Rückkehrprozent der Jungen ist so niedrig und die Zahl der unberingt Gebliebenen so klein, dass sie nicht berücksichtigt zu werden brauchen.

Die ortseigenen Individuen machen bei den Männchen einen viel höheren Prozentsatz (38 %) aus, als bei den Weibchen (14 %). Dies hat seinen Grund darin, dass fast alle alten Männchen ortstreu, während weniger als die Hälfte der Weibchen ortstreu, die übrigen »nomadisierend» sind, d.h. jedes Jahr ihren Nistplatz wechseln.

Die Populationsgrösse in meinem 4 km² grossen Untersuchungsgebiet ist nur sehr wenig von der Zahl der hier im vorhergehenden Jahre nistenden Individuen abhängig. Vor allem gilt dies für die Weibchen. Machen wir das Gedankenexperiment, dass alle alten Weibchen und alle Jungen des Gebietes stürben. Die Zahl der Weibchen wäre jedoch im folgenden Jahr im Gebiet, *dank des Zuzuges von aussen her, dieselbe wie gewöhnlich.* Für die Männchen ist das nicht so sicher. Allerdings ist es denkbar, dass die Einwanderung von aussen her stärker würde, wenn die ortseignen Individuen ausfielen.

Die Untersuchungen von Trettau & Merkel in Schlesien (Gimmel) und Creutz in Sachsen (Pillnitz und Hosterwitz) geben Auskunft über die Relation der ortseigenen zu den ortsfremden Individuen (vgl. Diagr. 2). Nun muss das Prozent der Ortseigenen höher sein in einem Gebiet, wo die Fliegenschnäpper seit altem gebrütet haben, als in einem, wo sie z.B. Dank dem Aushängen von Nistkästen eben einwandern. In Gimmel und Pillnitz hatte die Population zu Beginn der Untersuchungen schon das Gleichgewicht erreicht. Auf Lemsjöholm können die fünf ersten Jahre als »Einwanderungsjahre», die fünf letzten als »Gleichgewichtsjahre» bezeichnet werden, während die Situation in Hosterwitz (wohl mit Ausnahme des letzten Untersuchungsjahres) als »Populationseinwanderung» charakterisiert werden kann.

Die Werte für Gimmel stammen nur aus einem Jahr, 1939. Der Anteil der Ortseigenen kann also zufälligerweise etwas zu hoch sein. Ihr Anteil in

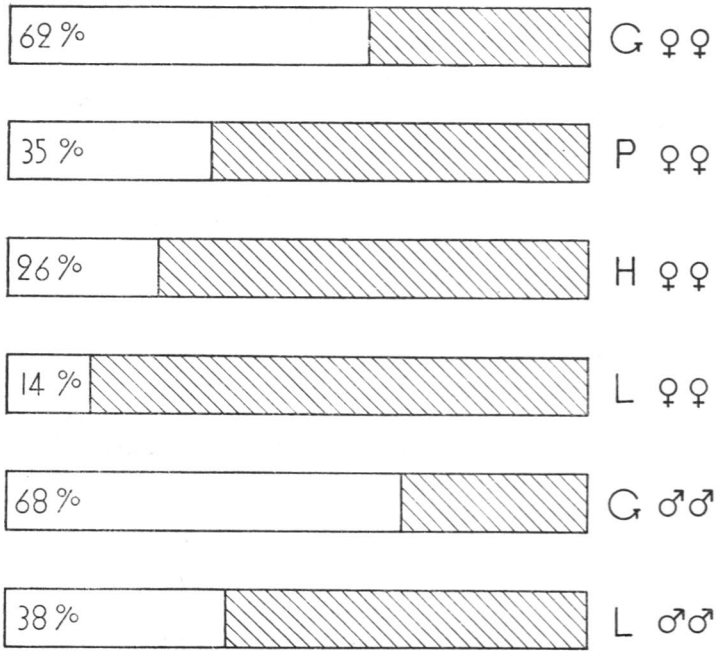


Diagramm 2. Prozent der ortseigenen (= im vorhergehenden Jahr im Gebiet anwesenden) Trauerfliegenschnäpper in Gimmel (G), Pillnitz (P), Hosterwitz (H) und Lemsjöholm (L.) Weiss = ortseigene, schraffiert = ortsfremde Individuen.

Pillnitz und besonders dem Einwanderungsgebiet Hosterwitz ist bedeutend niedriger. Sämtliche deutschen Gebiete zeigen indessen ein *entschieden höheres Prozent ortseigener Weibchen als Lemsjöholm.* Der Vergleich zwischen den Männchen in Gimmel und denen auf Lemsjöholm zeigt diese Tendenz bei weitem nicht so ausgeprägt.

Eine Erklärung für den Unterschied zwischen den mittel- und nordeuropäischen Gebieten ergibt sich aus dem, was früher (Teil I) über die Ortstreue gesagt wurde. In Finnland ist der Anteil der »ortstreuen» alten Weibchen kleiner als in Deutschland; umgekehrt gibt es in Deutschland verhältnismässig weniger »nomadisierende» alte Weibchen als in Finnland (dass es immerhin welche gibt ergibt sich bei einer Analyse des Materiales von CREUTZ). Ferner ist die Ortstreue der Jungen in Deutschland entschieden stärker als in Finnland. Dies erklärt auch warum der Anteil der ortseigenen Männchen in Gimmel höher war als auf Lemsjöholm, obwohl die männlichen Altvögel auch in Finnland sehr ortstreu sind.

Im Pillnitzer Schlosspark (vgl. auch Tab. 4) wurden laut CREUTZ i.J. 1933 Nistkästen ausgehängt. Schon im Sommer 1936 hatte die Population eine Dichte erreicht, die später nicht, oder nur wenig übertroffen wurde. Die

Einwanderung geschah also sehr rasch. In Hosterwitz wurden Nistkästen i.J. 1936 ausgehängt, die Population blieb aber lange Zeit sehr klein. Erst im Jahre 1946 erreichte sie 14, 1948 und 1949 über 40.

Die Besiedlung des Gebietes Neschwitz begann laut KRÄTZIG 1929, erst etwa 6 Jahre nach dem Aushängen der Nistkästen, und ging ziemlich langsam vor sich. Im Jahre 1934 erreichte aber die Population 100 Paare. In der langsamen, aber stetigen Zunahme der Population glaubt KRÄTZIG einen Beweis zu sehen, dass eine (zufällig eingewanderte?) Initialpopulation dank der Vogelschutzmassnahmen stätig gewachsen ist, während die Bedeutung des Zustromes von aussen her geringfügig sei. Die Entstehung der Neschwitzer Population wäre also prinzipiell in einer anderen Weise vor sich gegangen, als die Entstehung etwa der Lemsjöholmer oder Pillnitzer Population.

KRÄTZIG gibt selbst keine ausführlichen Beringungsergebnisse. Die Untersuchung von CREUTZ in Hosterwitz macht es aber zweifelhaft, ob die Interpretation der Neschwitzer Populationszunahme richtig ist. Die Besiedlung des Gebietes Hosterwitz zeigt viele gemeinsame Züge mit der Besiedlung des Gebietes Neschwitz, ist aber, wie die Beringungsergebnisse zeigen, die Folge einer kontinuierlichen Einwanderung von aussen her. Die zehnfache Zunahme der Population in Neschwitz innerhalb von sechs Jahren scheint auch unerwartet gross, um bloss durch Vogelschutzmassnahmen erklärt zu werden, besonders wenn man beachtet, dass die Fliegenschnäpper kaum vier Monate des Jahres im Sommerquartier weilen.

Es ist rätselhaft warum *die Populationszunahme bisweilen sehr schnell* (Pillnitz), *bisweilen erst viele Jahre nach dem Aushängen der Nistkästen erfolgt* (Hosterwitz, Neschwitz). Der Hinweis auf »schlechte» bzw. »günstige» Jahre scheint kaum auszureichen, denn 1936 und 1937 war die Populationszahl in anderen Gebieten hoch (Tab. 4), blieb aber in Hosterwitz niedrig.

3. Schwankung der Populationsgrösse.

Die quantitativen Taxierungen des Vogelbestandes bestimmter Gebiete mehrere Jahre hindurch haben gezeigt, dass die Populationszahlen i.a. nicht unverändert bleiben. Das ist zu einem gewissen Grade selbstverständlich; wäre es doch gerade ein seltsamer Zufall, wenn fünf Jahre hindurch ein Landstück von genau derselben Vogelpopulation — sagen wir 47 Paaren Laubsänger, 88 Paaren Buchfinken u.s.w. — bewohnt wäre.

In seiner Untersuchung über den Vogelbestand der Wälder Ålands in zwei aufeinanderfolgenden Jahren fand PALMGREN, dass die Unterschiede für die allermeisten Arten innerhalb der variationsstatistischen Fehlergrenzen lagen. Dies schliesst natürlich nicht die Möglichkeit aus, dass der Bestand vieler Arten doch tatsächlichen Variationen unterworfen ist. Besonders

L. SCHUSTER hat (in vielen Referaten u.a. von finnländischen Arbeiten) auf das Vorkommen der Bestandsschwankungen hingewiesen.

Bei einigen Kleinvögeln sind solche Bestandsschwankungen schon zur Genüge nachgewiesen: Meisen (Einfluss kalter Winter), Rotkehlchen in West- und Mitteleuropa, wo die Art überwintert (LACK 1948; Einfluss kalter Winter) sowie auch in Nordeuropa, wo sie Zugvogel ist (OLSSON 1948, v. HAARTMAN 1950 a; Zugprolongation?), *Troglodytes aedon* (WALKINSHAW; Einfluss kalter Winter), Waldlaubsänger (PALMGREN 1930; Grund der Variation unbekannt), Fitislaubsänger (PYNNÖNEN, SIIVONEN; Grund der Variation unbekannt) u.a.

Lokal beschränkte Variationen sind natürlich sehr gewöhnlich. So wechselte nach HICKS und Mrs NICE (vgl. NICE, S. 203) der Bestand der Singammer in zwei Gebieten, die nur 10 miles von einander entfernt waren, recht erheblich, aber in ganz verschiedener Weise, so dass das Gipfeljahr in Mrs NICES Gebiet gleichzeitig mit dem schlechtesten Jahr in HICKS' Gebiet einfiel.

Schon ALTUM hat die Variabilität der Bestandsstärke des Trauerfliegenschnäppers hervorgehoben. Der Bestand in meinem Untersuchungsgebiet ist nicht besonders geeignet Variationen nachzuweisen, weil die Zahl der Nistkästen gewechselt hat. Die Regel war, dass i.a. fast alle verfügbaren, »guten» Nistkästen von Trauerfliegenschnäppern besetzt worden sind. Die Zuströmung von Individuen von aussen her ist also in fast allen Jahren sehr stark gewesen. Nur der Sommer 1950 scheint gewissermassen eine Ausnahme zu sein. *Viele guten Nistkästen* (die früher regelmässig bewohnt waren) *standen in diesem Jahre leer.* Der Prozentsatz der bewohnten Kästen war der niedrigste in allen zehn Untersuchungsjahren, und wäre es noch mehr gewesen, wären nicht so viele Nistkästen geplündert worden, was Erneuerung der Bruten in neuen Nistkästen veranlasst hat.

Im Sommer 1949 war das Fortpflanzungsergebnis infolge von Nestplünderungen ungemein schwach. Viele Nester wurden von bösen Knaben geplündert, was indessen als lokale Erscheinung kaum die Populationsstärke im folgenden Jahre beeinflusst haben kann. Von den im Gebiet flügge gewordenen Jungvögeln nisten wie gesagt nur ganz vereinzelte später hier; das Fortpflanzungsergebnis *im Untersuchungsgebiet* ist daher für die Populationsgrösse im folgenden Jahr gleichgültig. — Von ganz anderer Bedeutung scheinen dagegen die *Plünderungen seitens der Wendehälse* zu sein. Im Sommer 1949 wurden nicht weniger als 24 % (vgl. S. 38) aller Bruten von Wendehälsen geplündert, in den übrigen Jahren im Mittel nur 1 %. Es ist möglich, dass die Zahl der Brutpaare von *Iynx* auf Lemsjöholm in den letzten Jahren gestiegen ist (vgl. die Zahl der von *Iynx* besetzten Nistkästen, S. 9) aber das kann nicht der entscheidende Grund für die Katastrophe sein. Auch in anderen Jahren haben die Wendehälse die Nisthöhlen der Fliegenschnäpper besucht, aber zu früh um Schaden zu machen (vgl. S. 40).

Ich glaube nicht, dass es etwaige Verluste im Winterquartier oder während des Zuges sind, die den Niedergang der Population i.J. 1950 bedingen. Das Rückkehrprozent der alten Männchen und Weibchen war durchaus normal. Von den wenigen i.J. 1949 beringten Jungen kam eines zurück. Das Ausfallen der Jungvögel wird dadurch demonstriert, dass der Anteil der dunklen (und zugleich alten) Männchen im Sommer 1950 ungewöhnlich hoch war. Kein einziges Individuum der weibchenartigen Typen VI und VII wurde gesehen. In gewöhnlichen Jahren beträgt ihr Anteil über 10 % (Teil I, Tab. 27).

Nun fragt es sich allerdings, ob sich die Plünderungen seitens der Wendehälse über so grosse Gebiete ausdehnen, dass eine Verminderung der Zahl

Tabelle 4. Populationsgrösse des Trauerfliegenschnäppers in einigen Gebieten. Links: Prozent der besetzten Nistkästen, rechts: Zahl der besetzten Nistkästen. — = Aushängen von Nistkästen.

Jahr	Bingen (Rhein) KLAMM, nach BERNDT 1949		Gimmel TRETTAU & MERKEL		Neschwitz, Ostsachsen KRÄTZIG + v. VIETINGHOFF-RIESCH		Steckby (Anhalt) HÄHNLE		Hosterwitz, Ostsachsen CREUTZ		Pillnitz, Ostsachsen CREUTZ		Park Prödel BERNDT 1949		Lemsjöholm Diese Unters.		Dean Forest, England CAMPBELL	
1923–25					—													
1926					—		38	28										
1927					—		41	90										
1928					—		43	118										
1929					3	12	49	162										
1930							48	225										
1931					7	30	55	305										
1932							41	278										
1933																		
1934			11,6	31	11	114												
1935			13,7	41	10	114												
1936		90	12,4	49	11	129			1,9	2	24,0	16	14,4	55				
1937		76	16,7	72	12	145			1,9	2	25,7	18	16,7	65				
1938		74	16,2	70	8	91			—	—	21,2	14	11,0	42				
1939		58	12,7	54					—	—	15,4	10	9,6	40				
1940		109	15,1	57					0,9	1	18,5	10	8,7	36				
1941		100	17,4	71					2,2	2	19,6	12	12,6	50	90	9		
1942									8,1	6	22,4	11	11,8	44	100	12	17	15
1943									8,9	6	26,7	12	12,8	48	79	23	36	33
1944													15,8	58	69	24	38	35
1945													15,2	49	75	36	37	34
1946									35,0	14	41,9	13	15,6	46	69	36	41	37
1947									47,1	25	47,5	19	25,6	69	68	41	49	54
1948									53,6	45	56,7	21			72	38	40	58
1949									45,6	41	66,7	20			61	43		

der von aussen her ins Gebiet zuströmenden Individuen wahrscheinlich wird. Das scheint durchaus möglich. Der Schaden hängt ja von der Zahl der Wendehälse ab, die ihr Brutgeschäft beginnen, wenn die Fliegenschnäpper schon das Legen angefangen haben. Die Legezeiten wiederum werden vermutlich von meteorologischen Faktoren beeinflusst, die über grosse Areale wirken. Der schwedische Beringer M. MAGNUSSON schreibt mir von dem Fortpflanzungsergebnis der Trauerfliegenschnäpper in Hasselfors, Närke (mittleres Schweden), dass eine ganze Anzahl der Fliegenschnäppernester i.J. 1949 von Wendehälsen geplündert wurde. Die Sterblichkeit der Jungen soll dabei auch übernormal gewesen sein.

Tab. 4 fasst alle mir bekannten, mehrjährigen Serien von Bestandsaufnahmen des Trauerfliegenschnäppers zusammen. Eine Übereinstimmung der Populationsbewegung im Einzelnen können wir natürlich nicht erwarten, dazu sind die Verhältnisse in den Untersuchungsgebieten zu verschieden. In einigen waren Nistkästen seit langem aufgehängt, in anderen nicht; in einigen wurde die Zahl der Nistkästen während der Untersuchung vermehrt, in anderen vermindert u.s.w. Gewisse Übereinstimmungen der Populationen sind jedoch nicht zu verkennen. So scheint 1939 *in allen deutschen Gebieten ein Wellental gewesen* (vgl. BERNDT 1949). Die Verminderung fing vielleicht schon i.J. 1938 an und scheint i.J. 1940 noch nicht ausgeglichen zu sein. Es ist selbstverständlich dass eine Art, bei der ein beträchtlicher Teil der Jungen erst als Zweijährige nistet, Niedergangsperioden hat, die sich auf wenigstens zwei Jahre erstrecken.

Die Regeneration der Population nach einer Niedergangsperiode scheint beim Trauerfliegenschnäpper schnell zu erfolgen, obwohl nicht so schnell wie z.B. beim Rotkehlchen, bei dem eine starke Populationsdezimierung gewöhnlich durch das übernormale Fortpflanzungsergebnis in einer einzigen Fortpflanzungsperiode aufgehoben wird (LACK 1948 a). LACK misst dem unbekannten Faktor, der die Regeneration einer unternormalen Rotkehlchenpopulation verursacht, eine grosse Bedeutung zu. Wenn ein solcher Faktor beim Trauerfliegenschnäpper vorhanden wäre — was durchaus unsicher erscheint — wird man u.a. an das Verhältnis zwischen gepaarten und ungepaarten Individuen denken. In einer dichteren Population des Trauerfliegenschnäppers wird die Zahl der Ungepaarten vielleicht höher.[1]

Die Frage ob der Trauerfliegenschnäpper, wie viele »südliche» Arten im letzten Menschenalter im Norden zahlreicher geworden ist, bzw. sein Verbreitungsgebiet ausgedehnt hat, ist in so verschiedener Weise beantwortet worden (vgl. PALMGREN 1931, MERIKALLIO), dass man wohl nunmehr zu

---

[1] Meine Erfahrungen am Trauerfliegenschnäpper stützen die Auffassung LACKS, dass in den Kleinvogelpopulationen i.a. Überbevölkerung herrscht. (vgl. S. 10).

keinem endgültigen Ergebnis zu kommen vermag. SOVERI berechnet, dass die Überhandnahme der Fichte auf Areale, die jetzt noch von Birkenwäldern bewachsen sind, in der Zukunft zu einer bedeutenden Verminderung des Bestandes führen wird. Allerdings scheint das Aushängen von Nistkästen die Verschlechterung des natürlichen Lebensmilieus kompensieren — oder überkompensieren — zu können.

Kap. II. Die Sterblichkeit der Altvögel.

1. Die Sterblichkeit im Untersuchungsgebiet.

Als Material dienen die Anhangstabellen in Teil I durch die Beobachtungen von 1949 und 1950 ergänzt. Eine Zusammenfassung dieses Materiales wird in Tab. 5 und 6 gegeben.

Tabelle 5. Wiederfunde von alt beringten männlichen Trauerfliegenschnäppern auf Lemsjöholm. Alter bei der Beringung = x Jahre. Individuen, die ein oder mehrere Jahre verschwunden waren, später aber zurückgekehrt sind, werden als die ganze Zeit anwesend gerechnet. Auch Individuen, die ausserhalb des Untersuchungsgebietes, in dessen Nähe, angetroffen worden sind, werden einberechnet.

	Alter in Jahren						
Jahresklasse	x	x + 1	x + 2	x + 3	x + 4	x + 5	x + 6
1941	9	5	3	3	1	1	—
1942	11	4	—	—	—	—	—
1943	40	17	8	4	3	2	—
1944	21	10	5	1	—	—	—
1945	41	12	5	2	1	1	
1946	36	12	5	2	1		
1947	31	13	6	3			
1948	17	6	1				
1949	9	3					
Summe	215	82	33	15	6	4	0
Für weitere Analyse verwendbar		79	32	12	5	3	
Wiederfundprozent		38,1 %	42,8 %	46,9 %	50,0 %	80,0 %	—

Eine ähnliche Berechnung der Wiederfundprozente 1, 2 u.s.w. Jahre nach der Beringung wurde schon in Teil I (S. 26) durchgeführt. Das neue Material hat das Ergebnis nur sehr unwesentlich verändert.

Das im Jahre nach der Beringung auffällig niedrige Wiederfundprozent der Weibchen ist darauf zurückzuführen, dass die Mehrheit »nomadisiert», d.h. nie zu demselben Nistplatz zurückkehrt. Diejenigen, die einmal zurück-

Tabelle 6. Wiederfunde von alt beringten weiblichen Trauerfliegenschnäppern auf Lemsjöholm. Erklärungen wie in Tab. 5.

	Alter in Jahren				
Jahresklasse	x	x + 1	x + 2	x + 3	x + 4
1941	10	—	—	—	—
1942	12	1	1	1	—
1943	25	1	1	—	—
1944	26	3	2	1	—
1945	38	3	1	1	—
1946	30	5	2	1	1
1947	36	10	4	1	
1948	20	4	3		
1949	7	—			
Summe	204	27	14	5	1
Für weitere Analyse verwendbar ...		27	11	4	
Wiederfundprozent		13,2 %	51,9 %	45,5 %	25 %

P.M. Das Wiederfundprozent der x + 5 Jahre alten Männchen (in Tab. 5) wird nicht aus der Zahl der x + 4 Jahre Alten berechnet, sondern aus der Zahl derjenigen x + 4 Jahre Alten, die vor dem Jahre 1950 angetroffen worden sind. Ein i.J. 1950 angetroffener Vogel konnte ja nicht weiter kontrolliert werden. Alle Wiederfundprozente in Tab. 5 und 6 sind in Übereinstimmung mit diesem Beispiel errechnet worden.

gekehrt sind, sind indessen ortstreu. Darum ist das Rückkehrprozent zwei oder mehr Jahre nach der Beringung hoch (vgl. Teil I).

Auch das Rückkehrprozent der Männchen ist im Jahre nach der Beringung niedriger als später; es scheint Jahr für Jahr zu steigen. Indessen ist der Unterschied bei weitem nicht so gross wie bei den Weibchen der entsprechenden Altersklassen, und ist statistisch nicht signifikant, wie die folgende Berechnung zeigt:

Beringte x-jährige Männchen 215	Wiedergefunden 82 = 38,1 ± 3,3 %
Beringte ältere Männchen 131	Wiedergefunden 58 = 44,4 ± 4,3 %
	Differenz = 6,3 ± 5,4 %

Es ist selbstverständlich nicht ausgeschlossen, dass das Rückkehrprozent beim Älterwerden tatsächlich ansteigt. Wenn dem so ist, könnte es auf eine von Jahr zu Jahr stärkerwerdende Ortstreue oder eine jährlich abnehmende Sterblichkeit zurückzuführen sein. Ich habe schon früher dargelegt (Teil I, S. 27), dass die Umsiedlungsdistanzen bei allen Männchen, bei denen sie gemessen werden konnten, unabhängig vom Alter ziemlich konstant bleiben. Die Möglichkeit einer abnehmenden Sterblichkeit ist von grossem Interesse (vgl. S. 27). Verschiedene Faktoren könnten bewirken, dass die Lebenserwartung der älteren Individuen grösser wäre, als diejenige der Jüngeren (S. 27).

Die Werte der Tab. 5 und 6 beziehen sich nicht auf Überlebens- sondern Wiederfundprozente. Von den alten Weibchen kehren ja im Jahre nach der Beringung nur die Ortstreuen zum Beringungsgebiet zurück, während die »Nomadisierenden» ausbleiben. Aber nicht einmal alle alten Männchen oder ortstreuen Weibchen kehrten nach Lemsjöholm zurück. In einigen Fällen hat ein Vogel im Gebiet genistet, ist im folgenden Jahre ausgeblieben, und hat dann wieder hier genistet. Einige Männchen wurden schon als vermisst verzeichnet, dann aber ausserhalb des Gebietes gefunden. Viele alte Männchen können es nicht sein, die auswandern (Teil I, S. 22), aber doch sind es möglicherweise so viele, dass man nicht ohne Weiteres die Überlebensrate dem Rückkehrprozent gleichsetzen kann.

Der wichtigste Grund dafür, dass einige alte Männchen und vermutlich auch alte »ortstreue» Weibchen auswandern, ist wohl, dass sie so nahe an den Grenzen des Gebietes genistet haben, dass ein Nistplatzwechsel von normaler Entfernung (für die alten Männchen selten mehr als 1 $^1/_2$ km) den Vogel ausserhalb der Grenzen des Gebietes geführt hat. Diese Annahme hat zu einer Methode geführt, die Überlebensrate zu bestimmen. Diejenigen Fliegenschnäpper, die im Zentrum meines Gebietes, in dem Park um das Hauptgebäude nisten, müssen wenigstens 1 $^1/_2$ km auswandern, um ein Nistgebiet ausserhalb des Gebietes zu erreichen. Sie müssen daher ein höheres Rückkehrprozent als die näher an den Grenzen nistenden Individuen zeigen, und zwar *muss sich dieses Rückkehrprozent dem wirklichen Überlebensprozent nähern* (Tab. 7).

Tabelle 7. Rückkehrprozent der männlichen Trauerfliegenschnäpper, die im Zentrum des Untersuchungsgebietes bzw. näher an dessen Grenzen verweilt haben.

	Beringt	Wiedergefunden
x-jährige im Zentrum	56	27 = 48,2 %
» nicht im Zentrum	159	52 = 32,9 %
Ältere im Zentrum	27	15 = 55,5 %
» nicht im Zentrum	91	33 = 36,3 %

Von 83 Männchen verschiedenen Alters, die im Zentrum des Gebietes genistet oder nur verweilt haben, kehrten 42, d.h. abgerundet 50 % zurück. In früheren Arbeiten (z.B. Teil I) habe ich mit rund 40 % als Überlebensrate operiert, habe aber schon damals bemerkt, dass dies zu wenig sein könnte. Es ist natürlich denkbar, dass 50 % zu hoch gegriffen wäre, denn die Zahl, auf der dieser Prozentsatz fusst, ist ja nicht gross. Anderseits können ja auch einige Zentrum-individuen aus dem Gebiete ausgewandert sein, sodass das Überlebensprozent noch höher sein müsste. Es wäre naiver Optimismus zu glauben, dass ein ganz sicheres Überlebensprozent mit der hier angewandten

Methode zu errechnen wäre. *Wenn ich mit 50 % arbeite, ist das aber insofern günstig, als dieser Wert als ein gutes »abgerundetes Überlebensprozent» gelten kann.*

2. Bekannte Todesursachen.

Innerhalb meines Gebietes nisten keine Sperber. Jagende Baumfalken werden nur dann und wann gesehen. Dagegen habe ich den Neuntöter und die Kohlmeise als Fliegenschnäppermörder festgestellt.

♂ 55881 wurde am 14. V. 1949 mit einem Weibchen an einem Nistkasten gesehen. Am folgenden Tage hatten die Kohlmeisen etwas Moos hineingeschleppt. Das Trauerfliegenschnäppermännchen wurde 2 m vom Nistkasten tot aufgefunden. Die Meisen nisteten später im Kasten.

♂ 53369, ein ungepaartes Männchen, wurde am 3. VI. 1947 von einem Neuntöter überfallen als es beim Besuch eines Nistkastens im Eingang sass. Ich befand mich hinter dem Baume, in dem der Nistkasten hing; als ich ihn erreichte und der Neuntöter wegflog, war der Kopf des Fliegenschnäppers schon schwer verletzt. Ich habe oft Neuntöter im Gleitflug gegen sitzende Trauerfliegenschnäpper stürzen sehen, ob es geschieht um den Fliegenschnäpper zu erbeuten, kann ich nicht entscheiden. Die Fliegenschnäpper reagieren, wenigstens wenn sie Junge haben, auf die Neuntöter mit sehr heftiger Alarmreaktion. (Über den Neuntöter als Vogelmörder, vgl. SCHEURS.)

DROST & SCHILLING erwähnen zwei Trauerfliegenschnäpper, die von Meisen getötet worden sind, und einen, der einem Würger zum Opfer gefallen ist.

Ein Männchen wurde von mir in einem Gebäude angetroffen, und hätte ohne meine Hilfe nie den Weg hinaus gefunden. Er war offensichtlich beim Suchen nach einem Nistplatz durch ein kleines Loch in einem Fenster hineingekommen. Dr BERGMAN hat mir von einem ähnlichen Fall erzählt. Einfliegen in Gebäude wird auch von DROST & SCHILLING erwähnt.

SCHÜTZ (1935) erwähnt, dass ein Trauerfliegenschnäpper offensichtlich wegen starker Kälte im Frühling gestorben ist. Ende Mai 1944 herrschte auf Lemsjöholm während einiger Tage ungewöhnliche Kälte mit etwas Schnee. Kein Trauerfliegenschnäpper scheint jedoch umgekommen zu sein.

3. Sterblichkeit nach mitteleuropäischem Material.

Eine neulich erschienene Arbeit von CREUTZ (1949) erlaubt eine Berechnung der Mortalität der alten Trauerfliegenschnäpperweibchen an zwei Orten in Sachsen. Da nur ein Teil der beringten Weibchen ortstreu, die übrigen aber »nomadisierend» sind, ist das Rückkehrprozent im Jahre nach der Beringung als Indikator der Sterblichkeit wertlos. Vielmehr müssen wir von den wenigstens $(x + 1)$-jährigen Weibchen ausgehen (Tab. 8).

Das aus dem sächsischen Material berechnete Überlebensprozent *stimmt sehr gut mit den aus meinem Material erhaltenen 50 % überein.*

Auch die Ergebnisse der »gewöhnlichen» Beringung können oft für Altersstatistik gebraucht werden. Schon DROST & SCHILLING haben die deutschen Trauerfliegenschnäpperfunde in diesem Sinne verwendet. Dank des Ent-

Tabelle 8. Berechnung der Überlebensrate alter Trauerfliegenschnäpperweibchen aus dem Material von CREUTZ.

Ort	Alter	Beringte	Wiederfunde
Pillnitz	x + 1	21	11
»	x + 2	11	5
»	x + 3	3	—
Hosterwitz	x + 1	10	8
»	x + 2	4	—
		49	24 = 49 %

P.M. Es ist zu beachten (vgl. S. 18), dass wenn 11 (x + 2)-jährige Individuen 5 Wiederfunde ergeben haben, es nicht gesagt ist, dass alle 5 für eine weitere Analyse zu brauchen sind. Oben waren es nur 3.

gegenkommens von Prof. DROST hatte ich im Frühling 1950 Gelegenheit das helgoländische Beringungsmaterial durchzuarbeiten, und zwar sowohl das schon veröffentlichte, als auch das später erhaltene.

Es muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass dieses Material über den Trauerfliegenschnäpper keinesweges besonders geeignet ist für Altersstatistik. Es gibt sicher Arten, die weit vorteilhafter sind. Die meisten Wiederfunde des Trauerfliegenschnäppers wurden durch die Tätigkeit des Beringers erzielt. Auch Vögel, die als tot gemeldet worden sind, sind i.a. vom Beringer wiedergemeldet. Nun ist ja ein Beringer aus verschiedenen Gründen (von denen der Krieg einer gewesen ist) selten im Stande mehr als eine begrenzte Folge von Jahren an einem bestimmten Ort tätig zu sein. Daher werden die Wiederfunde älterer Individuen verhältnismässig seltener sein als diejenigen Jüngerer. Ein Beobachter, der sechs Jahre an einem Ort gearbeitet hat, kann einfach kein älteres Individuum als ein (x + 5)-jähriges melden. Ferner können alle im vorletzten Jahre beringten Individuen nur (x + 1)-jährige Rückmeldungen ergeben. Von den verschwindend wenigen Rückmeldungen aus anderen Gebieten (die selbstverständlich älter sein können) kann man wohl ganz absehen.

Die Verteilung der Wiederfunde auf Altersklassen erhellt aus Tab. 9.

Tabelle 9. Wiederfunde von in Deutschland beringten Trauerfliegenschnäppern nach dem Material der Vogelwarte Helgoland.

	Jahre nach der Beringung								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altberingte	75	32	19	6	1	—	—	—	—
Jungberingte	129	112	38	16	4	2	1	1	—

In Tab. 9 sind alle Individuen, unabhängig von der Art des Wiederfundes (Wiederfang, tot gefundene, während des Zuges angetroffene; vom Beringer oder von einem Fremden angetroffene) einberechnet. In den 3 letzten Jahren (1947—1949) beringte Individuen

sind nicht einbegriffen. Ein Vogel, der mehrere Jahre wiedergefangen und freigelassen worden ist, tritt in der Statistik als mehrere Individuen auf. Unklare Fälle (z.B. Individuen, deren Alter — ob jung oder alt — bei der Beringung nicht erwähnt ist) sind weggelassen. Nur Wiederfunde mindestens etwa 1 Jahr nach der Beringung (= frühestens im Frühling nach der Beringung) sind berücksichtigt. Die Wiederfunde Jungberingter kürzere Zeit nach der Beringung sind nämlich sicher nicht alle gemeldet worden.

In der Tabelle 9 interessieren uns zunächst die Altberingten. Man kann sich theoretisch vorstellen, dass eine Gesamtpopulation von $75+32+19+6+1 = 133$ Individuen vorlag, von denen 75 im ersten, 32 im zweiten u.s.w. Lebensjahr gestorben sind. Die Todesrate ist dann $\frac{75+32+19\ldots\ldots}{75+2\cdot 32+3\cdot 19\ldots} =$ 59 % (vgl. S. 25). Sie liegt deutlich höher als die aus meinem und CREUTZ' Material Berechnete, die etwa 50 % betrug. Die Diskrepanz scheint aber dadurch genügend erklärt zu werden, dass ältere Individuen im helgoländer Material unterbewertet sein müssen.

Aus guten Gründen könnte man erwarten, dass die Wiederfunde der Jungberingten sich in derselben Weise wie diejenigen der Altberingten verteilen würden. Betrifft doch auch diese Serie alte Individuen, da 1-jährige die jüngsten sind, die eingetragen wurden. Tatsächlich ist aber die Verteilung der Jung- und Altberingten auf die Altersklassen eine ganz andere. *Bei den Jungberingten ist die Zahl der 2-jährigen Wiederfunde bemerkenswerterweise fast dieselbe wie die Zahl der 1-jährigen.*

Auf den ersten Blick kann dies als eine Anomalie erscheinen. Anscheinend müsste dann die Sterblichkeit der 2-jährigen etwa um das Doppelte diejenige der 1-jährigen übertreffen. Das wäre nur möglich, wenn die 2-jährigen schon physiologisch »überjährig» sind.

Die Erklärung muss eine andere sein, nämlich dass ein bedeutender Teil (und zwar fast die Hälfte) der Individuen *nicht als Ein- sondern erst als Zweijährige zum Brüten schreitet.* Es sind ja vor allem die Brutvögel, die gefangen werden, und so den weitaus grössten Teil der Rückmeldungen der deutschen Trauerfliegenschnäpper ausmachen. Es sind auch andere Tatsachen bekannt, die zeigen, dass ein beträchtlicher Teil der Trauerfliegenschnäpper nicht im ersten Lebensjahr zur Brut schreiten (Kap. V.)

Der Wert der tot gefundenen jung beringten Trauerfliegenschnäpper für Altersberechnungen wird dadurch beeinträchtigt, dass man nicht immer weiss, wann die tot gemeldeten Individuen gestorben sind. Das schien gerade bei dieser Gruppe von Trauerfliegenschnäppern eine Rolle zu spielen; ich habe sie deshalb nicht berücksichtigt.

4. Sterblichkeit während der Nistzeit.

Wegen des Polyterritorialismus verlassen die Männchen des Trauerfliegenschnäppers oft ihre Reviere. Wenn sie verschwinden ist es also unmöglich

zu entscheiden, ob sie tot sind oder etwa ein Revier ausserhalb des Untersuchungsgebietes gewählt haben.

Es ist vorgekommen, dass ein Weibchen während des Eierlegens das Gelege verlassen hat. Im Sommer 1950 erlebte ich sogar zweimal dass ein Weibchen, wahrscheinlich infolge der Beringung, das schon vollzählige Gelege im Stich liess. Wenn ein brütendes Weibchen am Tage nach der Beringung verschwunden ist, müsste man also den Verdacht hegen, dass es umgesiedelt ist. Mit Ausnahme der zwei erwähnten Fälle hat indessen die Beringung keine so unerwünschten Erfolge gehabt. Ich möchte aus diesem Grunde annehmen, dass Weibchen, die ihr vollzähliges Gelege, oder noch mehr, ihre Jungen, verlassen haben, tatsächlich gestorben sind. Wie Tab. 10 zeigt, ist ihre Zahl nicht gering gewesen. In der Tabelle sind die wenigen Weibchen, die von mir getötet wurden, nicht einberechnet.

Tabelle 10. Wahrscheinlich tote Weibchen des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm.

Jahr	Zahl der ♀♀ mit Jungen oder vollzähligen Gelegen	Während der Nistzeit verschwunden
1941	10	1
1942	13	—
1943	31	—
1944	33	2
1945	43	1
1946	38	2
1947	43	4
1948	33	5
1949	34	3
	278	18 = 6,5 %

Der Sommer 1950 wurde nicht berücksichtigt, weil die Verhältnisse für die Statistik ungeeignet waren, da ungemein viele Nistkästen geplündert wurden, und ich eine kürzere Zeit als gewöhnlich auf Lemsjöholm verweilte.

Die Zeit in der der Trauerfliegenschnäpper brütet und die Jungen füttert währt etwa 1 Monat. Nach L. TINBERGEN (1946, S. 30) und FARNER ist die monatliche Überlebensrate $=\sqrt[12]{}$ von der jährlichen Überlebensrate. Wenn die letzte 50 % ist, muss die erstere 94,8 % sein, entsprechend einer Sterblichkeit von 5,2 %. Das ist etwas weniger als das oben für die Trauerfliegenschnäpperweibchen gefundene 6,5 %. Dieser kleine Unterschied berechtigt aber *kaum zu der Annahme, dass die Sterblichkeit der Trauerfliegenschnäpper höher sei in der Nistzeit als sonst.*

Mrs NICE fand, dass 74 von 227 Singammerweibchen während der Zweimonatsperiode 6.IV. — Anfang Juni verschwanden. Falls sie alle gestorben

sind, liegt die monatliche Sterblichkeit über 16 %. Auch wenn ein Teil der Weibchen umgesiedelt ist, ist es doch wahrscheinlich, dass die Sterblichkeit in der Nistzeit ungemein hoch gewesen ist.

Bei *Seiurus aurocapillus* scheinen die Verhältnisse umgekehrt zu liegen. »Since only a single bird was known to have died in the area, it must be assumed that practically all birds died between breeding seasons» (HANN 1948, S. 9).

5. *Durchschnittsalter und Lebenserwartung.*

Das Durchschnittsalter der adulten Vögel ist kein eindeutiger Begriff und die Ergebnisse verschiedener Forscher sind daher nicht immer zu vergleichen. Das hängt damit zusammen, dass ein Vogel, der 1 Jahr aber noch nicht 2 Jahre alt geworden ist, von einigen als 1-jährig, von anderen als 1 $^1/_2$-jährig angesehen wird. Bei Berechnungen des Durchschnittsalters macht das einen enormen Unterschied. Schliesslich kann man aus guten Gründen behaupten, dass ein 1-jähriger Vogel eigentlich als Altvogel betrachtet 0-jährig ist; er hat ja soeben das adulte Alter erreicht.

Dieselbe verworrene Logik herrscht bemerkenswerterweise auch in Bezug auf das Alter eines Menschen. Die Chinesen sollen angeblich einen Neugeborenen als einjährig bezeichnen, und nach unserer Auffassung ist ein 19 Jahre 360 Tage alter Mensch 19-jährig.

Es dürfte daher besser sein, auf die Berechnung des Durchschnittsalters adulter Vögel zu verzichten und anstatt dessen mit der Lebenserwartung zu operieren. Damit erreicht man alles, was man mit dem ominösen durchschnittlichen Alter zu erreichen hofft, und wird nicht gezwungen, das nicht eindeutig bestimmte Initialalter zu berücksichtigen.

Die Kalkulation der Lebenserwartung (Y) aus der Sterblichkeitsrate (M) geschieht einfach nach der Formel $Y = \frac{1}{M} - 0{,}5$. Über Begrenzung der Formel siehe FARNER (1949). Die Formel ist besonders dann gut verwendbar, wenn M etwa 50 % ist, und die Sterblichkeit sich ungefähr gleichmässig über das Jahr verteilt.

Tab. 11 zeigt die jährliche Sterblichkeit und die Lebenserwartung (in Jahren) bei den mir bekannten untersuchten Arten.

Tabelle 11. Sterblichkeit und Lebenserwartung.

Passeres	Autor	Sterblichkeit	Lebenserwartung
Sturnus vulgaris, Holland	KLUIJVER	50 %	1,5
» » England	LACK & SCHIFFERLI	52 %	1,4
» » Schweiz	» »	63 %	1,1
Hesperiphona vespertina	MAGEE (1939)	42 %	1,9
Carpodacus purpureus	MAGEE (1936)	53 %	1,4
Fringilla coelebs	BERGMAN (1939 b)	31 %	2,7
Melospiza melodia	NICE	40 %	2,0
Motacilla flava	DROST	47 %	1,6
Parus atricapillus	ODUM sowie WALLACE	40 %	2,0

	Autor	Sterblichkeit	Lebenserwartung
Parus major	PLATTNER & SUTTER	46 %	1,7
Chamaea fasciata	ERICKSON	36 %	2,3
Muscicapa hypoleuca, Finnl.	diese Unters.	50 %	1,5
» » Sachsen	CREUTZ	51 %	1,5
» » Deutschl.	(Vogelw. Helgoland), diese Unters.	(59 %)	(1,2)
Seiurus aurocapillus	HANN	46 %	1,7
Turdus migratorius	FARNER	52 %	1,4
» ericetorum	LACK (1946 a)	45 %	1,7
» merula	LACK (1946 a)	40 %	2,0
Phoenicurus phoenicurus	RUITER	56 %	1,3
Erithacus rubecula	LACK (1946 b, 1948 a)	62 %	1,1
Troglodytes aedon	KENDEIGH	66 %	1,0
Non-Passeres			
Micropus apus	MAGNUSSON & SVÄRDSON	19 %	4,8
» melba	ARN	26 %	3,3
Tyto alba	SCHNEIDER	47 %	1,6
Ardea cinerea	LACK (1949 b)	31 %	2,8
Phalacrocorax carbo, Holl.	KORTLANDT	♂♂ 7—12 %	7,8—13,8
		♀♀ 9—14 %	6,6—10,6
» » England	STUART	(39 %)	(2,4)
Anas platyrhynchos	HÖHN		1,2
Arenaria interpres	BERGMAN (1946)	14 %	6,6
Vanellus vanellus, Holl.	KRAAK, RINKEL & HOOGERHEIDE	40 %	2,0
» » Engl.	LACK (1946 a)	30 %	2,8
Charadrius hiaticula	LAVEN	52 %	1,4
Haematopus ostralegus	DROST & HARTMANN	wenigstens 9,5	
Larus argentatus	PAYNTER, nach DEEVEY, S. 292	29 %	3,0
» »	MARSHALL	34 %	2,4
Uria aalge	LEWIS, nach NICE	6,25 %	16,2

P.M. 1) Die Lebenserwartung wird direkt aus der Todesrate berechnet. Die Todesraten sind in einigen Fällen durch eine Neuanalyse der in den Originalarbeiten gegebenen Werte erhalten.

2) Ein Teil der Werte ergaben sich aus Dauerbeobachtungen an beringten Populationen. Wie die Todesrate aus diesen berechnet wird, ist z.B. aus Tab. 8, S. 21 ersichtlich.

3) Die Todesrate wird nach LACK & SCHIFFERLI aus den gewöhnlichen Beringungsdaten folgendermassen berechnet: »Wenn man mit D1, D2, D3 . . . . die Anzahl der jedes Jahr tot gefundenen Vögel bezeichnet, so ist die mittlere jährliche Todesrate = $\frac{D1 + D2 + D3 \ldots\ldots}{D1 + 2D2 + 3D3 \ldots\ldots}$.

4) Die von mir berechnete Sterblichkeit von *Phoenicurus phoenicurus* unterscheidet sich von den in der Originalarbeit angeführten Werten. Das Wiederfundprozent der älteren Individuen ist nämlich höher als dasjenige im Jahre nach der Beringung. Es liegt also die Möglichkeit nahe, dass es beim Rotschwanz wie beim Trauerfliegenschnäpper »nomadisierende» Individuen gibt, die nicht zurückkehren. Das Rückkehrprozent im Jahre nach der Beringung wäre dann als Indikator der Sterblichkeit wertlos.

5) Das Alter von *Larus argentatus* wurde aus MARSHALLS Material unter Berücksichtigung von 2—3 Jahre alten und älteren Individuen berechnet.

6) Die Sterblichkeit von *Micropus melba* ist aus ARNS Tabelle S. 158, den beiden Spalten, berechnet.

7) Die umfassende Arbeit HICKEYS: Survival Studies of Banded Birds, erschien zu spät um berücksichtigt zu werden.

Muscicapa hypoleuca zeigt gute Übereinstimmung der Sterblichkeitsrate in verschiedenen Gebieten. Dabei ist zu berücksichtigen, dass das Material von Helgoland eine zu starke Sterblichkeit zeigen muss (S. 21). — Grösser sind schon die Unterschiede des Stars in England und in der Schweiz sowie des Kiebitzes in England und Holland. LACK & SCHIFFERLI halten diese Unterschiede für glaubwürdig und führen sie nicht auf Materialmängel zurück. Hat doch der Star in der Schweiz im Mittel grössere Bruten als in England.

Der Unterschied zwischen den englischen und holländischen Kormoranen ist sicher kein reeller. Das englische Material umfasst hauptsächlich geschossene Individuen (STUART), und eben die jüngeren Individuen werden leichter geschossen.

Generelle Schlussfolgerungen können aus Tab. 11 nur in beschränktem Masse gezogen werden. *Die Lebenserwartung ist bei den meisten Arten auffallend kurz.* Schon in der Reihe der *Passeres* sind aber die Unterschiede zwischen den Arten beträchtlich. *Es sind nicht immer die Grösseren, die länger leben:* der Star und der Trauerfliegenschnäpper haben dieselbe Lebenserwartung, und beide stehen hinter der Singammer, dem Buchfinken und *Chamaea fasciata.* Die Dürftigkeit des Primärmateriales kann aber die Ergebnisse für viele Arten verwischt haben.

Die Lebenserwartung der angeführten *Non-Passeres* übertrifft i.a. diejenige der *Passeres.* Ausnahmen bilden Arten (*Tyto alba, Anas platyrhynchos*), deren Sterblichkeitsprozent vorwiegend aus geschossenen Individuen berechnet worden ist, und so artifiziell zu hoch ist. Die Reihe der Watvögel zeigt gewaltige Unterschiede, die teilweise gut begründet zu sein scheinen (die hohe Lebenserwartung von *Haematopus ostralegus,* die niedrige von *Vanellus vanellus*).

Die hohe Lebenserwartung der beiden Seglerarten zeigt wiederum klar, dass die Lebenserwartung nicht immer parallel zu der Grösse der Vögel verläuft. Die grösseren untersuchten *Passeres* haben eine Lebenserwartung, dieweit unter derjenigen der Segler bleibt.

In einigen Fällen besteht eine auffällige Korrelation zwischen hoher Lebenserwartung und niedriger Eierzahl (die Segler, *Uria aalge*).

6. Höchstalter.

Drei Trauerfliegenschnäpper in meinem Untersuchungsgebiet wurden wenigstens 6 Jahre alt. Das grosse deutsche Ringmaterial (Vogelwarte Helgo-

land, Vogelwarte Radolfzell) umfasst keinen älteren als einen 8-jährigen. M. MAGNUSSON (Hasselfors, Schweden) schreibt mir indessen, dass ein von ihm beringter Trauerfliegenschnäpper als 15-jährig wiedergefunden worden ist[1].

So alt werden Kleinvögel nur selten in der Natur. Der Star wurde 16 Jahre (LOOS), ja, neulich wurde sogar ein 19-jähriger rückgemeldet (TEKKE), der graue Fliegenschnäpper 11 Jahre 9 Monate (FLOWER), das Rotkehlchen 11 (BURKITT), *Toxostoma rufum* 13 (BOGGS), *Quiscalus quiscula* 16 (GORDON), *Cassidix mexicanus* fast 13 (COOKE), *Richmondena carolinensis* 13 $^1/_2$ Jahre (GANIER). — In den geschützten Verhältnissen der Tiergärten werden die Vögel bekanntlich viel älter (siehe z.B. FLOWER).

Nach PEARL & MINER kann die Sterblichkeit der Tiere in verschiedene Typen eingeteilt werden: 1) Die Lebensdauer ist bei der Art mehr oder minder bestimmt; alle Individuen, die zu derselben Zeit geboren sind, sterben also ungefähr gleichzeitig, 2) die Sterblichkeit ist bei jedem Alter ungefähr gleich gross, 3) die Sterblichkeit ist weitaus am stärkesten bei den jüngsten Individuen, aber die wenigen, die ein gewisses Alter erreicht haben, haben eine hohe Lebenserwartung.

Die Vögel repräsentieren nach DEEVEY eine Zwischenform der beiden letzten Typen, indem die Sterblichkeit während der ersten Monate gross ist, danach aber viel niedriger und gleichzeitig konstant wird. Das hat schon Mrs. NICE bei der Singammer und später KRAAK, RINKEL & HOOGERHEIDE bei *Vanellus vanellus*, FARNER bei *Turdus migratorius* und LACK bei vielen Arten nachgewiesen. Nach KORTLANDT sinkt die Sterblichkeit des Kormorans während der zwei ersten Lebensjahre, erreicht aber dann einen konstanten Wert.

Wenn die Sterblichkeit des Trauerfliegenschnäppers unabhängig vom Alter 50 % bleibt, müssten theoretisch 32.667 Funde vorliegen, damit ein einziger 15-jähriger gefunden werde. Bei einem Wiederfundprozent von $^1/_2$ % setzt das voraus, dass 7.500.000 Trauerfliegenschnäpper beringt werden müssen. Beim Star ist das Wiederfundprozent etwas höher, sodass die Möglichkeit einen so Alten zu erhalten ein wenig günstiger ist.

Man muss sich indessen fragen, ob nicht die Funde sehr alter Kleinvögel doch ein Hinweis sein können, dass die Mortalitätsrate bei sehr alten Individuen vermindert wird. Erstens werden vielleicht die schwächeren Individuen in ihren ersten Lebensjahren ausgemerzt, zweitens muss man mit einer zunehmenden Immunität gegen Krankheiten, und drittens mit der steigenden Erfahrung der älteren Individuen rechnen. Die Frage ist aber sehr schwierig statistisch nachzuprüfen, da die älteren Jahresklassen in den Beringungsstatistiken zu klein werden.

---

[1] Nicht weniger bemerkenswert ist, dass der Vogel etwa 600 km nördlich des Ortes wiedergefunden wurde, wo er als Junges beringt worden war. Zusammen mit einem gleichartigen, obwohl nicht gleich sensationellen Fund (Teil I, S. 31) deutet dieser daraufhin, dass die Umsiedlungsdistanzen der Trauerfliegenschnäpper in Nordeuropa viel bedeutender sein können als in Mitteleuropa (Teil I, S. 51).

Kap. III. Die Gelegegrösse.

1. Die Gelegegrösse auf Lemsjöholm. Jährliche Schwankungen.

Das Material über die Gelegegrösse des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm (Tab. 12) ist nicht umfangreich. Es mag überhaupt schwierig sein, ein gleichzeitig grosses und ganz exaktes statistisches Material über die Gelegegrösse der Vögel zu erhalten. Fragebogenmaterial dürfte i.a. nicht einwandfrei der letzten Forderung gerecht werden. Muss man doch von einem einwandfreien Material verlangen, dass die Gelegegrösse sofort nach dem Abschliessen des Eierlegens bestimmt wird und dass die Beobachtungen gleichmässig über die ganze Saison verteilt sind, also nicht zum überwiegenden Teil aus den Ferien stammen, damit die früheren und späteren Gelege in richtigem Verhältnis zu einander stehen. Meine eigenen Daten kommen diesen Anforderungen nach.

Tabelle 12. Die Gelegegrösse des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm.

Gelegegrösse	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Mittel
1941						4	3			6,4
1942						3	2	1		6,7
1943					1	9	10	4		6,7
1944			2	1	2	8	11	2	1	6,3
1945		1	1	2	3	10	15	5		6,3
1946					6	13	14	2		6,3
1947		1		1	1	8	18	7		6,7
1948		1		1	2	15	13	3		6,6
1949				3	2	13	14	4		6,5
1950					2	17	11	1	1	6,4
		3	3	8	19	100	111	29	2	6,43
										n = 275

Die Tabelle zeigt *eine gewisse jährliche Variation der Gelegegrösse.* Diese Variation wird indessen verwischt von der in den verschiedenen Jahren ungleichen Zahl der erneuerten Bruten (deshalb lohnt sich kaum eine variationsstatistische Behandlung des Materiales). Der Anteil der G/8 ist indessen ein wichtiger Hinweis. Im Jahre 1947 waren sie auffallend zahlreich und gleichzeitig waren die G/7 mehr als zweimal zahlreicher als die G/6, was sonst nie der Fall gewesen ist.

Der Grund der Variation ist nicht klar. Ich habe versucht eine Abhängigkeit von der Legezeit nachzuweisen ohne zu einem eindeutigen Ergebnis zu gelangen.

Infolge einer Kältewelle 22.—24. V. machten die eierlegenden Weibchen eine Pause, ehe sie weiterlegten. Die Grösse dieser Gelege war indessen durch-

aus normal (4 G/7 und 1 G/8). Die Kälte hat also kaum einen sehr grossen Einfluss ausgeübt.

Jährliche Variation der Gelegegrösse ist von MOREAU (zit. nach LACK) bei verschiedenen Arten, von LACK (1948 b, c, 1949 a) beim Star, Rotkehlchen und Rotschwanz sowie von LEWIS (1939) und BERGMAN (1939 a) bei der Eiderente festgestellt worden. Es kann auch an die grossen Gelege gewisser nordischer Vogelarten in Lemmingjahren erinnert werden.

Um einen eventuellen Einfluss der Bonität des Nistbiotops auf die Gelegegrösse nachzuweisen, wurden die Biotope in hainartige (auch Parks) und sonstige eingeteilt. Die Grenze ist natürlich unscharf, da die Reviere eine mosaikartige Zusammensetzung von verschiedenen Biotoptypen sein können. Das Ergebnis ist in Tab. 13 dargestellt.

Tabelle 13. Gelegegrösse des Trauerfliegenschnäppers in verschiedenen Biotopen auf Lemsjöholm bis einschliesslich 1949.

Gelegegrösse	2	3	4	5	6	7	8	9	
Hainartig	—	3	4	5	33	42	15	—	n = 102 M = 6,5
Andere	3	—	4	12	50	58	13	1	n = 141 M = 6,4

Ein Unterschied scheint nicht zu bestehen. Man muss auch bedenken, dass nicht die Bonität, ja kaum einmal die Nahrungsmenge, allein bestimmt wie leicht der Vogel seine Nahrung findet.

Nach WOLDA (1929) und BERNDT (1938) ist die Gelegegrösse der Kohlmeise in Nadel- und Auenwald verschieden. In WOLDAS Untersuchungsgebiet waren die Gelege in Auenwald grösser, in BERNDTS umgekehrt diejenigen in Nadelwald. WOLDA (1923) fand auch, dass die Gelege der Blaumeise in Biotopen auf schweren Tonböden beträchtlich grösser waren als auf Sandböden.

Über den physiologischen Mechanismus, der die Gelegegrösse regelt, wissen wir wenig. Zulegen oder Fortnahme von Eiern auch wenn es in einem frühen Stadium des Legens geschieht, beeinflusst beim Trauerfliegenschnäpper kaum die Eierzahl (BERNDT 1943, v. HAARTMAN 1947, sowie einige spätere Beobachtungen). Dasselbe trifft auch für *Passer montanus* (EISENHUT & LUTZ, vgl. jedoch LAVEN 1940 b), *Agelaius phoeniceus* (EMLEN), *Corvus brachyrhynchos* (EMLEN) u.s.w. zu. Eier von *Molothrus ater* in Singammernestern setzen nicht die Zahl der Ammereier herunter (NICE). — Andere Arten verhalten sich bekanntlich in einer anderen Weise (vgl. die Zusammenfassungen von STRESEMANN und LAVEN 1940 b). Solche Arten werden von COLE »indeterminate layers» genannt, im Gegensatz zu den oben erwähnten »determinate layers». Ein endgültiges Urteil darüber, welche Vögel zu den beiden Gruppen gehören, ist aber z.Z. unmöglich. Die Watvögel wurden oft als »determinate layers» angesehen, aber ein gekäfigter *Actitis hypoleucos* von AHLQVIST (münd-

liche Mitteilung) legte 15 unbefruchtete Eier in kürzeren oder längeren Intervallen, z.B. 30. V., 1., 2., 4., 6., 7., 10. und 11. VI. In dieselbe Richtung weisen die Beobachtungen von SALOMONSEN (1939) bei der Silbermöwe.

2. *Gelegegrösse und Jahreszeit. Erneuerte Bruten.*

Die frühen Gelege des Trauerfliegenschnäppers sind deutlich grösser als die späten (vgl. Tab. 14). Zu einem ähnlichen, obwohl nicht so sicheren Ergebnis gelangen BERNDT & FRIELING. Es scheint als ob *die Eierzahl in den Gelegen, die nach den ungefähr 10 ersten Legetagen begonnen sind, deutlich niedriger wäre als die der früheren.* Es fragt sich ob dies davon abhängt, dass die erneuerten Bruten später zahlreicher werden. Mein Material über erneuerte Bruten ist leider nicht gross.

♀ 50781, 1943, hatte am 29. V. 6 Eier (erstes am 24. V. gelegt). Es ist möglich, dass das Legen noch nicht abgeschlossen war. Am 6. VI. begann es 300 m vom ersten Platz aufs neue ein G/6 zu legen.

♀ 26064, 1950, brütete schon 6 Eier als es gefangen wurde, und am 9. VI. das Gelege verliess. Am 15. IV. wurde ein G/6 etwa 100 m davon angefangen.

Tabelle 14. Grösse von Trauerfliegenschnäppergelegen auf Lemsjöholm, die am ersten, zweiten u.s.w. Tag der Nistsaison begonnen worden sind.

Tag des	Gelegegrösse									
Eierlegens	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Mittel
1.						4	6	7	1	7,3
2.						1	2	1		7,0
3.		1				5	1	3		6,3
4.		1				1	14	1		6,7
5.					1	5	11	2		6,7
6.			1			9	7	2		6,5
7.				1		8	13	3		6,7
8.					2	2	7	3		6,8
9.				1	2	5	14	2		6,6
10.					3	9	8	1	1	6,5
11.					2	9	9			6,4
12.			1	1	1	1	1	2		5,9
13.					1	7	2			6,1
14.			1			1	1			5,3
15.						5	1	1		6,4
16.						7	6	1		6,6
17.							3			6,0
18.				1	2	2	2			5,7
19.						2				6,0
20.—24.			1		3	4				5,3
25. und später			1	3	2	7				5,1

♀ 53497, 1950, brütete 6 Eier, wurde gefangen und verliess danach (wahrscheinlich am 31. V. nachmittags) das Nest. Erneuerung der Brut (G/5) fing am 7. VI. an, kaum 500 m davon entfernt.

♀ 53501, 1950, legte 7 Eier, die schon ausgebrütet waren, als das Gelege (nach dem 20. VI.) geplündert wurde. Ein neues Gelege (G/6) wurde etwa am 28. VI. (berechnet nach dem Schlüpfdatum) angefangen.

Die Periode von schnellem Zuwachs der Oocyten (vgl. STIEVE) scheint beim Trauerfliegenschnäpper etwa 5 Tage zu beanspruchen (v. HAARTMAN 1950 b). Daher dauert die Zeit zwischen Plünderung und Erneuerung eines Geleges wohl immer wenigstens 5 Tage (vgl. die Beispiele oben). Es ist also äusserst unwahrscheinlich, wenn auch nicht unmöglich, dass ein während der zehn ersten Legetage angefangenes Gelege erneuert ist. Je später, umso zahlreicher werden die erneuerten Gelege. Einen sehr grossen Anteil der Gelege machen sie kaum jemals aus, da die Brutverluste beim Trauerfliegenschnäpper nicht sehr hoch sind (etwa 20 % aller Bruten, vgl. S. 38; von diesen werden sicher nicht alle erneuert). Es ist also vermutlich so, dass die späten Gelege eine kleinere Eierzahl haben, unabhängig davon, ob sie erneuert sind oder nicht. Vielleicht enthalten die erneuerten Gelege darum weniger Eier, weil sie später gelegt worden sind.

Unter den 4 sicher erneuerten Bruten gab es keine besonders kleinen. Diese entstehen wahrscheinlich aus anderen Gründen. Drei G/2 und G/3 wurden so früh begonnen, dass es sich unmöglich um Erneuerung handeln konnte:

♀ 50797 legte i.J. 1943 ein G/7, 1944 ein G/6 und 1945 ein G/3. Das erste von diesen 3 Eiern wurde am 28. V. gelegt. Am 30. brütete das Weibchen; zwei Junge schlüpften. Das erste Gelege i.J. 1945 wurde am 23. V. angefangen.

♀ 55803, 1945, fing an in einem Nistkasten zu bauen, siedelte aber bald um (Entfernung 0,6 km). Am 26. V. wurde das erste Ei gelegt, es folgte eine Pause am 27. und 28. V. Am 29. V. wurde das zweite und zugleich letzte Ei gelegt. Ein Junges schlüpfte.

♀ 53358, 1947, legte das erste Ei am 23. V. Am 24. V. wurde kein Ei gelegt, am 25. V. das zweite und zugleich letzte. Kein Junges schlüpfte. — Das erste Gelege wurde i.J 1947 am 21. V. angefangen.

Die Verminderung der Gelegegrösse mit dem Fortschreiten der Nistsaison kann kaum so erklärt werden, dass die jungen Weibchen später nisten und kleinere Gelege haben. Die Nistzeiten junger und alter Weibchen unterscheiden sich kaum (Teil I, S. 36). Die Gelegegrösse junger und alter Weibchen wird im folgenden Abschnitt erörtert.

TOLENAAR sowie LACK (1948 b, c) und SILVA haben bei verschiedenen holländischen bzw. englischen *Passeres* eine eigentümliche Saison-abhängigkeit der Gelegegrösse gefunden. Gelege, die vor der letzten Aprilwoche gelegt werden, sind kleiner als diejenigen, die im Mai gelegt werden. Später folgt

eine Verminderung der Gelegegrösse. Arten, die erst Ende April anfangen zu legen (und das tun die meisten untersuchten Arten auf dem Kontinent) legen sofort maximale Gelege.

Die physiologische Regulation der Saisonvariation ist nicht klar. U.a. hat man an die Tageslänge gedacht. Das wäre denkbar in Gebieten, wo die Nistzeit sehr ausgedehnt ist, und die Unterschiede in der Tageslänge also verhältnismässig gross werden. Es ist aber fragwürdig ob die Verlängerung der hellen Tageszeit während einer etwa zehntägigen Periode eine sinkende Gelegegrösse bedingen könnte.

3. Gelegegrösse und Alter.

Tab. 15 zeigt die Eierzahl aller Weibchen, die mehr als einmal im Gebiet genistet haben. Wegen des grossen Anteils der »nomadisierenden» Weibchen, die nur einmal im Gebiet nisten, ist das Material ziemlich gering. Zwei Probleme fesseln besonders: verändert sich die Gelegegrösse mit steigendem Alter des Weibchens und bleibt sie bei demselben Weibchen innerhalb gewisser Grenzen konstant?

Nun kehren ja die »ortstreuen» Weibchen i.a. ihr Leben lang zum ersten Nistort zurück. Haben wir es mit einem mehrjährig im Gebiet angetroffenen Weibchen zu tun, kann man also vermuten, dass sein erstes im Gebiet angetroffenes Nest wirklich sein Erstes überhaupt ist. Ein solches Weibchen muss aber nicht einjährig sein, da ein Teil womöglich erst mit dem zweiten Jahr zur Brut schreitet (vgl. S. 42).

Tab. 15 *widerspricht einer vielleicht zu erwartenden Steigerung der Eierzahl bei höherem Alter.* Unter den erstmalig nistenden Weibchen (von denen auf jeden Fall ein grosser Teil einjährig ist) gibt es auffallend viele mit 8 oder 7 Eiern, und die mittlere Gelegegrösse liegt so wenig unter derjenigen der älteren Weibchen, dass wohl Zufall der Grund dafür sein kann.

Kluijver und Ruiter haben gefunden, dass einjährige Stare bzw. Rotschwänze im Mittel kleinere Gelege haben als ältere. Die Ergebnisse von Mrs Nice bei der Singammer waren nicht eindeutig. Lack glaubt, die Erscheinung sei »probably general». Mehr Material ist indessen notwendig.

Die Frage, ob dasselbe Weibchen (innerhalb gewisser Grenzen) eine konstante Eierzahl in nicht-erneuerten Bruten hat, wird von Lack bejaht. Er betrachtet die Konstanz als Beweis der erblichen Festlegung der Gelegegrösse (so wie ich die konstante Ortstreue oder Nicht-ortstreue der Trauerfliegenschnäpperweibchen als einen Hinweis einer erblichen Bedingung dieser Verhaltensweisen betrachtet habe, vgl. Teil I).

Es gibt Weibchen (Tab. 15), die eine ziemlich konstante Eierzahl gelegt haben (z.B. ♀ 55941 und ♀ 53497). Die mittlere Differenz der verschiedenen

Tabelle 15. Gelegegrösse der Weibchen, die mehrmals im Gebiet angetroffen worden sind. ? = hat im Gebiet genistet, aber Gelegegrösse unbekannt. * = jung beringt.

Nummer	Jahr des Nistens					Nummer	Jahr des Nistens				
	1.	2.	3.	4.	5.		1.	2.	3.	4.	5.
54448*	5	7				53340	7	7			
51012*	6					53342	7	7			
40555	6	8	7	7		53343	8		6		
50797	7	6	3			53344	8	?			
54401	7	6	7			53347	6	?			
54458	8	?	7	?		53348	7	6			
55826	?	7				53349	6			6	
55844	8		8	6		53355	7		7		
55876	6	6				53360	8		?		
55914	6	7				53377	6	6			
55922	7	7				53489	6	7			
55937	7	7				53497	6	6	6		
55941	8	8	7	8	7	53499	6		6		
55942	5		7			53501	5	8	7		
						Mittel	6,6	6,8	6,5	6,8	
								6,7			

Gelege desselben Weibchens beträgt 0,9 Eier, diejenige zweier beliebiger Gelege der in Tab. 15 Angeführten 1,1 Eier. Der Unterschied ist kaum signifikant.

Beobachtungen von WEITNAUER sowie LACK und ARN deuten auf eine individuelle Konstanz der Gelegegrösse bei den Seglern. Nach LACK (1948 b) sollen beim Star die Differenzen der Eierzahlen desselben Weibchens kleiner sein als diejenigen zweier beliebiger Weibchen. Mehr Material über verschiedene Arten ist aber dringend notwendig. — Eine Konstanz kann dadurch vorgetäuscht werden, dass dasselbe Weibchen eine mehr oder weniger konstante Legezeit hat; wirkt doch die Legezeit auf die Gelegegrösse ein.

4. Geographische Variation der Gelegegrösse.

Wir haben gesehen, dass die Zahl der erneuerten (in südlicheren Gebieten wohl auch zweiten) Bruten die mittlere Gelegegrösse beeinflusst. Diese Fehlerquelle kann indessen beim Vergleich von Material aus verschiedenen Gebieten nicht beseitigt werden. Wenigstens beim Trauerfliegenschnäpper lassen sich die erneuerten Bruten i.a. nicht von den übrigen unterscheiden. Nach dem Verlust des Geleges siedeln die meisten Trauerfliegenschnäpperweibchen um. Weibchen, die ausserhalb des untersuchten Gebietes genistet haben und nach hier übergesiedelt sind, können vom Beobachter unmöglich als solche identifiziert werden.

Aus Schweden liegt eine Statistik von ENEMAR vor über die Gelegegrösse im Kumla-Gebiet in Närke, mittleres Schweden (Tab. 16). Die Gelege von 3 und 4 Eiern waren angeblich erneuert. Eine Begründung wird indessen nicht gegeben, und so muss das ganze Material mit meinem Ganzen verglichen werden.

Tabelle 16. Gelegegrösse des Trauerfliegenschnäppers in Schweden (Närke, ENEMAR) und Finnland (Lemsjöholm).

	Gelegegrösse								
	2	3	4	5	6	7	8	9	
Schweden	—	2	1	8	22	26	5	—	n = 64 M = 6,3
Finnland	3	3	8	19	100	111	29	2	n = 275 M = 6,4

Die Übereinstimmung der beiden Gebiete ist sehr gut. G/8 scheinen in beiden die grössten zu sein, die in nennenswerter Zahl vorkommen.

Herr M. MAGNUSSON, Hasselfors, Schweden, der zahlreiche Trauerfliegenschnäpper beringt hat, schreibt mir, dass die mittlere Grösse der beringten Jungbruten i.J. 1948 5,9 war. Das dürfte einer mittleren Gelegegrösse von etwa 6,4 Eiern entsprechen.

Aus Deutschland liegen bisher wenige statistische Angaben über die Eierzahl des Trauerfliegenschnäppers vor. BERNDT und FRIELING geben Auskunft über Gelege- und Jungbrutengrösse in einem Gebiet in der Nähe von Leipzig. Die mittleren Werte für Eier und Junge sind indessen nach diesem Material fast dieselben, was unnatürlich erscheint. Vielleicht wurde die Eierzahl relativ öfter in späteren Gelegen bestimmt? Nimmt man an, dass die Jungenzahl etwa 90 % der Eierzahl ist (vgl. S. 36) entspricht das Mittel 5,9 Junge etwa 6,6 Eiern. Werden noch die beobachteten Gelege mit ihrem Mittel von 6 Eiern berücksichtigt, ergibt sich ein korrigierter Wert der Gelegegrösse von etwa 6,3—6,4 Eiern, also wie in Nordeuropa.

Tabelle 17. Eier- und Jungenzahl des Trauerfliegenschnäppers nahe bei Leipzig (BERNDT & FRIELING).

Eier bzw. Junge	3	4	5	6	7	8	
Gelege	1	5	11	21	8	9	n = 55 M = 6 korrigiert 6,3—6,4
Jungbruten	1	5	18	53	17	2	n = 96 M = 5,9

TRETTAU und MERKEL geben Auskunft über die Zahl der bei der Beringung festgestellten Jungen in Gimmel, Schlesien. Nur in einem einzigen von fünf Beobachtungsjahren wurden neun Junge festgestellt. Die mittlere Zahl der Jungen war 5,8. Unter Voraussetzung, dass dies 90 % der Gelegegrösse ausmacht, erhalten wir für Gimmel eine korrigierte Gelegegrösse von etwa 6,4 Eiern.

Aus England liegt Material aus dem Wald Forest of Dean vor (CAMPBELL 1949, 1950). Einige zweite Bruten wurden hier festgestellt. Erneuerte Gelege »could be distinguished as no other pairs were in position to have genuine second clutches».

Tabelle 18. Eierzahl des Trauerfliegenschnäppers in Forest of Dean, England (CAMPBELL).

Gelegegrösse	3	4	5	6	7	8	9	10	
Erste Bruten	—	—	2	15	47	46	12	1	n = 133 M = 7,3
Erneuerte »	—	—	6	2	2	—	—	—	
Zweite »	2	4	6	—	—	—	—	—	n = 12 M = 4,3

Die mittlere Eierzahl ist um fast eins grösser als in den übrigen Teilen Europas, die G/9 nicht selten und ein G/10 wurde gefunden, was sonst nur beim Zusammenlegen zweier Weibchen beobachtet wurde (BERNDT 1936, HUMMITZSCH & KÜHN, POLLKLÄSENER).

Das Material CAMPBELLS deutet darauf, *dass die Gelegegrösse in England höher als in Nord- und Mitteleuropa ist.* Statistische Beobachtungen aus anderen Teilen Englands wären indessen sehr erwünscht. In der Regel steigt ja die Gelegegrösse nach dem Norden zu, vorzugsweise als phylogenetische Anpassung an die grössere Tageslänge, die das Auffüttern einer grösseren Jungenzahl erlaubt (HESSE, LACK 1947). Ausserdem steigt die Gelegegrösse in Europa oft von Westen nach Osten (GROTE, LACK 1947). Der Trauerfliegenschnäpper als eventuelle Ausnahme von diesen Regeln könnte Gegenstand für eine fesselnde Analyse der Evolution der Gelegegrösse bieten.

Kap. IV. Verlust von Eiern und Jungen.

1. Die Beziehung zwischen Gelegegrösse und Jungenzahl.

Tab. 19 zeigt die Zahl der flüggen Jungen aus Nestern mit verschiedener Gelegegrösse. Die Nester wurden in den letzten Tagen vor und einige Zeit nach dem Flüggewerden der Jungen untersucht, damit spät gestorbene Junge erfasst werden. Nur Gelege, bei denen wenigstens ein Junges flügge geworden ist, sind einbegriffen.

1,149 Eier ergaben insgesamt 999 flügge Junge, d.h. 87 %. Dieser Prozentsatz scheint mehr oder weniger *unabhängig von der Gelegegrösse zu sein.* Um zu wissen, ob das auch bei aussergewöhnlich hoher Eierzahl zutrifft, wäre allerdings künstliche Vergrösserung einer Anzahl von Gelegen durch Zulegen von Eiern notwendig.

Die relativen Verluste vom letzten Legetag bis zum Flüggewerden der Jungen blieben unabhängig von der Gelegegrösse konstant bei einer Reihe

Tabelle 19. Gelegegrösse und Zahl der flüggen Jungen des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm.

		Gelegegrösse								
		2	3	4	5	6	7	8	9	
Flügge Junge	1	1			1			1		3
	2		1	1						2
	3		1	2	3	1	1			8
	4			1	2	8	6		1	18
	5				7	20	8	1		36
	6					29	24	7		60
	7						35	8		43
	8							5	1	6
		1	2	4	13 82 %	58 89 %	74 88 %	22 82 %	2	

von anderen *Passeres: Erithacus rubecula* (LACK 1946 b), *Sturnus vulgaris* (LACK 1948 b), *Turdus ericetorum* (SILVA), *Phoenicurus phoenicurus* (LACK 1949 a) und *Turdus merula* (LACK 1949 a). Alle diese Arten haben Gelege, deren Grösse deutlich unter zehn liegt. Die Meisen, die sehr grosse Gelege haben, sollen sich in anderer Weise verhalten (LACK 1949 a). — Bei *Nyroca fuligula*, die gewaltige Gelege haben kann, die durch Zusammenlegen mehrerer Weibchen entstehen, sind die Verluste in den grössten Gelegen durch Herausrollen von Eiern unverhältnismässig hoch (v. HAARTMAN 1945).

2. *Die Verluste in »erfolgreichen» Bruten.*

Ich habe mein Material aus den Jahren 1941—1947 bearbeitet. Im Jahre 1948 wurden Verfrachtungsversuche durchgeführt, die zu gewissen Eingriffen in die Bruten gezwungen haben, und in den beiden letzten Jahren sind die Verhältnisse durch Plünderung von vielen Nestern chaotisch geworden.

Insgesamt wurden in Gelegen, von denen wenigstens ein Junges flügge wurde, 916 Eier gelegt, deren Schicksal weiter verfolgt werden konnte. Folgende Verluste wurden festgestellt:

42 faule Eier.
10 Eier, die an die Kante des Nestes gerollt waren.
1 Ei, das ausserhalb des Nistkastens gelegt worden war.
1 Ei, das von mir zerstört wurde.
23 tote Junge.

Insgesamt wurden also 77 Verluste festgestellt. Die Zahl der flüggen Jungen betrug indessen nur 789. Es gibt also ein Defizit von 50 Verlusten, die auf unbekannte Weise entstanden sind. Ich vermute, dass die Zahl der faulen Eier tatsächlich grösser war als

die von mir festgestellte. Ich habe nämlich nicht immer die kleinen Jungen gezählt, noch weniger entfernt, um zu sehen ob faule Eier im Neste waren. CAMPBELL fand in England auf 138 Gelege des Trauerfliegenschnäppers (mit 7 Eiern pro Gelege macht das 966 Eier) 70 faule Eier, also bedeutend mehr als in den Lemsjöholmer Gelegen.

Es wird oft behauptet, dass die Zahl der faulen Eier von klimatischen Umständen abhängt. So erfroren nach MUSSELMAN viele Gelege von *Sialia sialis* bei schweren Frösten im April, als die meisten Gelege schon vollzählig waren. DELMÉE fand, dass Rückschläge des Winters das Erfrieren zahlreicher Kohlmeiseneier verursachten.

Im Mai 1944 herrschte auf Lemsjöholm während einiger Tage so kaltes Wetter, dass die eierlegenden Weibchen eine Pause machten, um später die restlichen Eier zu legen. Diese Gelege wiesen keine besonders grosse Zahl von faulen Eiern auf. Man muss also annehmen, dass wenigstens die noch nicht bebrüteten Eier ziemlich kälteresistent sind.

3. Brutverlust.

Unter »erfolgreichen» und »verlorenen» Bruten verstehe ich im Folgenden (vgl. Tab. 20) Bruten, von denen wenigstens ein Junges bzw. kein einziges flügge geworden ist.

Tabelle 20. Erfolgreiche und verlorene Bruten des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm.

	Erfolgreiche	Verlorene		Erfolgreiche	Verlorene
1941	8	3 = 27 %	1947	37	8 = 18 %
1942	11	3 = 21 %	1948	32	9 = 22 %
1943	27	6 = 18 %	1949	16	34 = 68 %
1944	26	6 = 19 %	1941—1949	231	81 = 26 %
1945	39	5 = 11 %	1941—1948	215	47 = 18 %
1946	35	7 = 17 %			

In den Jahren 1941 und 1942 war die Zahl der Gelege so klein, dass das Prozent der Erfolgreichen und Verlorenen ziemlich bedeutungslos ist. In den fünf Jahren 1943—1947 war das Prozent relativ konstant. Im Jahre 1948 wurden die Verluste durch Experimentieren (Transportversuche) etwas gesteigert. In den Jahren 1949 und 1950 endlich waren die Verluste durch Plünderungen seitens böser Knaben katastrophal.

Im Sommer 1949 trugen auch Plünderungen seitens des Wendehalses zum schlechten Ergebnis bei, da 12 Nester mit Eiern zerstört wurden. Im Jahre 1946 zerstörten die Wendehälse 3 Gelege, i.J. 1950 zwei vollgebaute Nester, von denen vermutlich das eine Eier enthalten hat. In den übrigen Jahren haben sie höchstens vor dem Legebeginn der Fliegenschnäpper das Nestmaterial aus den Nistkästen hinausgeworfen.

Gewisse Verluste sind direkt oder indirekt von mir verursacht worden. Ihre Zahl war 1941—1948 etwa 9, 1941—1949 etwa 11. Bleiben diese samt den i.J. 1949 von Knaben geplünderten 16 Gelegen unberücksichtigt, sind 54 von 274 Bruten verloren gegangen, d.h. etwa 20 % (auch die noch nicht vollzähligen Gelege sind einberechnet). Diese Zahl mag als etwaiges »Normalprozent» für mein Gebiet betrachtet werden können.

Die Gründe für die Brutverluste waren folgende (in Klammern die Zahl der Fälle, die direkt oder indirekt von mir verursacht worden waren):

Das Weibchen (bzw. beide Gatten) verschwunden	20 (2)
Von Menschen geplündert	32 (5)
Von Wendehälsen geplündert	15
Wahrscheinlich von *Lanius collurio* geplündert (das Dach des Nistkastens war offen geblieben)	1 (1)
Gelege mit nur faulen Eiern	5 (1)
Nistkasten von Kühen niedergeworfen	3
Nistkasten aus anderen Gründen niedergefallen	3 (1)
Junge von *Vipera berus* getötet	1
Junge wegen abnormen Verhaltens des transportierten Männchens verhungert (v. HAARTMAN 1950 c)	1 (1)
Das Weibchen legt, das Männchen bezieht ein Nebenrevier, ein fremdes Männchen besetzt den Nistkasten	1

Wenn man von den Plünderungen *seitens der Menschen* absieht, sind die wichtigsten Gründe für die Gelegeverluste *die Sterblichkeit der Weibchen* (S. 23) und *die Plünderungen seitens der Wendehälse.*

Ein Wendehalspaar begnügt sich nicht mit der Entleerung seiner zukünftigen Bruthöhle, sondern plündert oft mehrere Nistkästen — um dann vielleicht in einer natürlichen Höhle zu nisten. Am 18.—19. Mai 1949 verwüstete ein einziges Paar eine grosse Zahl von Nistkästen in dem Park um das Hauptgebäude, wie die folgenden Aufzeichnungen zeigen:

Nistkasten O (vgl. Karte 1). 18. V. Nest, wahrscheinlich mit Eiern. Beide Trauerfliegenschnäpper warnen heftig wenn die Wendehälse den Nistkasten besuchen. Am 19. V. ist nur das Trauerfliegenschnäppermännchen da.

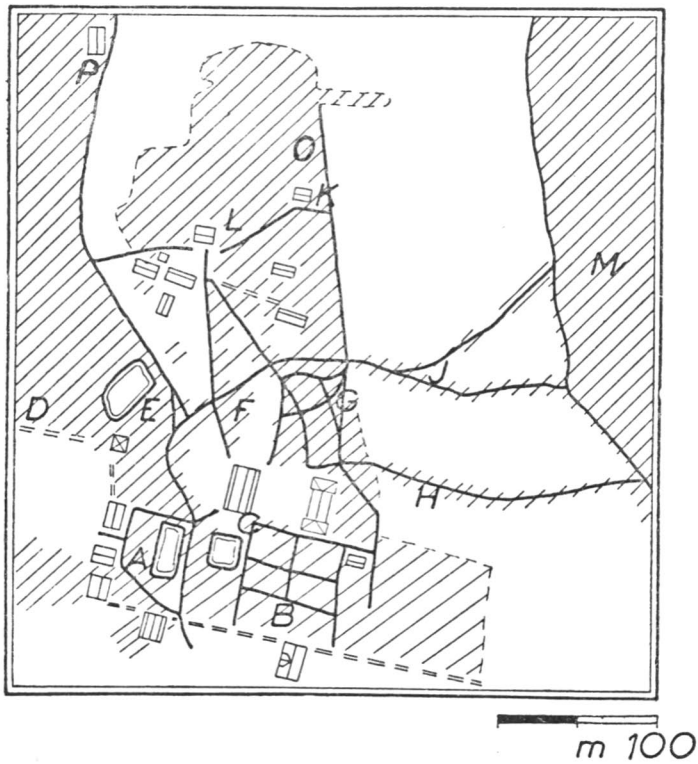
Nistkasten F. 19. V. Beide Trauerfliegenschnäpper warnen um 6 Uhr heftig beim Auftauchen eines Wendehalses. Das Nest wird um 8 Uhr kontrolliert und ist aufgerissen. Es war fertig, enthielt aber keine Eier. Am folgenden Tage war schon das Nest wieder fast fertig; beide Gatten blieben am Platze.

Nistkasten B. Ungepaartes Männchen. Ein Wendehals besucht am 19. V. den Nistkasten, tut aber keinen Schaden weil er leer ist.

Nistkasten E. Ungepaartes Männchen. Ein altes Meisennest im Nistkasten wird am 19. V. oder möglicherweise am 20. V. von Wendehälsen herausgeworfen.

Nistkasten G. Das Nest enthält am 19. V. 2 Eier. Das Weibchen wird in der Nähe um 9 Uhr gesehen. Um 12 Uhr sind Eier und Nestmaterial herausgeworfen.

Nistkasten J. Das Nest wenigstens annähernd fertig. Am 19. V. um 12 Uhr wird das



Karte 1. Das Park- und Gartengelände in der Umgebung des Hauptgebäudes auf Lemsjöholm. Weiss: Wiesen und Felder. Schraffiert: Wald, Park oder Obstgarten. Dicke Striche: Wege. Mit doppeltem Umriss: Teiche. Die Nistkästen sind mit grossen Buchstaben bezeichnet.

Nest von einem Wendehals besucht, der jedoch nicht den Kasten ausräumt. Beide Trauerfliegenschnäpper warnen heftig.

Nistkasten K. Leerer Nistkasten, keine Fliegenschnäpper. Wird von Wendehälsen am 19. V. inspiziert.

Nistkasten L. Nest fertig, keine Eier. Am 19. V. um 13 Uhr von Wendehälsen ausgeräumt. Am 20. V. wieder fertig gebaut.

Nistkasten P. Trauerfliegenschnäpper anwesend, aber noch kein Nest. Ein verlassenes Meisennest mit einigen Eiern fand sich in dem Kasten. Er wird von den Wendehälsen am 19. V. ausgeräumt. Es ist allerdings nicht sicher ob es dasselbe Paar ist, das die übrigen Plünderungen ausgeführt hat.

Man sieht also, dass der i.a. sehr schnell vorübergehende Besuch der Wendehälse in einem Kasten keinen Schaden verursacht, wenn die Fliegenschnäpper noch nicht gelegt haben. Ein zerstörtes Nest, das keine Eier enthalten hat, wird sehr schnell neu gebaut. Ein Weibchen, das bei der Plünderung Eier hat, verlässt aber den Platz. Infolge der Plünderungen am 18.

und 19. V. (die auch anderswo auf Lemsjöholm stattfanden) wurden am 19. V. viele ungepaarte Weibchen festgestellt. In einem Fall wurden nur die Eier von den Wendehälsen hinausgeworfen, während das Nest intakt blieb. Das Weibchen setzte das Eierlegen mit dem normalen Intervall von 1 Tag fort. Im Jahre 1946 wurde beobachtet, dass ein Trauerfliegenschnäpperweibchen am Tage nach der Plünderung sein Ei auf den kahlen Fussboden des Nistkastens legte. Am folgenden Tag war der Kasten wieder ganz leer, offenbar noch einmal von den Wendehälsen geplündert. Das Weibchen war verschwunden.

Von der Kreuzotter (*Vipera berus*) als Nestplünderer habe ich zwei Beobachtungen. Eine Brut mit fast flüggen Jungen wurde von einer Otter vollständig geplündert. Ihr war gelungen den Nistkasten (170 cm über dem Boden) von einem Strauch aus, der vor dem Kasten wuchs, zu erreichen. In einem anderen Falle hatte eine Otter ein oder zwei Junge verschluckt, als ich sie in einem Strauch vor dem Nistkasten hängend entdeckte. In ein Paar Fällen habe ich Kreuzottern an Wurzeln von Bäumen gesehen, wo Nistkästen unerreichbar hingen. Vermutlich wurden die Schlangen von den Lautäusserungen der Jungen an den Platz gelockt.

Der Verlust von Nestern ohne Eier sei noch kurz besprochen. Wenn mehrere Nistkästen bei einander hängen, kann ein Trauerfliegenschnäpperweibchen das Nest in einem fertig machen und dann nach einem anderen Kasten übersiedeln um ein neues zu bauen.

In vielen Fällen haben Weibchen ohne sichtbare Ursache schon mehr oder minder fertiggebaute Nester verlassen. Bisweilen wurden neue Weibchen sofort am Platze angetroffen, aber es ist unwahrscheinlich, dass diese die ersten Weibchen verdrängt hätten.

Der Verlust eines Nestes, in dem keine Eier sind, braucht nicht zur Umsiedlung des Weibchens führen. Oft wird ein neues Nest sehr schnell gebaut (vgl. S. 38). Die Zerstörung von Nestern ohne Eier bedeutet in populationsdynamischer Hinsicht sehr wenig, es sei denn, dass das Legen des Weibchens etwas verspätet, und die Eierzahl also etwas herabgesetzt wird.

4. Vergleich mit anderen Arten.

Die Eier in nicht total verlorengegangenen Gelegen des Trauerfliegenschnäppers ergaben 87 % flügge Junge; von den Gelegen gingen 1941—1948 nur 18 %, 1941—1949 26 % verloren. Die flüggen Jungen machen also etwa 64 % bis 71 % von den gelegten Eiern aus.

Schon Mrs Nice fand in einer Zusammenfassung der damals erschienenen Literatur, dass verhältnismässig viele Eier der Höhlenbrüter (etwa 65 %) flügge Junge ergeben. Das Prozent der flüggen Jungen bei offen nistenden Kleinvögeln liegt bedeutend niedriger (bei etwa 43 %).

Tab. 21 fasst die Verhältnisse bei einigen gut untersuchten Höhlenbrütern zusammen. Die Variation bei den verschiedenen Arten sowie in den verschie-

Tabelle 21. Fortpflanzungserfolg bei Höhlenbrütern. * = Schutzgebiete.

Art	Autor	Eier	Flügge	Gelege	Erfolgreiche
Sialia sialis	Mc Atee	74*	66 = 91,2 %		
	Kuerzi	33	17 = 51,5 %		
	Laskey	1036	554 = 53,5 %	102	67 = 65,7 %
	Musselman	1223	839 = 68,6 %		
	Smith	54	25 = 46,3 %		
	Walkinshaw	203	127 = 62,5 %	50	33 = 66 %
	Low	754	548 = 72,7 %		
Iridoprocne bicolor ...	Baumgartner	75	59 = 78,7 %		
	Chapman	469	334 = 71,2 %		
	Kuerzi		72,9 %		
	Low	1406	694 = 49,4 %		
	Shelley	184	124 = 67,4 %		
	Walkinshaw	24	17 = 70,8 %	6	4 = 66 %
	Weydmeyer	363	340 = 93,7 %		
Troglodytes aedon	Mc Atee	469*	399 = 83,7 %		
	Kuerzi	211	118 = 55,9 %		
	Walkinshaw	333	161 = 48,3 %	64	35 = 54,7 %
	Kendeigh 1934			133	68 %
Protonotaria citrea ...	Walkinshaw	413	100 = 25,7 %	121	28 = 23,1 %
	»	163	100 = 61,4 %	36	25 = 69,4 %
Passer montanus	Boyd			64	42 = 65,6 %
Parus atricapillus	Odum	74	53 = 72 %		
» major	Buxton	87	51 = 59 %		
» caeruleus	Kenrick	286	128 = 44,8 %		
» major, caeruleus, Sturnus vulgaris ...	Huxley	451*	326 = 72,3 %		
Parus major, caeruleus, palustris, Sitta europaea	Mogall			332	231 = 71,8 %
Parus major, caeruleus, atricapillus	Soveri			38	36 = 94,7 %
Muscicapa hypoleuca...	1941-47, L. v. H.	1074	789 = 73,5 %	221	183 = 82,8 %
Sturnus vulgaris	Mc Atee	472*	410 = 84,5 %		
Sturnus vulgaris, frühe	Lack	7328	5662 = 77 %	2185	1998 = 91,5 %
späte	»	3229	2261 = 70 %		
Sämtliche Arten mit Ausnahme von Sturnus nach Lack		9931	6379 = 64,2 %		
Sturnus nach Lack ...		10557	7923 = 75,0 %		

denen Untersuchungsgebieten ist ziemlich bedeutend (in Schutzgebieten waren die Ergebnisse besser). Das Ergebnis stimmt doch im grossen und ganzen mit demjenigen von Mrs Nice überein. Eine Ausnahme, die augenfällig aus

der Reihe der übrigen Untersuchungen fällt, ist der Star nach LACKS (1948 b) Bearbeitung des holländischen Materiales. Nur 8,5 % dieser Starengelege sollten vollständig verloren gegangen, und die gelegten Eier 75 % flügge Junge ergeben haben. Ich habe in der Arbeit LACKS keine näheren Angaben darüber gefunden, wie das holländische Material zusammengebracht ist. Mrs NICE (1934) gelangte in einer Zusammenfassung holländischer Untersuchungen über die Erfolge von Höhlenbrütern (*Parus major, Phoenicurus phoenicurus* und *Sturnus vulgaris*) zu einem niedrigeren Ergebnis.

Kap. V. Ungepaarte Individuen.

1. Mitteleuropäisches Material.

TRETTAU & MERKEL sowie CREUTZ stellen in ihren Untersuchungsgebieten in Deutschland fest, dass *ein bedeutender Teil der Trauerfliegenschnäpper erst als Zweijährige nistend gefunden werden*, z.B. in den Untersuchungsgebieten von CREUTZ 9 Weibchen (= 45 %) und 8 Männchen (= 61,5 %). Wo sich diese Individuen im ersten Sommer aufhielten, bleibt unbekannt. Die Verfasser folgern, dass ein Teil erst im zweiten Frühjahr geschlechtsreif wird. CREUTZ hebt freilich hervor, dass eine so späte Geschlechtsreife bei einem Vogel mit so kurzer Lebensdauer unnatürlich wirkt. Indessen wissen wir auch, dass andere Arten mit derselben Lebenserwartung z.T. erst als zweijährige nisten.

Das deutsche Ringmaterial über den Trauerfliegenschnäpper (Tab. 9, S. 21) muss offenbar in derselben Richtung gedeutet werden. Die meisten Wiederfunde jung beringter Individuen sind dem Wiederfange am Beringungsort zu verdanken. Trotzdem die Zahl der zweijährigen Individuen bei einer Mortalität von 50 % nur die Hälfte der Einjährigen sein kann, ist die Zahl der als Zwei- und Einjährige Wiedergefundenen fast dieselbe. Dieser scheinbare Widerspruch wird beseitigt, indem wir annehmen, dass *nur etwa die Hälfte der Trauerfliegenschnäpper im ersten Jahr nisten.*

2. Ungepaarte Männchen im Untersuchungsgebiet.

Das Wiederfundprozent der jung beringten Trauerfliegenschnäpper war in meinem Gebiet so klein, dass keine Schlüsse betreffs des Alters beim erstmaligen Nisten möglich waren. Da ich mit automatischen Fallen gefangen habe, ist es mir gelungen auch die ungepaarten Männchen mit einer gewissen Vollständigkeit zu erfassen. Indessen wird das Problem durch den Polyterritorialismus ungeheuer kompliziert.

Gesetzt den Fall, dass ein Männchen ausserhalb meines Gebietes nistet, aber sein Weibchen während des Legens verlässt, und ein »Nebenrevier» im Untersuchungsgebiet behauptet, wie kann ich dann wissen, ob es gepaart oder ungepaart ist? Oder aber ein Männchen verweilt eine zeitlang Anfang Mai im Gebiet, bekommt kein Weibchen und verschwindet. Ist es umgesiedelt (eventuell weitergezogen) und hat ein Weibchen bekommen, oder ist es ungepaart geblieben? Hat es überhaupt ein Revier ausserhalb des Untersuchungsgebietes behauptet? Es ist klar, dass nur Männchen, die lange Zeit, am besten die ganze Nistzeit, als ungepaart im Gebiet verweilen, wirklich einwandfrei als »ungepaart» verzeichnet werden können.

Tab. 22 fasst meine Zählungen der gepaarten und ungepaarten Männchen in den Jahren 1941—1948 zusammen. Die Jahre 1949 und 1950 sind nicht mitgerechnet, da es mir nicht gelungen ist, alle Ungepaarten zu erfassen.

Tabelle 22. Das Verhältnis zwischen gepaarten und ungepaarten männlichen Trauerfliegenschnäppern auf Lemsjöholm 1941—1948.

	x-jährige	(x + n)-jährige
Nistende	155 = 54,4 %	90 = 86,5 %
Nicht vollendete Ehe (Nest gebaut, keine Eier)	7 = 2,5 %	3 = 2,9 %
Ungepaart (längere Zeit anwesend)	30 + (1) = 11,2 %	7 = 6,7 %
Möglicherweise nur Besitzer von Vor- und Nebenrevieren	87 + (4) = 31,9 %	4 + (3) = 3,8 %

P. M. Unter den x-jährigen sind die beringten 1-jährigen sowie 4 mit Aluminiumring beringte, aber nicht abgelesene Individuen eingerechnet. Unter den (x + n)-jährigen sind die 2-, 3- u.s.w. jährigen eingerechnet.

In Klammern werden die als tot Festgestellten angeführt, von denen man ja nicht wissen kann, ob sie ein Weibchen bekommen hätten.

Von den sicher vieljährigen Männchen war die absolut überwiegende Zahl gepaart. Wenig mehr als die Hälfte der x-jährigen haben sicher genistet (die x-jährigen sind zum überwiegenden Teil einjährig).

Die Wiederfundprozente der Männchen, die im Untersuchungsgebiet kein Weibchen bekommen haben, (Teil I, S. 40) geben gewisse Anhaltspunkte dafür, wieviele möglicherweise anderswo genistet haben. Die Männchen, die ich als Besitzer von Nebenrevieren bezeichnet habe (die also frühestens Anfang Juni Reviere im Untersuchungsgebiet hatten) haben ein hohes Wiederfundprozent, hätten demnach nicht anderswo genistet. Die Männchen, die ich als Besitzer von Vorrevieren bezeichnete und diejenigen, deren Ehe nicht vollendet wurde, hätten z.T. ausserhalb des Gebietes genistet. Die Männchen, die kein Weibchen im Gebiet hatten, verteilen sich auf die verschiedenen Kategorien folgendermassen:

Mehr oder minder sicher Ungepaarte 32.

Beringte mit späten Revieren (Nebenrevieren?) 18. Vermutlich ungepaart.

Beringte mit frühen Revieren (Vorrevieren?) 30. Von diesen war vielleicht die Hälfte ungepaart, während die anderen anderswo nisteten.

Unberingte 39 (mit 4 als Junge beringten, aber nicht abgelesenen Individuen). Diese umfassen wohl z.T. doppelt gebuchte Individuen (vgl. S. 7) und daher sei die Klasse auf 15 ungepaarte Männchen vermindert.

Männchen mit unvollendeter Ehe 7. Die Hälfte ungepaart?

Insgesamt wären also nicht 129 x-jährige, sondern schätzungsweise nur 80 ungepaart, d.h. etwa die Hälfte der 155 nistend festgestellten x-jährigen und ein Drittel aller x-jährigen Männchen.

Nun bestehen ja die x-jährigen Männchen aus einer Mehrheit 1-jähriger und einer Anzahl zwei- oder selten mehrjähriger Individuen (Teil I). Das Prozent der Gepaarten ist wohl bei den Alten unter den x-järigen verhältnismässig hoch. Ein bedeutender Teil der *nistenden* x-jährigen (wenn auch keineswegs alle) bestände also tatsächlich aus alten Vögeln. Man kann vielleicht annehmen, dass nicht $^1/_3$ sondern $^1/_2$ der einjährigen Männchen ungepaart ist. Diese Zahl ist selbstverständlich ganz approximativ. Sie stimmt aber einigermassen mit dem Ergebnis aus dem Helgoländer Beringungsmaterial überein.

Unter den älteren Männchen sind wohl 90 % gepaart. Die tatsächlich beobachtete Zahl, 86,5 %, ist eine Mindestzahl, weil einige im Gebiet nicht nistende alte Männchen anderswo haben nisten können.

Weil die Population aus ungefähr gleich vielen 1-jährigen wie Alten besteht (Sterblichkeit 50 %) wären etwa 30 % aller Männchen ungepaart, also so viele, dass sie einen erheblichen Einfluss auf die Dynamik der Population ausüben müssen. — Über ungepaarte Weibchen habe ich fast keine Beobachtungen. Die Voraussetzungen dazu fehlen; nicht nistende Weibchen sind wohl fast unmöglich zu bemerken.

Der Grund dafür, dass so viele Einjährige nicht nisten, ist unklar. Es brauch nicht zu bedeuten, dass sie erst mit zwei Jahren brutreif werden. Nach MAYAUD und SALOMONSEN (1931) waren die Hoden einiger untersuchter heller (= hauptsächlich junger) Männchen normal entwickelt. Ein Teil von ihnen nistet ja auch wirklich. Es scheint aber, als wären ihre Möglichkeiten eine Gattin zu bekommen irgendwie beschränkt. Bei den gepaarten 1-jährigen kommt Polygynie fast nie vor, bei den älteren Männchen ist sie ziemlich häufig (v. HAARTMAN 1950). Vielleicht ist das Verhalten der jungen Männchen in irgendwelcher Hinsicht nicht gereift? Einen negativen Einfluss des nicht vollentwickelten Prachtkleides der jüngeren Männchen habe ich nicht feststellen können.

3. *Vergleich mit anderen Arten.*

Über das Vorkommen von ungepaarten Individuen bei den Kleinvögeln war vor der Beringung, vor allem der Buntberingung, wenig genau bekannt. Noch jetzt scheint die Auffassung keineswegs allgemein, dass bei einem Teil der Kleinvögel viele einjährige Individuen nicht zur Brut schreiten. Die Zahl der Arten, für die dies zutrifft, ist *unter Berücksichtigung der kleinen Zahl*

der exakt Untersuchten bemerkenswert. Ausser dem Trauerfliegenschnäpper gehören der Star, der Rotschwanz und der amerikanische Zaunkönig zu diesen Arten.

Nach KLUIJVER (S. 142) nisteten 17 Stare im ersten, 21 erst im zweiten (oder dritten) Jahr. Da die Sterblichkeit des Stares 50 % ausmacht, muss die Zahl der ungepaarten Individuen im ersten Jahr 2 mal 21 gewesen sein, d.h. etwa 70 % aller 42 + 17 = 59 Einjährigen. (LACK & SCHIFFERLI kalkulieren in ihrer Starenarbeit nicht richtig, wenn sie sagen, dass 17 von 38 Einjährigen gepaart waren.) — Dieses Prozent kann aber zu hoch sein, da einige Individuen nach KLUIJVER unbemerkt im ersten Lebensjahr haben nisten können.

Das Alter beim erstmaligen Brüten unterliegt beim Star geographischer Variation. In den Baltischen Staaten nisten im ersten Lebensjahr nur sehr wenige Stare. VILKS (VILKS & v. TRANSEHE) stellte trotz eines umfassenden Materiales nur ein einziges derartiges Weibchen fest, das ausserdem unnormal spät nistete. Auch SCHÜZ (1943) stellte in Rossitten nur ein einziges, ebenso verspätetes einjähriges Weibchen nistend fest. Viele Instinkthandlungen des Bruttriebes erwachten bei den einjährigen Starenmännchen viel später als bei den Älteren (Suchen nach Nisthöhlen, Singen, Eintragen von Nistmaterial).

RUITER fand beim Rotschwanz, dass etwa 60 % der einjährigen Individuen zur Brut schreiten (37 wurden im ersten, 10 erst im zweiten Lebensjahr nistend angetroffen).

KENDEIGH & BALDWIN sowie KENDEIGH (1941, S. 44—46) stellen fest, dass 18—36 % der amerikanischen Zaunkönige nicht nisten (dies gilt für die erste Brutperiode des Sommers, für die Zweite ist die Zahl höher). In diesem Prozent sind Männchen nicht einberechnet, »that attempted nesting but were unsuccessful in obtaining mates». Von den Ungepaarten waren 80 %, von den Gepaarten nur 57 % einjährig.

Auch einige Untersuchungen, die ohne Verwendung von Beringung durchgeführt wurden, deuten darauf, dass einjährige kleinere Passeres z.T. erst im zweiten Lebensjahr nisten (vgl. LINDSDALE sowie LACK & EMLEN über die Männchen von *Xanthocephalus xanthocephalus* bzw. *Agelaius tricolor*). Von *Cassidix mexicanus major* sagt Mc ILHENNY (S. 277), dass einjährige Männchen nicht nisten.

Es scheint, als ob die Zahl der ungepaarten einjährigen Männchen i.a. verhältnismässig höher läge als diejenige der Weibchen. Das trifft beim Star, *Xanthocephalus, Agelaius* und vielleicht beim Trauerfliegenschnäpper, nicht aber beim Rotschwanz und amerikanischen Zaunkönig zu. Das Material ist aber noch zu gering.

Aus diesem Unterschied zwischen den Männchen und Weibchen folgt, dass das Geschlechtsverhältnis der adulten Individuen oft nicht sicher zu

beurteilen ist (so beim Trauerfliegenschnäpper). Der Männchenüberschuss bei vielen Kleinvögeln ist vielleicht nur scheinbar, indem die nicht nistenden Weibchen heimlich leben, die nicht nistenden Männchen dagegen Reviere besitzen und singen.

Kap. VI. Das Gleichgewicht der Population.

1. Die Sterblichkeit nach dem Flüggewerden.

Ich habe jetzt die meisten Faktoren erörtert, die auf das Gleichgewicht der Trauerfliegenschnäpperpopulation einwirken. Einer ist jedoch nicht direkt messbar, nämlich die Sterblichkeit der Jungen vom Augenblick des Ausfliegens aus dem Neste bis zum ersten Frühjahr. Dass diese Sterblichkeit beträchtlich höher sein muss als die Sterblichkeit der adulten Individuen ist klar — sind doch die Jungvögel während der ersten Zeit in einer ganz anderen Weise gefährdet als später, wenn sie ihre körperliche Entwicklung vollendet, Erfahrungen gesammelt und womöglich Immunität gegen Krankheiten erworben haben.

Theoretisch lässt sich die Sterblichkeit der Jungvögel ohne Schwierigkeiten berechnen, wenn gewisse andere populationsdynamische Faktoren bekannt sind. Leider können die für die Gleichung notwendigen »bekannten» Faktoren nie ganz genau bestimmt werden. Eine unbewiesene Annahme muss auch gemacht werden, nämlich dass sich die Population im ungefähren Gleichgewicht befindet. Es ist möglich, dass die Trauerfliegenschnäpperpopulation z.Z. trotz zufälliger Rückschläge anwächst. Indessen setzt wohl ein sogar relativ schneller Zuwachs der Population keine grosse Verminderung der Jungensterblichkeit voraus (vgl. LACK & SCHIFFERLI).

Gehen wir von einer Trauerfliegenschnäpperpopulation aus, die 50 Paare umfasst (also etwa so viele, wie in den letzten Jahren in meinem Untersuchungsgebiet). Ausser diesen gibt es eine Anzahl ungepaarter Individuen, die vielleicht auf 30 % geschätzt werden kann (S. 44). Die Population wird so $2 \times 50 + 2 \times 15 = 130$ Individuen umfassen.

In 80 % der Gelege wird wenigstens ein Junges aufgezogen. 50 Paare haben also 40 »erfolgreiche» Bruten. (Die Einwirkung der Erneuerung von verlorenen Bruten müsste auch berücksichtigt werden, ist aber nicht genügend bekannt.)

Die mittlere Gelegegrösse ist 6,4. Von den Eiern in »erfolgreichen» Gelegen werden indessen nur 87 % (vgl. S. 35) flügge, d.h. im Mittel 5,5 pro Gelege.

40 Gelege mit 5,5 Jungen geben 220 flügge Junge.

Die Sterblichkeit der alten Trauerfliegenschnäpper ist auf etwa 50 %

berechnet worden. Von 130 Individuen erleben demnach 65 das folgende Frühjahr, während gleich viele sterben und von Jungen ersetzt werden müssen, wenn die Population unverändert bleiben soll.

Wenn von 220 flüggen Jungen 65 überleben, ist die Überlebensrate bis zum ersten Frühjahr fast 30 %, die Mortalität 70 %. Da einige erneuerte Gelege zum Fortpflanzungsergebnis beitragen können, muss man damit rechnen, dass *etwa 27—30 % der flüggen Jungen bis zum folgenden Frühjahr leben.* Dabei muss berücksichtigt werden, dass die Zeit vom Flüggewerden bis zum nächsten Mai kein volles Jahr ausmacht.

Früher habe ich für die Sterblichkeit im ersten Lebensjahr einen etwas kleineren Wert errechnet, nämlich 23 % (Teil I sowie v. HAARTMAN 1948). Das liegt vor allem daran, dass früher die populationsdynamische Rolle der ungepaarten Individuen unberücksichtigt blieb.

Die Frage, wieviele Junge bis zum brutreifen Alter leben werden, kann folgenderweise beantwortet werden. Von 220 Jungen leben 65 im folgenden Frühjahr. Von diesen paart sich die Hälfte (S. 44), also 33 Individuen. Die übrigen 32 sind ungepaart. Von ihnen sterben vor dem nächsten Frühjahr 50 %, während 50 %, d.h. 16 überleben. Es würden also $33 + 16 = 49$ von 220 Jungen geschlechtsreif, d.h. 22,3 %. Dass diese Zahl infolge des ungewissen Anteils der Gepaarten und Ungepaarten ziemlich unsicher ist, braucht vielleicht nicht besonders betont werden.

2. Vergleich mit anderen Arten.

In Teil I, Tab. 19 wurde angegeben, dass 21 % der flüggen Rotschwanz- und 17 % der flüggen Starjungen zur folgenden Nistsaison überleben. Das müsste in der Richtung korrigiert werden, dass 21 % bzw. 17 % *zum geschlechtsreifen Alter überleben.* (Dieser Umstand beeinflusst allerdings nicht die aus der Tabelle gezogenen theoretischen Schlussfolgerungen über die Ortstreue.) Wieviele Junge der beiden Arten überleben tatsächlich den Winter? Die Antwort ergibt sich aus dem Material von RUITER und KLUIJVER.

100 soeben flügge Rotschwanzjunge ergeben nach RUITER (S. 205) 24 geschlechtsreife Individuen. Etwa 60 % werden als Einjährige, 40 % als Zweijährige geschlechtsreif (vgl. S. 45).

Die jährliche Sterblichkeit der adulten (= wenigstens 1-jährigen, gleichgültig ob geschlechtsreif oder nicht) Individuen beträgt 56 %; 44 % überleben zur nächsten Nistsaison (Analyse von mir, S. 25).

Das Prozent der Jungvögel, die den Winter überleben, wird nun folgendermassen erhalten:

$$60\ x + 40\ x\ \frac{44}{100} = 24;\ x\ (\text{Überlebensrate}) = 31\ \%.$$

Die Berechnung der Überlebensrate der flüggen Jungen des Stars nach derselben Methode aus KLUIJVERS Material ergibt:

$$30 \text{ x} + 70 \text{ x } \frac{50}{100} = 17; \text{ x (Überlebensrate)} = 26 \%.$$

Die Mortalität des Stars im ersten Lebensjahr ist an Hand einer ganz anderen Methode von LACK & SCHIFFERLI errechnet worden. Sie schreiben (S. 110):

»In den früheren Arbeiten LACKS fehlen Zahlen über die Todesrate im ersten Lebensjahr, da Funde in den zwei ersten Lebensmonaten nach dem Ausfliegen aus bestimmten Gründen von der Bearbeitung ausgeschlossen wurden. In England stammen nämlich die meisten Rückmeldungen aus dieser Periode vom Beringer selbst, der oft nach toten Vögeln besonders Ausschau hält. Es war daher anzunehmen, dass der Prozentsatz tot gefundener Stare dadurch beeinflusst, d.h. zu hoch sei . . . Für die schweizerischen Funde sind keine einschränkenden Vorbehalte zu machen, da die wenigsten vom Beringer selbst gemeldet wurden.»

Für schweizerische Jungstare fanden LACK & SCHIFFERLI die Überlebensrate 27 %, für englische 34 %. Diese Ergebnisse unterscheiden sich etwas von den oben für die Holländischen berechneten 26 %. (Die holländischen Stare dürften populationsdynamisch am ersten mit den englischen zu vergleichen sein.) Eine vollständige Übereinstimmung wäre ja auch, mit Hinsicht auf die unzähligen Fehlermöglichkeiten, kaum zu erwarten.

Mrs NICE fand, dass etwa 20 % der flüggen Singammerjungen zur folgenden Nistzeit lebten. Die entsprechende Überlebensrate für *Chamaea fasciata* (MARY M. ERICKSON) war 28 %, für das Rotkehlchen (LACK) 23 %. Diese Arten unterscheiden sich darin von den früher behandelten (Trauerfliegenschnäpper, Rotschwanz, Star) dass die Zahl der ungepaarten Individuen geringfügig ist, bei *Chamaea* nur 12 %, bei der Singammer und beim Rotkehlchen noch weniger. Es kann daher nicht überraschen, dass ihr populationsdynamisches Gleichgewicht in etwas anderer Weise erzielt wird, indem die Überlebensrate im ersten Lebensjahr etwas niedriger erscheint.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Kap. I. Bestandsstärke und -schwankungen.

1.

Die Untersuchung betrifft Populationsprobleme des Trauerfliegenschnäppers (*Muscicapa hypoleuca*). Sie wurde in den Jahren 1941—1950 auf Lemsjöholm in SW-Finnland durchgeführt.

2.

In einigen untersuchten Gebieten von beschränkter Ausdehnung wanderte der Trauerfliegenschnäpper sofort nach dem Aushängen der Nistkästen, in anderen viel später, ein.

Die Einwanderung muss durch einen ständigen Zuzug von aussen her, nicht durch den Zuwachs einer einmal eingewanderten Initialpopulation, erfolgt sein.

Weil nur ein Teil der alten Weibchen und wenige Junge ortstreu sind, besteht die Population in einem beschränkten Gebiet aus weitaus mehr von aussen her gekommenen als »ortseigenen» Weibchen. Das galt in noch höherem Grade für Lemsjöholm als für die mitteleuropäischen Untersuchungsgebiete. Bei den Männchen ist der Anteil der »Ortseigenen» höher als bei den Weibchen.

3.

Schwankungen des Bestandes kommen beim Trauerfliegenschnäpper wahrscheinlich in gewissem Ausmass vor. Die Wellentäler scheinen sich wenigstens über ein paar Jahre zu erstrecken, was vielleicht davon abhängt, dass ein Teil der Individuen erst im zweiten Lebensjahr nistet.

Kap. II. Die Sterblichkeit der Altvögel.

1.

Das Wiederfundprozent der alten Trauerfliegenschnäppermännchen beträgt fast 40 %. Von 83 gerade im Zentrum des Untersuchungsgebietes weilenden Männchen kehrten aber 42 im folgenden Jahr zurück, entsprechend einer Überlebensrate von 50 %.

2.

Die fragmentarischen Beobachtungen über die Todesursachen des Trauerfliegenschnäppers werden erörtert.

3.

CREUTZ' Material über das Wiederfundprozent des Trauerfliegenschnäppers an zwei Orten in Sachsen deutet auf eine jährliche Sterblichkeit von etwa 50 %.

Das Beringungsmaterial der Vogelwarte Helgoland wiederspricht diesem Ergebnis nicht, ist aber wegen Begünstigung der Möglichkeit jüngere Individuen wiederzufinden für Altersberechnungen weniger geeignet.

4.

6,5 % der Weibchen verschwanden von ihren vollzähligen Gelegen oder Jungbruten, und sind wahrscheinlich gestorben. Die Sterblichkeit wäre demnach während der Nistzeit etwa normal (vgl. *Melospiza melodia*: übernormal, *Seiurus aurocapillus*: unternormal).

5.

Die Lebenserwartung des Trauerfliegenschnäppers beträgt (bei einer jährlichen Sterblichkeit von 50 %) 1 $^1/_2$ Jahre. Die Ergebnisse bei anderen Arten werden angeführt.

6.

Ein beringter Trauerfliegenschnäpper wurde als 15-jährig wiedergefunden. Bei einigen anderen Kleinvogelarten sind 12—19 Jahre alte Individuen angetroffen.

Kap. III. Die Gelegegrösse.

1.

Die Gelegegrösse des Trauerfliegenschnäppers auf Lemsjöholm scheint jährlichen Schwankungen zu unterliegen, und zwar sowohl die mittlere Gelegegrösse wie der Anteil der G/8.

2.

Die Eierzahl des Trauerfliegenschnäppers war in denjenigen Gelegen, die während der 10 ersten Legetage begonnen wurden, am grössten. Später sinkt sie, was nicht nur die Folge eines grösseren Anteiles von erneuerten Bruten sein kann.

3.

Ein Zusammenhang zwischen Gelegegrösse und Alter der Weibchen liess sich beim Trauerfliegenschnäpper nicht feststellen.

4.

Die Gelegegrösse schien in Finnland, Schweden und Deutschland ungefähr die gleiche zu sein. In einem englischen Untersuchungsgebiet war sie im Mittel höher, und G/9 und G/10 kamen vor, was auf dem Kontinent eine Ausnahme war. Der Trauerfliegenschnäpper folgt also nicht der Regel, dass die Eierzahl nach dem Norden und dem Osten hin grösser wird.

Kap. IV. Verlust von Eiern und Jungen.

1.

Das Prozent der flüggen Jungen aus den gelegten Eiern ist beim Trauerfliegenschnäpper unabhängig von der Grösse der Bruten.

2.

916 Eier in Bruten, von denen wenigstens 1 Junges flügge wurde, ergaben 789 flügge Junge.

3.

Von 262 Gelegen in den Jahren 1941—1948 gingen 18 % vollständig verloren. Die wichtigsten Ursachen der Verluste waren: Plünderungen durch Menschen, der Tod des Weibchens sowie Plünderungen durch Wendehälse. I.J. 1949 wurde ein Viertel der Gelege von Wendehälsen vernichtet, in anderen Jahren keine oder fast keine.

4.

In guter Übereinstimmung mit dem Ergebnis von NICE wurde gefunden, dass etwa 64 % der Eier von verschiedenen Höhlenbrütern flügge Junge ergaben.

Kap. V. Ungepaarte Individuen.

1.

Beobachtungen von TRETTAU & MERKEL sowie CREUTZ zeigen, dass ein bedeutender Teil der weiblichen und männlichen Trauerfliegenschnäpper, die als Nestjunge beringt worden sind, erst als zweijährige nistend angetroffen werden.

Das Beringungsmaterial der Vogelwarte Helgoland umfasst ungefähr gleich viele Wiederfunde jung beringter Trauerfliegenschnäpper zwei wie ein Jahr nach der Beringung. Die meisten Wiederfunde beziehen sich auf gefangene und freigelassene Nistvögel. Es scheint also ein bedeutender Teil der Trauerfliegenschnäpper erst als Zweijährige zu brüten.

2.

Auf Lemsjöholm wurde eine grosse Zahl ungepaarter Trauerfliegenschnäppermännchen festgestellt und mit automatischen Fallen gefangen. Sie waren zum überwiegenden Teil

einjährig. Es wird daraus gefolgert, dass die Trauerfliegenschnäpper zum grossen Teil (etwa die Hälfte?) erst in einem Alter von nahezu 2 Jahren brüten.

3.

Auch bei *Sturnus vulgaris, Phoenicurus phoenicurus* und *Troglodytes aedon* war ein grosser Teil der Einjährigen ungepaart. Es ist wahrscheinlich, dass dies bei vielen Kleinvögeln zutrifft.

Kap. VI. Das Gleichgewicht der Population.

1.

Die konstante Populationsgrösse beim Trauerfliegenschnäpper wird aufrechthalten wenn 27—30 % der flüggen Jungen bis zum folgenden Frühjahr überleben, und etwa 22 % geschlechtsreif werden.

2.

Die Sterblichkeit der flüggen Jungen bis zum nächsten Frühjahr ist bei *Sturnus vulgaris* und *Phoenicurus phoenicurus* (die z.T. erst als zweijährige nisten) etwa dieselbe wie beim Trauerfliegenschnäpper. Bei Arten, die schon als Einjährige nisten (*Melospiza melodia, Erithacus rubecula*) kann sie etwas grösser sein.

Schrifttum.

(* = in Teil I vollständig angeführt.)

ALTUM, B., 1873, Forstzoologie. II. Vögel. — Berlin, 647 S.

ARN, H., 1942. Beringungsergebnisse der Alpensegler (Micropus melba melba L.). Alter und Nistplatztreue. — Ornithol. Beobachter XXXIX: 9, S. 150—162.

BAUMGARTNER, A. MARGUERITE, 1937, Enemies and Survival Ratio of the Tree Sparrow. — Bird Banding VIII: 2, S. 45—52.

BERGMAN, G., 1939 a, Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors. — Acta Zoologica Fennica XXIII, 134 S.

—»— *1939 b. — Ornis Fennica XVI.

—»— *1946 . — Acta Zoologica Fennica 47.

BERNDT, R., 1936, Hohe Gelege- und Jungenzahlen. — Beiträge z. Fortpflanzungsbiol. d. Vögel XII, S. 124.

—»— 1938, Über die Anzahl der Jahresbruten bei Meisen und ihre Abhängigkeit vom Lebensraum, mit Angaben über Gelegestärke und Brutzeit. — Deutsche Vogelwelt 63, S. 140—151, 174—181.

—»— 1943, Wie reagiert der Trauerfliegenschnäpper, Muscicapa h. hypoleuca (Pall.) auf die Fortnahme seines Geleges während der Legeperiode? — Beiträge z. Fortpflanzungsbiol. d. Vögel XIX: 3, S. 77—83.

—»— 1949, Zwölf Jahre Kontrolle des Höhlenbrüterbestandes eines nordwestsächsischen Parkes. — Beiträge zur Vogelkunde (STRESEMANN-Festschrift), S. 1—20. Leipzig.

BERNDT, R. & FRIELING, F., 1939, Siedlungs- und brutbiologische Studien an Höhlenbrütern in einem nordwestsächsischen Park. — Journ. f. Ornithologie 87, S. 593—638.

BOGGS, M. A., 1939, Some Age Returns of the Brown Trasher, Eastern Song Sparrow, and Indigo Bunting, at Waynesville, North Carolina. — Bird Banding X: 1, S. 42.

BOYD, A. W., 1935, Notes on the Tree-sparrow 1934. — British Birds XXVIII: 1, S. 347—349.

BURKITT, J. P. 1938. — Irish Nat. Journ. VII.

BUXTON, E. J. M., 1945, Fertility and Mortality in the Nest of Continental Great Tits. — British Birds XXX, S. 288—289.

CAMPBELL, B., 1949, Pied Flycatchers and Nestboxes. — Bird Notes XXIII, S. 224—230.

—»— 1950, Notes on the Breeding of the Pied Flycatcher. — British Birds XLIII: 1, S. 13—15.

CHAPMAN, L. B.*, 1939. — Bird Banding.

COLE, L. J., 1917, Determinate and indeterminate laying cycles in birds. — Anat. Rec. XI, S. 504—505.

COOKE, M. T., 1950, Returns from Banded Birds. — Bird Banding XXI: 4, S. 145—148.

CREUTZ, G., 1949, Die Entwicklung zweier Populationen des Trauerschnäppers, Muscicapa h. hypoleuca (Pall.), nach Herkunft und Alter. — Beiträge zur Vogelkunde (STRESEMANN-Festschrift). S. 27—53, Leipzig.

DEEVEY, E., 1947, Life Tables for Natural Populations of Animals. — Quarterly Review of Biology XXII: 4, S. 283—314.

DELMÉE, E., 1940, Dix années d'observations sur les moeurs de la Mésange bleue, Parus major major L. et Parus caeruleus caeruleus L., par des nichoirs et le baguage. — Le Gerfaut XXX: 3, S. 97—129, 4, S. 169—187.

DROST, R., 1948, Populationsstudien an der Englischen Schafstelze, Motacilla flava flavissima Blyth, auf Helgoland. — Vogelwarte 1948: 1, S. 18—28.

DROST, R. & HARTMANN, G., 1949, Hohes Alter einer Population des Austernfischers, Haematopus o. ostralegus L. — Vogelwarte 1949: 2, S. 102—104.

DROST, R. & SCHILLING, L., 1940, Ueber den Zug des Trauerfliegenschnäppers, Muscicapa hypoleuca (Pall.). — Vogelzug XI: 2, S. 71—85.

EISENHUT, E. & LUTZ, W., 1936, Beobachtungen über die Fortpflanzungsbiologie des Feldsperlings. — Mitteilungen über die Vogelwelt XXXV: 1, S. 1—14.

EMLEN, J. T., 1941, An Experimental Analysis of the Breeding Cycle of the Tricolored Red-wing. — Condor XLIII: 5, S. 209—219.

EMLEN, J. T., 1942, Notes on a Nesting Colony of Western Crows. — Bird Banding XIII: 4, S. 143—154.

ENEMAR, A., 1948, Några erfarenheter från fem års holkfågelstudier. — Vår Fågelvärld VII: 3, S. 105—117.

ERICKSON, MARY M.*, 1938. — Univ. Calif. Press, Berkeley, California.

FARNER, D. S., 1949, Age Groups and Longevity in the American Robin: Comments, further Discussion and certain Revisions. — Wilson Bull. LXI: 2, S. 68—81.

FLOWER, S. S., 1938, Further Notes on the Duration of Life in Animals. — IV. Birds. — Proceedings of the Zool. Soc. of London A: 108, S. 195—235.

GANIER, A. F., 1937, Further Notes on a Very Old Cardinal. — Wilson Bull. XLIX: 1, S. 15—16.

GORDON, R. T., 1941, Bronzed Grackle 16 Years Old. — Conservation Volunteer II: 9, S. 72, St. Paul, Minnesota.

GROTE, H., 1939, Klimatisch bedingte Schwankungen der Gelegegrösse innerhalb derselben Vogelrasse. — Ornithologische Monatsberichte XLVII: S. 52—54.

v. HAARTMAN, L.*, 1945. — Acta Zoologica Fennica.

—»— * 1947. — Soc. Scient. Fenn. Commentationes Biologicae.

—»— * 1948. — Nordenskiöld-samfundets tidskrift.

—»— 1949, Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. — Acta Zoologica Fennica 56, 104 S.

—»— 1950 a, Ornithoökologische Arbeiten in der Zeitschrift »Vår Fågelvärld» 1948 und 1949. — Oikos II: 1, S. 145—148.

—»— 1950 b, Kirjosiepon moniavioisuus. — Luonnon tutkija 1950: 3, S. 73—77.

—»— 1950 c, Ett egendomligt fall av skilsmässa hos svartvita flugsnapparen, Muscicapa h. hypoleuca (Pall.). — Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. 44: 3, S. 117—120.

HÄHNLE, H., 1949, Das Schutzgebiet Behr-Steckby (Anhalt) des Reichsbundes für Vogelschutz. — Sonderabdruck.

HANN, H. W.*, 1948. — Bird Banding.

HESSE, R., 1924, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. — Jena, XII + 613 S.

HICKS, I. E., 1935, A Ten Years Study of a Bird Population in Central Ohio. — American Midl. Naturalist XVI, S. 177—186.

HÖHN, E. O., 1948, Mortality of adult and young Mallards. — British Birds XII, S. 233—235.

HUMMITZSCH, E. & KÜHN, H., 1938, Doppelbrut beim Trauerfliegenschnäpper. — Beiträge z. Fortpflanzungsbiol. d. Vögel XIV: 6, S. 221—222.

HUXLEY, J. S., 1938, Nests and Broods in Whipsnade Sanctuary in two Successive Years. — Proceedings of the Zool. Soc. of London, A: 108, S. 445—452.

KENDEIGH, S. C., 1934, The Role of Environment in the Life of Birds. — Ecol. Monographs IV, S. 299—417.

—»— *, 1941. — Ill. Biol. Mon.

—»— 1942, Analysis of Losses in the Nesting of Birds. — Journ. Wildl. Management VI, S. 19—26.

KENDEIGH, S. C. & BALDWIN, S. P.*, 1937. — Ecol. Monogr.

KENRICK, H., 1940, A Study of Blue Tits by Colour Ringing. — British Birds XXXIII: 11, S. 307—310.

KLAMM, A., 1942, Zwölf Jahre Vogelschutz und Vogelhege auf dem Rochusberg bei Bingen a. Rhein. — Deutsche Vogelwelt 67, S. 9—13.

KLUIJVER, H. N.*, 1935. — Verslagen en mededeelingen van den Plantenziektenkundigen Dienst te Wageningen.

KOCH. E. L., 1940, Zur Frage der Beeinflussbarkeit der Gefiederfarben der Vögel. — Zeitschr. wiss Zool. (A) 152, S 27—82.

KORTLANDT, A., 1942, Levenslop, sammenstelling en structuur der nederlandsche aalscholverbevolking. Een diersociologisch-geographisch onderzoek. — Ardea XXXI: 3—4, S. 175—280.

KRAAK, W. K., RINKEL, G. L. & HOOGERHEIDE, J., 1940, Oecologische bewerking van de Europese ringgegevens van de Kievit (Vanellus vanellus (L.)). — Ardea XXIX: 2—3, S. 151—175.

KRÄTZIG, H.*, 1939. — Orn. Abh., Beihefte der Zeitschrift »Deutsche Vogelwelt».

KUERZI, R. G.*, 1941. — Proc. Linn. Soc. N. Y.

LACK, D., 1946 a, Do Juvenile Birds Survive less well than Adults? — British Birds XXXIX: 9, S. 258—265.

—»— 1946 b *, The Life of the Robin.

—»— 1947, The Significance of Clutch-size. — Ibis 89, S. 302—352.

—»— 1948 a *. — Ibis.

—»— 1948 b, Natural Selection and Family Size in the Starling. — Evolution II: 2, S. 95—110.

—»— 1948 c, Further Notes on Clutch and Brood-size in the Robin. — British Birds XLI: 4, S. 98—104, 130—137.

—»— 1949 a, Family Size in Certain Thrushes (Turdidae). — Evolution III: 1, S. 57—66.

—»— 1949 b, Apparent Survival-rate of Ringed Herons. — British Birds XLII: 3, S. 74—79.

LACK, D. & EMLEN, J. T., 1939, Observations on Breeding Behaviour in Tricolored Redwings. — Condor XLI: 6, S. 225—230.

LACK, D. & SCHIFFERLI, A., 1948, Die Lebensdauer des Stares. — Ornithol. Beobachter XLV: 3, S. 107—114.

LASKEY, AMELIA R.*, 1939. — Bird Banding.

—»— * 1940. — Wilson Bull.

LAVEN, H.*, 1940 a. — Journ. f. Ornithologie.

—»— 1940 b, Ueber Nachlegen und Weiterlegen. — Ornithol. Monatsberichte XLVIII: 4, S. 131—136.

LEWIS, H. F., 1930, Notes on Banding Operations on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence in 1929. — Bird Banding I, S. 95—103 (zit. nach NICE).

LEWIS, H. F., 1939, Size of Sets of Eggs of the American Eider. — Journ. Wildlife Manag. III, S. 70—73.

LINDSDALE, J. M., 1938, Environmental Responses of Vertebrates in the Great Basin. — Amer. Midl. Naturalist XIX: 1, S. 1—206.

LOOS, K., 1932, 18. Bericht über die Tätigkeit der ornithologischen Station »Lotos» in Liboch a.d. Elbe für das Jahr 1931. — Naturw. Zeitschr. Lotos 80, S. 65—104.

LOW, S. H.*, 1934. — Bird Banding.

—»— * 1934. — Ibid.

MAGEE, M. J., 1936, The Average Age of the Eastern Purple Finch. An Estimate Based on Returns and Recoveries. — Bird Banding VII: 4, S. 161—162.

—»— 1939, Notes on the Sex Ratio and the Age of the Eastern Evening Grosbeak (Hesperiphona vespertina vespertina). — Bird Banding X: 4, S. 161.

MAGNUSSON, M. & SVÄRDSON, G., 1948, Livslängd hos tornsvalor (Micropous apus L.). — Vår Fågelvärld VII: 4, S. 129—144.

MARSHALL, H., 1947, Longevity of the American Herring Gull. — Auk 64, S. 188—198.

MAYAUD, N.*, 1944. — Ann. d. Sciences Naturelles.

MC ATEE, W. L., 1940, An Experiment in Songbird Management. — Auk LVII: 3, S. 333—348.

MC ILHENNY, E. A., 1937, Life History of the Boat-tailed Grackle in Louisiana. — Auk LIV: 3, S. 274—295.

MERIKALLIO, E., 1946, Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel in Süd- und Mittelfinnland, besonders in deren östlichen Teilen, im Lichte von Quantitativen Untersuchungen. II. Spezieller Teil. — Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo XII: 2, 120 S.

MOGALL, K., 1939, Beobachtungen an dem Meisenbestand der Revierförsterei Braach 1934—1938. — Vogelring XI: 1, S. 10—40.

MOREAU, R. E., 1944, Clutch-size: a Comparative Study, with special Reference to African Birds. — Ibis 86.

—»— 1947, Relations between Number in Brood, Feeding-rate and Nestling Period in Species of Birds in Tanganyika Territory. — Journ. of Animal Ecology XVI: 2, S. 205—209.

MUSSELMAN, T. E., 1939, The Effect of Cold Snaps upon the Nesting of the Eastern Bluebird (Sialia sialis sialis). — Bird Banding X: 1, S. 33—35.

NICE, MARGARET MORSE, 1934, Review of Dutch Studies on Nesting. — Wilson Bull. XLVI: 2, S. 130—132.

—»— * 1937. — Trans Linnean Soc. New York.

OBERHOLSER, H. C., 1934, A Revision of North American House Wrens. — Ohio Journ. Sci. XXXIV, S. 86—96.

ODUM, E. P., 1942, A Comparison of two Chickadee Seasons. — Bird Banding XIII: 4, S. 154—159.

OLSSON, V.*, 1947. — Vår Fågelvärld.

—»— 1948, En jämförelse mellan fågellivet 1947 och 1948 inom ett område vid nedre Dalälven. — Ibid. VII: 4, S. 157—163.

PALMGREN, P.*, 1930. — Acta Zoologica Fennica.

—»— 1931, Einige quantitative Vogelbestandsaufnahmen aus Muonio, Lappland. — Ornis Fennica VIII: 3—4, S. 73—84.

PAYNTER, R. A., The Fate of Kent Island Herring Gulls. — (Zit. nach DEEVEY.)

PEARL, R. & MINER, J. R., 1935, Experimental Studies on the Duration of Life. XIV. The Comporative Mortality of Certain Lower. Organisms. — Quart. Rev. Biol. X.

PLATTNER, J. & SUTTER, E., 1947, Ergebnisse der Meisen- und Kleiberberingung in der Schweiz (1929—1941). — Ornithol. Beobachter. XLIV: 1, S. 1—35.

POLLKLÄSENER, G., 1936, Beobachtungen beim Trauerfliegenschnäpper. — Beitr. z. Fortpflanzungsbiol. d. Vögel XII: 5, S. 210.

PRICE, J. B.*, 1936. — Condor.

PYNNÖNEN, A., 1949, Pajulintuja, Phylloscopus trochilus (L.), tavallista vähemmän kesällä 1948 Keski- ja Itä-Suomessa. — Ornis Fennica XXVI: 1, S. 26.

RUITER, C. J. S.*, 1941. — Ardea.

SALOMONSEN, F., 1931, Fra en Rejse i Jylland. — Danske Fugle XII, S. 123—125.

—»— 1939, Oological Studies in Gulls. I. Egg-producing Power of Larus argentatus Pont. — Dansk Ornith. Tidsskr. XXXIII: 3, S. 113—133.

SCHEURS, T., 1936, Lanius collurio L. und Lanius senator L. — Journ. f. Ornithologie 84: 3, S. 442—470.

SCHNEIDER, W., 1937, Beringungs-Ergebnisse an der mitteleuropäischen Schleiereule (Tyto alba guttata Brehm). — Vogelzug VIII: 4, 159—170.

SCHÜZ, E., 1935, Folgen der Frühjahrskälte 1935 im Osten (Muscicapa hypoleuca, C. ciconia). — Vogelzug VI: 3, S. 135.

—»— 1943, Brutbiologische Beobachtungen an Staren 1943 in der Vogelwarte Rossitten. — Journ. f. Ornithologie 91: 4, S. 388—405.

SHELLEY, L. O., 1937, Further Tree Swallow Notes. — Bird Banding VIII: 2, S. 80—81.

SIIVONEN, L., 1949, Does the Willow Warbler, Phylloscopus trochilus (L.), belong to those Species of Birds fluctuating Greatly in Number. — Ornis Fennica XXVI: 4, S. 89—97.

SILVA, E. T., 1949, Nest Records of the Song-thrush. — British Birds XLII: 4, S. 97—111.

SMITH, W. P., 1937, Some Bluebird Observations. — Bird Banding VIII: 1, S. 25—30.

SOVERI, J.*, 1940. — Acta Zoologica Fennica.

STIEVE, H., 1919, Die Entwicklung des Eierstockeies der Dohle (Coloeus monedula). — Archiv f. mikroskopische Anatomie 92: 2, S. 137—288.

STRESEMANN, E., 1934, Aves. — KÜKENTHAL-KRUMBACH: Handbuch der Zoologie V: 2, 900 S.

STUART, D., 1948, Vital Statistics of the Mochrum Cormorant Colony. — British Birds XLI: 7, S. 194—199.

TEKKE, M. J., 1950, Star von mindestens 19 Jahren. — Vogelwarte XV: 4, S. 249.

TINBERGEN, L., 1946, De sperwer als roofvijand van zangvogels. — Leiden, 213 S.

TOLENAAR, R., 1922, Legeperioden en Eierproductie bij eenige wilde Vogelsoorten, vergeleken met die bij Hoenderrassen. — Meded. Landbouwhoogeschool XXIII: 2, S. 1—46. Wageningen.

TRETTAU, W. & MERKEL, F.*, 1943. — Vogelzug.

WALKINSHAW, L. H.*, 1941. — Wilson Bull.

WALLACE, G. J., 1941, Winter Studies of Color-banded Chickadees. — Bird Banding XII, S. 49—67.

WEITNAUER, E., 1947, Am Neste des Mauerseglers, Apus apus apus (L.). — Ornithol. Beobachter XLIV, Beiheft, S. 133—182.

WEYDMEYER, W., 1935, Efficiency of Nesting of the Tree Swallow. — Condor XXXVII, S. 216—217.

v. VIETINGHOFF-RIESCH, A., 1937, 6. Jahresbericht (1936) der staatl. anerk. Vogelschutzwarte Neschwitz des Landesvereins Sächsischer Heimatschutz vom 1. Januar bis 31. Dez. 1936. — Neschwitz 1937, vervielfältigt.

—»— 1938, 7. Tätigkeitsbericht (1937) ..... Dresden.

VILKS, K. & v. TRANSEHE, N.*, 1933. — Vogelzug.
v. VIETINGHOFF-RIESCH, A. & KRÄTZIG, H., 1939, 8. Jahresbericht der staatl. anerk. Vogelschutzwarte Neschwitz des Landesvereins Sächsischer Heimatschutz vom 1. Januar 1938 bis 30. April 1939. — Neschwitz 1939, vervielfältigt.
WOLDA, G., 1923, Akklimatisierung und Deklimatisierung. — Genetica V, S. 497—526.
—»— 1929, Verslag van de ornithologische Afdeeling over her jaar 1928. — Plantenziektenkundige Dienst. 27 S.

Register.

Wissenschaftliche Tiernamen.

Deutsche Tiernamen.

Autoren.

17-12-1969

Su: muut sarjat
Acta