PAARUNGSSYSTEM
UND
FORTPFLANZUNGSSTRATEGIE
DER
BEUTELMEISE
Remiz pendulinus pendulinus (L.)

2571

Den Naturwissenschaftlichen Fakultäten

der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Dieter Franz

aus Gießen

Als Dissertation genehmigt von den Naturwissenschaftlichen Fakultäten der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Februar 1989

Vorsitzender der Promotionskommission: Professor Dr. M. Schulz

Erstberichterstatter: Professor Dr. Otto v. Helversen

Zweitberichterstatter: Dr. habil. Bernd Leisler

I N H A L T

0.	Zusammenfassung
1.	Einleitung
2.	Material und Methode
2.1	Untersuchungsgebiete und Untersuchungszeitraum
2.1.1	Oberes Maintal
2.1.2	Illmitz
2.1.3	Marchauen
2.2	Bestandserhebung
2.3	Beringung
2.4	Aufzeichnung und Auswertung des Materials
2.5	Unterscheidung der Geschlechter
2.6	Definitionen und Abkürzungen
2.7	Dank
3.	Fortpflanzungsverhalten der Beutelmeise
3.1	Nestbauvorgang
3.1.1	Nestbaubeginn
3.1.2	Beschreibung des Nestbauablaufs
3.2	Angaben zur Bionomie der Beutelmeise
3.3	Brutperiode und Wanderungen
3.4	Allgemeingültige und exemplarische Darstellung des Saisonablaufs für Beutelmeisen
3.4.1	Beschreibung des Saisonablaufs für Beutelmeisen-♂
3.4.2	Beschreibung des Saisonablaufs für Beutelmeisen-♀

3.4.3 Exemplarische Darstellung des Saisonablaufs einzelner Vögel

3.4.3.1 Männchen

3.4.3.2 Weibchen

4. Paarungssystem

4.1 Voraussetzungen für die Abweichung von Monogamie

4.2 Der Geschlechterkonflikt: Wer betreut die Brut?

4.3 Polygamieraten

4.4 Bruterfolg

4.5 Welche Vögel sind polygam?

4.6 Strategien der Geschlechter

5. Diskussion

6. Literatur

Z U S A M M E N F A S S U N G

1. Paarungssystem und Fortpflanzungsstrategie der Beutelmeise wurden von 1978 bis 1985 im Oberen Maintal (Nordbayern), 1986 und 1987 am Neusiedler See und 1987 in den österreichischen Marchauen untersucht.

2. In allen Probeflächen wurden adulte Beutelmeisen während der Brutzeit durch Farbberingung individuell gekennzeichnet. Das Gefieder der ♂ ist i.A. wesentlich lebhafter gefärbt als das der ♀, deshalb war eine Unterscheidung der Geschlechter meist gut möglich. Insgesamt standen für die Auswertung Beobachtungen an 477 Nestfunden zur Verfügung.

3. Im Oberen Maintal begann die Hauptmasse der Beutelmeisen im April oder Mai mit dem Nestbau (Median: 10.5.), und bereits Ende Mai wanderte ein Großteil der Vögel ab. Ähnliche Verhältnisse herrschten in den Marchauen (Median des Nestbaubeginns: 1.5.). Dagegen wanderte die Neusiedlersee-Population größtenteils erst ab Anfang Juni ein (Median des Nestbaubeginns: 23.6.), wohl weil der Schilfgürtel erst dann ein gutes Nahrungsangebot beherbergt.

4. Beutelmeisen wandern regelmäßig große Strecken während der Brutperiode. Als "Brutzeitwanderungen" werden nur Bewegungen mit mehr als 0,5 km Ausdehnung definiert. Im Oberen Maintal wurden von 47 farbberingten ♂ 55 derartige Wanderungen festgestellt (durchschnittliche Ausdehnung 7,1 km), bei 25 ♀ 6 Wanderungen (durchschnittlich 13,7 km). Früh im Jahr brüten Beutelmeisen in auwaldähnlichen Biotopen (z.B. Marchauen) und wandern dann in Schilfgebiete (z.B. Neusiedlersee), um dort erneut zu brüten. Neben zwei Ringfunden bestätigen eine Reihe von Indizien diese Aussage. Brutzeitwanderungen der Beutelmeise können zur

jahreszeitlichen Verlagerung ganzer Populationen führen. Die größte nachgewiesene Brutzeitwanderung reichte 210 km weit. Durch Einwanderung in geeignete Lebensräume haben die Vögel die Möglichkeit, die Brutzeit über 5 Monate auszudehnen. Inwieweit dieses für mitteleuropäische Beutelmeisen charakteristische Verhalten auch von anderen Populationenen gezeigt wird, ist unklar.

5. Der Verlauf der Brutsaison für ♂ und ♀ wird in einem allgemeingültigen Schema dargestellt und anhand einzelner Vögel exemplarisch belegt.

6. Die Brutpflege wird nur von einem Altvogel durchgeführt (bei ca. 60% aller Brutnester durch das ♀, bei 10% durch das ♂). Unklar ist, wie die Abstimmung erfolgt, welcher Altvogel das Gelege betreut. Die hier herrschende Konfliktsituation zwischen den Geschlechtern schlägt sich in zahlreichen Gelegeaufgaben nieder (ca. 30% aller Brutnester).

7. Die Verhaltensweisen "betreuen" bzw. "verlassen" verteilten sich für ♂ und ♀ nicht gleichmäßig über die Brutsaison. Die Mediane für die Betreuung durch das ♀ und die Nestaufgaben lagen dicht beieinander; ♂ betreuten die Nester erst wesentlich später.

8. In Illmitz bestand eine gesicherte Beziehung zwischen Gelegegröße (Vollgelege) und Jahreszeit. Vergleicht man die durchschnittliche Gelegegröße für die drei "Brutpflegekategorien" mit den Gelegegrößen der Pentaden, in die ihre Mediane fallen, so ergibt sich, daß die Gelegegröße aufgegebener Nester signifikant kleiner war als die in der entsprechenden Pentade festgestellte und damit für die jeweilige Kategorie eigentlich zu erwartende Gelegegröße. Ein Kalendereffekt der Gelegegröße war wegen der Abwanderungen für das Gebiet des Oberen Maintals nicht zu berechnen.

Jedoch waren auch hier vom ♀ bebrütete Gelege größer als aufgegebene Gelege. Daß ♂ hier noch kleinere Gelege bebrüteten, ist schwierig zu interpretieren und liegt möglicherweise am zu geringen Datenmaterial und/oder am Mangel an potentiellen Geschlechtspartnern als Folge der Abwanderung.

9. Wanderte das ♀ ab, komplettierte es das Gelege offensichtlich nicht, wohl um das ♂ mit der Brutversorgung alleine zu lassen. Hierdurch sparen die ♀ Reserven, um mit andern ♂ erneut Gelege zu zeitigen.

10. Beide Geschlechter verfolgen unterschiedliche Strategien um einen möglichst guten Fortpflanzungserfolg zu erreichen:

♂: Während der ganzen Brutsaison besteht generelle Bereitschaft, mehrere Nester zu bauen und möglichst viele ♀ zu haben. Gegen Ende der Brutsaison, wenn nur noch wenige brutbereite ♀ verfügbar sind, übernehmen die ♂ u. U. selbst die Brutbetreuung.

♀: Zu Beginn der Brutsaison werden komplette Gelege selbst betreut. Bei rund 30% der ♀ besteht aber schon zu Beginn der Brutsaison die Bereitschaft, das Gelege mit unvollständiger Gelegegröße nicht selbst zu betreuen und die Verantwortung hierfür dem ♂ zu übertragen.

Zum Geschlechterkonflikt kommt es, wenn beide Strategien in punkto "abwandern" miteinander kollidieren. Dieser Geschlechterkonflikt kann mit Hilfe der Spieltheorie erklärt werden.

11. Wegen der großen Wanderungen waren der exakten Dokumentation des Verpaarungsstatus der einzelnen Vögel natürlich Grenzen gesetzt. Mindestens 25% aller ♂ und 12% aller ♀ waren polygam. Daß ♂ während der gesamten Brutsaison keine Partner hatten, konnte nachgewiesen werden.

12. Der Bruterfolg polygamer ♂ war signifikant größer als der von ♂ mit nur einem Brutnest. Polygame ♂ waren deutlich größer (Flügellänge) als die übrigen, auch deutete sich an, daß alte ♂ erfolgreicher waren als junge.

13. Betrachtet man die Zahl der vom Nest abwandernden ♂, so waren bis zu ca. 60% der ♂ sukzessiv polygyn, und aufgrund der Zahl aufgegebener Gelege waren ca. 30% der ♀ sukzessiv polyandrisch. Polyandrisches Verhalten war aber nicht mit einer Steigerung der Reproduktionsrate verbunden. Besonders zu Beginn der Brutsaison bedeutete die Abwanderung des ♀ mit ziemlicher Sicherheit die Aufgabe des Nestes, da die ♂ in dieser Phase die Brutbetreuung in der Regel nicht übernahmen. Einzelne ♀ waren in der Lage, nacheinander zwei Bruten alleine großzuziehen.

1. E I N L E I T U N G

Für Vögel wird Monogamie als ursprüngliche Form des Paarungssystems angesehen; Polygamie ist anscheinend im Laufe der Evolution bei Vögeln mehrmals entstanden (LACK 1968). Nach heutigem Kenntnisstand werden ungefähr 90% aller Unterfamilien der Passeriformes als monogam eingestuft (LACK 1968, LEISLER 1979), wobei jedoch die Zahl der gelegentlich polygamen Vogelarten durch genauere Untersuchungen stetig anwächst. So konnte MOLLER (1986) in einer Übersicht über die Paarungssysteme europäischer Sperlingsvögel immerhin bei 122 "gut untersuchten Arten" bei 39% Polygamie feststellen und 25 Arten als "regelmäßig polygam" einstufen. Eine Polygamierate von 5% der Vögel innerhalb der Population wird i.A. als Kriterium für regelmäßige Polygamie angesehen (VERNER & WILLSON 1966, MOLLER 1986; dagegen FORD 1983 20%). Erschwert wird eine allgemeingültige Darstellung selbst für einzelne Arten dadurch, daß verschiedene Populationen derselben Art, ökologisch bedingt, regional unterschiedliche Paarungssysteme aufweisen können (z.B Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*: ARMSTRONG 1955; Westliche Silbermöwe *Larus occidentalis*: PIEROTTI 1981).

Die theoretischen Hintergründe für das Für und Wider der verschiedenen Formen des Paarungssystems sind detaillierten Untersuchungen unterzogen worden (z.B. ALTMANN et al. 1977, EMLEN & ORING 1977, GRAUL et al. 1977, JENNI 1974, ORING 1982, 1986,

WITTENBERGER 1976, 1979). LACK (1968) sieht den Hauptvorteil der Monogamie bezogen auf das Vogelpaar als Einheit darin, daß zwei Eltern mehr Nachwuchs füttern und damit aufziehen können, als das ♀ alleine. Dagegen verlangt die Soziobiologie eine gründliche Analyse der Vor- und Nachteile für die einzelnen Geschlechter (TRIVERS 1972, WICKLER & SEIBT 1983).

Zwischen ♂ und ♀ bestehen hinsichtlich der Fortpflanzung deutliche Interessengegensätze, die sogar als Geschlechterkonflikt bezeichnet werden können. Die Soziobiologie sieht die beiden Geschlechter mit ihren sich zwar überschneidenden, oft aber auf unterschiedlichen Wegen verfolgten Fortpflanzungsinteressen als Partner einer unbequemen Allianz, wobei jeder Partner versucht, bei der Weitergabe der Gene den eigenen Fortpflanzungserfolg zu maximieren (LEISLER 1985). Während beim Vogelweibchen der Fortpflanzungserfolg i.w. durch die Zahl der im Leben produzierten Eier begrenzt wird, stellt die Zahl der gebildeten Keimzellen beim Vogelmännchen keinen den Fortpflanzungserfolg limitierenden Faktor dar (z.B. WITTENBERGER 1979). ♂ können also durch polygames Verhalten ihren Fortpflanzungserfolg deutlich erhöhen, falls eine Mithilfe bei der Aufzucht der Jungen nicht erforderlich ist. Generell wird deshalb die Entbindung des ♂ von elterlichen Verpflichtungen als erster Schritt in Richtung Polygynie gesehen (z.B. LACK 1968). Der umgekehrte Weg, die Entbindung des ♀ von elterlichen Verpflichtungen kann

dementsprechend als erster Schritt in Richtung Polyandrie gesehen werden.

MOCK (1983) vermutet, daß dort, wo sich Monogamie durchgesetzt hat, offensichtlich die Fitness sowohl vom ♀ als auch besonders vom ♂ am höchsten ist, wenn sich beide um die Jungenaufzucht kümmern, anstatt Zeit und Energie für den Versuch aufzuwenden, zusätzliche Paarungen zu erreichen.

Monogamie kann zudem als das Ergebnis einer beschränkten Verfügbarkeit von Paarungspartnern gesehen werden (EMLEN & ORING 1977). Diese beschränkte Verfügbarkeit kann z.B. durch exakte Synchronisation des Brutablaufs innerhalb einer Population zustande kommen, wenn alle Vögel gleichzeitig an Bruten gebunden sind, z.B. bei den Tundra-Populationen der Grasammer *Passerculus sandwichensis* (WEATHERHEAD 1979). Trotzdem kann Polygamie auch bei einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis entstehen, wenn einzelne ♂ besonders attraktiv für ♀ sind (WEATHERHEAD & ROBERTSON 1979) oder bestimmte Ressourcen (Nahrung oder Neststandorte) monopolisieren können, während andere ♂ nicht darüber verfügen (VERNER 1964, VERNER & WILLSON 1966). Auch bei rein monogam eingestuften Vogelarten wurden in letzter Zeit bei detaillierten Untersuchungen Abweichungen von Monogamie festgestellt, z.B. außereheliche Kopulationen oder Vergewaltigungen (FORD 1983). So scheint der Übergang von reiner Monogamie zu opportunistischer Polygamie eher fließend zu sein. WITTENBERGER (1979) und WITTENBERGER & TILSON (1980) formulierten 5

Hypothesen, wann sich Monogamie manifestieren sollte:

1.) Wenn die Mithilfe des ♂ bei der Jungenaufzucht eine unabdingbare Voraussetzung für den Erfolg einer Brut überhaupt ist (Bebrütung des Geleges, Fütterung der Jungen, Schutz des ♀ vor Feinden, Verteidigung von Nahrungsressourcen).

2.) Wenn es bei der Partnerwahl für ein ♀ stets günstiger ist, ein unverpaartes ♂ zu wählen, auch wenn bereits verpaarte ♂ bessere Reviere aufweisen. D.h. der Unterschied in der Qualität der Brutsituationen ist stets zu gering, um die Polygynieschwelle zu überschreiten (Modellvorstellung z.B. bei VERNER & WILLSON 1966, ORIANS 1969: O - V - W - Modell). In diesem Falle ist Monogamie zwar vorteilhaft für das ♀, nicht aber unbedingt für das ♂.

3.) Wenn das ♂ das ♀ ständig überwachen muß, um es vor Kopulationen oder Störungen anderer ♂ zu schützen.

4.) Wenn Aggression verpaarter ♀ die ♂ an der Verpaarung mit zusätzlichen ♀ hindert, auch wenn die Polygynieschwelle (siehe oben) überschritten ist. Auch hier könnte Polygamie für ♂ durchaus von Vorteil sein.

5.) Wenn ♂ mit zwei oder mehr ♀ weniger erfolgreich sind, als mit einem ♀.

Für die Entstehung von Polygamie ist es eine Grundvoraussetzung, daß die für mehrere Verpaarungen erforderlichen Individuen oder Ressourcen ökonomisch zu verteidigen sind, und daß die Vögel in der Lage sind, dieses Potential zu nutzen (EMLEN & ORING 1977). Über die Verfügbarkeit

von Nahrung bzw. Nistplätzen sind enge Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Verhaltensweisen von Vögeln gegeben. In jüngster Zeit spielt eine Analyse solcher ökologischer Korrelationen bei der Betrachtung von Polygamie bei Vögeln eine bedeutende Rolle (z.B. CROOK 1964, GREENLAW im Druck, LEISLER 1985, MOLLER 1986). Nach VERNER & WILLSON (1966, 1969) tritt Polygamie in Ökosystemen mit horizontaler Zonierung häufiger auf, als in Systemen mit ausgeprägter vertikaler Stratifikation. In zweidimensionalen Gebieten, wie Sumpflandschaften ("marshes") und Prärien, ist alle Biomasseproduktion, die aus den Sonnenstrahlen resultiert, auf eine Zone mit begrenzter Höhe konzentriert, während die Produktion in dreidimensionalen Gebieten viel weiter verteilt ist. VERNER & WILLSON (1966, 1969) schlossen daraus, daß die Nahrung in zweidimensionalen Gebieten konzentrierter und ungleichmäßiger verteilt sein müsse ("Schlaraffenland-Effekt"). Unterschiedliche Lebensräume als Ursache für verschiedene Paarungssysteme (für nordamerikanische Arten gut belegt, VERNER & WILLSON 1966) sind nach v. HAARTMAN (1969) nicht als Hauptursache für die Entwicklung von Polygamie bei europäischen Sperlingsvögeln anzusehen. Nach v. HAARTMAN (1957, 1969) scheint hier der wesentliche Zusammenhang zwischen Lebensart und Paarungssystem beim Nestbau zu liegen, wobei Arten mit überdachten Nestern, Nischen und Höhlen oder gewebten Beutelnestern deutlich höhere Polygamieraten aufweisen als Arten mit offenem Nest. Hierfür fand MOLLER (1986) allerdings keine Bestätigung. KLUIJVER et. al. (1940) weisen darauf hin, daß

das Gelege, wenn das ♀ auf Nahrungssuche geht, bei geschlossenen Nestern vergleichsweise gut gegen Feinde und Kälte geschützt ist, auch wenn das ♂ nicht anwesend ist. NICE (1957) hat gezeigt, daß die Nestverluste bei Höhlenbrütern viel geringer sind, als bei Freibrütern. Geschützte Nester, die zudem einen anderen Temperaturhaushalt aufweisen als offene (LACK 1948, 1968), können als wesentlicher Faktor dafür angesehen werden, daß die Brutversorgung von einem Elter alleine durchgeführt wird. So weisen auch die Jungen von höhlenbrütenden Arten gegenüber freibrütenden eine verlangsamte Wachstumsrate auf und bleiben noch nach Erreichen ihres Höchstgewichtes eine beträchtliche Zeit im Nest (v. HAARTMAN 1954, SKUTCH 1967).

In seiner Übersicht über die Polygamie bei europäischen Sperlingsvogelarten stuft v. HAARTMAN (1969) die Beutelmeise als "regelmäßig polygam" ein, obwohl es zum damaligen Zeitpunkt lediglich von MERKEL (1935) exakte Polygamienachweise gab.

Die Beutelmeise ist mit vier Rassengruppen (z.B. PAYNTER 1967, PORTENKO 1955, VAURIE 1950, 1957, 1959, FRANZ 1988b, WOLTERS 1975 - 1982) nahezu über ganz Eurasien, nordwärts bis zur 20°C-Juli-Isotherme (VOOUS 1962) verbreitet. Die Rasse *Remiz pendulinus pendulinus*, von der ich im weiteren Verlaufe spreche, hat ihr Verbreitungsareal in den letzten Jahrzehnten beträchtlich nach Westen ausgedehnt (BEITZ 1969, DIEN 1966, FLADE et al. 1986, GÖRANSSON & KARLSSON 1973, ISENMANN 1987, MARTENS 1965, MÜLLER 1969, PERSSON 1978, RAINES & BELL 1967, REICHHOLF-RIEHM & UTSCHICK 1974). Gegen Ende der

1970er Jahre wurde ein erneuter starker Ausbreitungsschub nach Westen registriert, der auch zur Besiedlung des Oberen Maintales in Nordbayern führte. Um die an dieser neu entstandenen Population gewonnenen Erkenntnisse zum Paarungssystem der Beutelmeise zu vertiefen, führte ich noch vergleichende Untersuchungen am Neusiedlersee in Österreich durch, wo das Auftreten von Beutelmeisen seit mindestens Anfang dieses Jahrhunderts dokumentiert ist (FRANKE 1937, 1938a, 1938b, 1954, 1955, KOENIG 1952, SEITZ 1934), also an einer lange etablierten Population. Zusätzlich wurden dann 1987 noch vergleichende Untersuchungen in den March-Auen durchgeführt.
Ich möchte im folgenden die Ergebnisse dieser zehnjährigen Untersuchungen darstellen und allgemeine Gesetzmäßigkeiten zu Paarungssystem und Fortpflanzungsstrategie der Beutelmeise herausarbeiten, da derartige Auswertungen in der Literatur nur ansatzweise vorhanden sind. Ziel soll es auch sein, die Literatur zu diesem Themenkomplex, einschließlich eigener Publikationen (FRANZ 1987, 1988 a u. c, FRANZ & THEIß 1983, FRANZ et al. 1987), zu einem Gesamtbild zusammenzustellen.

B e g r i f f s k l ä r u n g :

WICKLER & SEIBT (1983) haben aufgezeigt, daß die Begriffe "Monogamie" und "Polygamie" in verschiedenen biologischen Fachbereichen unterschiedlich benutzt werden, wodurch häufig Verwirrung gestiftet wird. WICKLER & SEIBT (1983) unterscheiden den soziologischen (auch tiersoziologischen) und

evolutionsbiologischen Fachbereich. Unter soziologischen Gesichtspunkten wird betrachtet, welche typischen Gruppierungen von erwachsenen Individuen man in einer gegebenen Art oder Population findet. Hierbei ist der Gruppengesichtspunkt entscheidend: Es geht um die monogame oder polygame Struktur der Sozietät.

Unter dem evolutionsbiologischen Gesichtspunkt interessiert das monogame oder polygame Verhalten einzelner Individuen, also die Frage, mit wievielen Partnern des anderen Geschlechts ein Individuum seine Nachkommen erzeugt.

Dies kann dazu führen, daß ein soziologisch monogames Vogelmännchen, das außerdem ab und zu ein anderes ♀ erfolgreich begattet, biologisch gesehen polygam ist. Ein ♂, das mit vielen ♀ zusammenlebt, aber nur mit einem von ihnen Nachkommen zeugt, ist soziologisch gesehen polygam, biologisch gesehen aber monogam (WICKLER & SEIBT 1983). Unter dem evolutionsbiologischen Gesichtspunkt lassen sich "monogam" und "polygam" nur auf das Individuum beziehen, nicht auf die Sozietät. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß selbst in einer soziologisch monogamen Art die Paarungspartner wechseln können.

Ich möchte mich im folgenden LEISLER (1985) anschließen und der Definition MOCK's (1983) folgen, der die unterschiedlichen Beziehungen zwischen den Geschlechtern nach zunehmender väterlicher Investition ordnet, wobei es keine scharfen Grenzen zwischen den Systemen gibt.

Zudem können die drei traditionell unterschiedenen Systeme

(Promiskuität, Polygamie, Monogamie) bzw. vier Systeme, wenn man Polygamie in Polygynie und Polyandrie aufteilt, die nach EMLEN & ORING (1977) in einer Population nicht simultan existieren können, nach ökologischen, soziologischen oder zeitlichen Gesichtspunkten weiter untergliedert werden (z.B. EMLEN & ORING 1977, ORING 1982, WITTENBERGER 1981).

MONOGAMIE: Eine längere Verbindung der Geschlechter mit ausschließlichen Paarungen zwischen einem ♂ und einem ♀, wobei diese Verbindung nicht nur als Dauermonogamie sondern auch als Saisonmonogamie zu verstehen ist. Über Monogamie bei der Beutelmeise können im folgenden keine weiteren Aussagen gemacht werden, da die Ausschließlichkeit der Beziehung aufgrund des Wanderverhaltens während der Brutperiode (Pkt. 3.3) nie mit absoluter Sicherheit zu belegen ist. Ich verwende deshalb den Begriff "Monogamie" auch bei Vögeln nicht, bei denen ich nur ein Brutnest in einer Probefläche nachgewiesen habe.

POLYGAMIE

a) POLYGYNIE: Ein ♂ ist mehr oder weniger gleichzeitig mit mindestens zwei ♀ verpaart. Als "mehr oder weniger gleichzeitig" sehe ich eine Überschneidung der Bruten bzw. Brutversuche von Erst- und Zweitweibchen, auch wenn die Bruten nicht exakt synchron, sondern zeitlich verschoben stattfinden (vgl. WITTENBERGER 1979). Vogelmännchen, die gleichzeitig Bindungen zu mehreren ♀ aufrechterhalten, werden als simultan

polygyn bezeichnet, solche, bei denen die Beziehungen zum Erstweibchen abgebrochen sind, wenn sie sich mit dem Zweitweibchen verpaaren, als sukzessiv polygyn. Im Unterschied zur Promiskuität bestehen zwischen ♂ und ♀ soziale Beziehungen, und das ♂ leistet gewisse Beiträge zum Bruterfolg.

b) POLYANDRIE: Ein ♀ ist mehr oder weniger gleichzeitig mit mindestens zwei ♂ verpaart. Die Begriffe, "mehr oder weniger gleichzeitig", "simultan polyandrisch" und "sukzessiv polyandrisch" werden analog zur Polygynie verwendet.

PROMISKUITÄT: Die Partner unterhalten keinerlei soziale Beziehungen zu einander und treffen lediglich zum Zwecke der Begattung zusammen. Für die Brutpflege hat regelmäßig nur ein Elter zu sorgen. Promiskuität wurde von mir bei der Beutelmeise nicht beobachtet.

2. MATERIAL UND METHODE

2.1 UNTERSUCHUNGSGEBIETE UND UNTERSUCHUNGSZEITRAUM

Die Untersuchungen für diese Arbeit führte ich von 1978 bis 1985 im Oberen Maintal, Nordbayern, BRD durch, 1986 und 1987 am Neusiedlersee, Burgenland, Österreich und 1987 in den

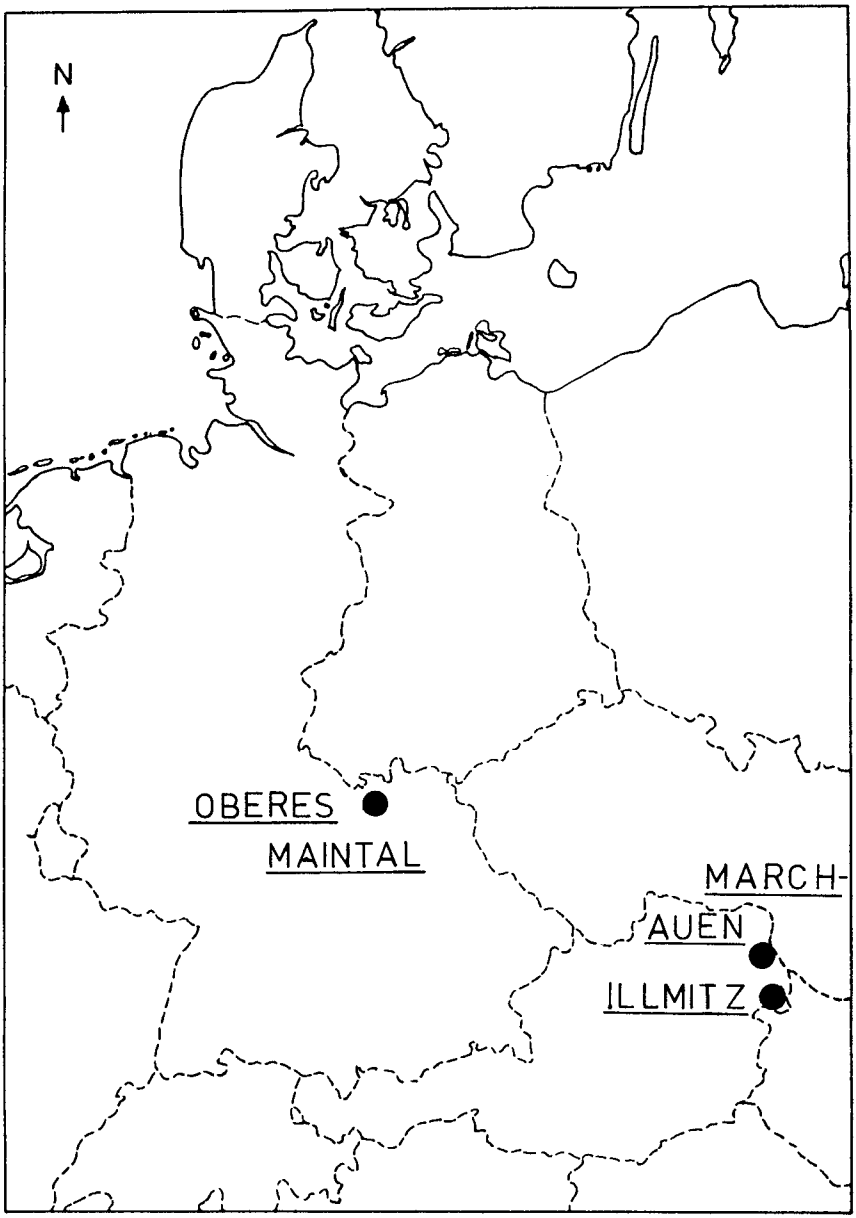


Abb 1: Lage der Untersuchungsgebiete in Mitteleuropa.

niederösterreichischen Marchauen. Zur Lage der Probeflächen siehe Abb. 1.

2.1.1 Oberes Maintal

Das Obere Maintal zwischen Breitengüßbach (Lkr. Bamberg, 49.59 N 10.53 E) und Hochstadt (Lkr. Lichtenfels, 50.09 N 11.10 E) ist etwa 40 km lang, wobei in die Probefläche auch die Mündungsgebiete und unteren Flußabschnitte von Itz und Rodach mit einbezogen waren. Natürliche, flußbegleitende Altwässer sind im Oberen Maintal kaum mehr vorhanden; physiognomisch werden sie durch rund 60 Kiesabbaustellen ersetzt, welche mit ihrem teils üppigen Weidenbewuchs potentielle Lebensräume für die Beutelmeise darstellen. Flußbegleitende Gehölze unterschiedlichster Ausprägung sind meist vorhanden. Besonders dichten Bewuchs weisen die Schlämmteiche der Kiesabbaustellen auf, in denen Sukzessionsstadien von nackten Schlammflächen bis zum Weidendschungel vorhanden sind (FRANZ & THEIß 1987a).

Die Kiesabbaustellen sind teilweise bis zu über 100 ha groß und zum Teil noch in Betrieb. In den Gehölzen dieses Maintalabschnittes dominieren Weiden *Salix spec.* (besonders Silberweide *Salix alba* und Bruchweide *Salix fragilis* sowie Hybridweiden), daneben sind regelmäßig Pappeln *Populus spec.* (Schwarz- *Populus nigra*, Silber- *P. alba*, Zitter- *P. tremula* und Hybridpappeln), Erlen *Alnus spec.* (vor allem Schwarzerle *Alnus glutinosa*) und Birken *Betula spec.* vertreten. In den Schlämmteichen der Kieswerke entstehen regelmäßig mehr oder

weniger große homogene Schilf- und Rohrkolbenfelder *Phragmites communis* und *Typha spec.*, die sich dann aber im Laufe der Sukzession zu Weidendschungeln entwickeln.

Soweit bekannt, fand in diesem Gebiet zum ersten Mal im Jahre 1972 ein Brutversuch der Beutelmeise statt (BARNICKEL et al. 1978, THEIß 1972). Nach einem invasionsartigen Auftreten im Frühjahr 1978 mit einem Maximum von rund 50 beobachteten Exemplaren wurde im selben Jahr die Probefläche erstmals großflächig besiedelt (FRANZ et al. 1979). Diese Besiedlung ist im Zusammenhang zu sehen mit der für ganz Mitteleuropa dokumentierten Ausbreitung der Beutelmeise von Ost nach West (Übersicht z.B. bei FLADE et al. 1986).

2.1.2 Illmitz

Die Probefläche Illmitz befindet sich am Ostrand des Neusiedlersees (Seewinkel) (47.46 N 16.48 E) und läßt sich durch die Eckpunkte Sandeck, Apetlon, Illmitz, Kiesgrube zwischen Illmitz und Podersdorf sowie Hölle abgrenzen. An der Westseite der Fläche befinden sich am Rand des Schilfgürtels zahlreiche angepflanzte Gehölze, welche z.T. Auwaldcharakter aufweisen, und von mir als "Auwäldchen" bezeichnet werden. Quer durch den Schilfgürtel zum offenen See hinaus existieren zwei baumbestandene Dämme (Seebad, Biologische Station). Das Hinterland besteht im wesentlichen aus intensivst genutzten Weinbaumonokulturen; darin eingesprengt sind lediglich einige Salzlacken, eine teilweise verlandete Kiesabbaustelle sowie

zwei kleinere Auwäldchen und einige Wiesen, die mit unterschiedlicher Intensität genutzt werden. Die Zusammensetzung der Gehölze ist sehr unterschiedlich; so dominieren in den "Auwäldchen" Weiden und Pappeln, während in den anderen Gehölzbeständen sowie auf den Seedämmen die Robinie *Robinia pseudoacacia* die vorherrschende Baumart ist, Pappeln, Weiden und Eschen *Fraxinus excelsior* dagegen nur eine untergeordnete Rolle spielen. Im Gegensatz zu den schon früh im Jahr ergrünenden "Auwäldchen" belauben sich diese Gehölze erst im Mai und entsprechen damit in ihrer jahreszeitlichen Entwicklung im wesentlichen dem Schilfgürtel, der bei oberflächlicher Betrachtung bis Anfang Juni ebenfalls einen "braunen" Eindruck macht.

Dieser Schilfgürtel, im genannten Teilbereich zwischen wenigen hundert Metern und ca. zwei Kilometern breit, wurde nicht in die Probefläche mit einbezogen, da eine regelmäßige und kontinuierliche Nestersuche in einer rund 80 Quadratkilometer großen Schilffläche unmöglich gewesen wäre.

2.1.3 Marchauen

Aufgrund der Unübersichtlichkeit vieler Abschnitte der Marchauen (z.B. WWF-Auenreservat) und dem Auencharakter (teilweise Hartholzaue, die von der Beutelmeise nicht besiedelt wird) wählte ich einen Streifen aus, in dem die Au nirgends breiter als 200 m ist. Die Probefläche war der bahndammbegleitende Auenabschnitt von Marchegg-Bahnhof (48.17 N

16.55 E) bis zur March-Brücke, von dort an der Westseite der March etwa 1,5 km nach S bis zum Lüßarm sowie von der Brücke etwa 3 km nach N. Da die March Grenzfluß zwischen Österreich und der CSSR ist, und eine Begehung des anderen Marchufers deshalb nicht möglich war, entschied ich mich für diese Fläche, weil auf der CSSR-Seite der nur spärlich vorhandene Weidenbewuchs weniger gut als Beutelmeisen-Lebensraum geeignet schien. Meine Hoffnung, die Beutelmeisen würden sich aus diesem Grunde vorrangig auf österreichischer Seite ansiedeln, erfüllte sich leider nicht ganz. Im Untersuchungszeitraum (1987) wurde nahezu die gesamte Probefläche (mit Ausnahme des bahndammbegleitende Abschnitts) viermal von Hochwässern komplett überflutet, so daß eine Begehung tagelang unmöglich war. Nachdem die Probefläche von allen drei Untersuchungsgebieten auch mit Abstand am kleinsten war, werden für die Auswertung aus diesem Gebiet lediglich Daten zur Nestbauphänologie und Beringungsdaten herangezogen; detaillierte Aussagen zum Paarungssystem können bei einer derart kleinen Fläche - noch dazu bei den oben erwähnten Erfassungsschwierigkeiten - nicht gemacht werden. Die Au ist in der Probefläche relativ aufgelockert und der Weichholzaue zuzurechnen. Baumbestandene Altwasserarme sowie ungenutzte Feuchtwiesenbereiche vor dem Hochwasserdamm sind ebenfalls eingeschlossen.

2.2 BESTANDSERHEBUNG

K l a n g a t t r a p p e :

Während der gesamten zehnjährigen Untersuchung wurden Vögel durch Vorspielen arteigener Lautäußerungen (Klangattrappe) angelockt bzw. zum Rufen veranlaßt.

a) Stimmfühlungslaut

Der Stimmfühlungslaut der Beutelmeise, das bekannte "zieh zieh", wurde sowohl zum Fang als auch zur Nestersuche eingesetzt. Im allgemeinen antworten die Beutelmeisen (♂ oder ♀ gleichermaßen) beim Abspielen der Klangattrappe zumindest kurz auf die Rufe vom Tonband. ♂, die an einem unvollständigen Nest bauen, beginnen fast immer intensiv zu rufen und zeigen zudem das Nest. An fertigen Brutnestern kann mit Hilfe der Klangattrappe kontrolliert werden, welcher Altvogel brütet, weil beim Abspielen der Attrappe der brütende Altvogel das Nest meist kurzzeitig verläßt.

b) Gesang

♂ reagieren auf vorgespielten Gesang normalerweise sehr heftig. Deshalb wurde diese Form der Klangattrappe im wesentlichen nur dann eingesetzt, wenn ♂ mit den Stimmfühlungslauten alleine nicht zu fangen waren. ♀ reagieren im allgemeinen besser auf die Stimmfühlungslaute, folgen jedoch einem anwesenden ♂, falls dieses heftig auf Gesang reagiert.

Im Oberen Maintal wurde darüberhinaus mit der Klangattrappe versucht, bestimmte Verhaltensweisen der Beutelmeisen experimentell zu untersuchen. In diesen Fällen wurde die Stimmfühlungs-Klangattrappe absichtlich längerdauernd eingesetzt; ansonsten wurde von ihr nur äußerst sparsam Gebrauch gemacht, um nicht ungewollte Verhaltensweisen auszulösen. Besonders für das Auffinden von Nestern ist die Klangattrappe jedoch eine unverzichtbare Arbeitshilfe, ohne die stundenlange Mehrbeobachtungen erforderlich würden.

N e s t e r s u c h e u n d - k o n t r o l l e

Je nach Fragestellung mußten die Probeflächen unterschiedlich häufig kontrolliert werden. Während z.B. die Kontrolle in den Marchauen in der Regel meist einmal, seltener zwei- bis dreimal pro Woche erfolgte, wurden im Oberen Maintal einzelne Gebiete nahezu täglich aufgesucht, mindestens aber in fünftägigen Intervallen. Die Probefläche Illmitz konnte durch den punktuellen Charakter potentieller Brutplätze alle zwei bis drei Tage vollständig kontrolliert werden. Beringte Vögel wurden anhand ihrer Farbringkombination identifiziert und ihr Verhalten protokolliert. Ich zeichnete auf, ob ♂ und ♀ oder nur ein Geschlecht anwesend waren, ferner registrierte ich das Nestbaustadium (s. Pkt. 3.1), die Reaktionen auf Klangattrappe und vor allem auch Negativbefunde. Erfolgreiche und erfolglose Nester wurden (soweit sie nicht von anderen Ornithologen, Fotografen oder Anglern entfernt worden waren) auf ihren Inhalt

hin untersucht. Dadurch ließ sich in den meisten Fällen zusätzlich zum eigentlichen Brutergebnis auch die Gelegegröße feststellen.

Die Protokollierung der Beobachtungen erfolgte im Oberen Maintal unmittelbar nach den Beobachtungsgängen, in den Marchauen und in Illmitz direkt vor Ort mit Hilfe eines Diktiergerätes.

2.3 BERINGUNG

Durchzügler wurden sowohl im Frühjahr als auch im Herbst im Oberen Maintal und in Illmitz gefangen. Im Gegensatz zu den Brutvögeln, die alle mit einer individuellen Farbringkombination gekennzeichnet wurden, erhielten Durchzügler jeweils nur einen Aluminiumring der Vogelwarte Radolfzell. Durchzügler wurden zumeist nur in größeren Schilf- oder Rohrkolbenfeldern gefangen, im Oberen Maintal wurden hierfür besonders die Schlafplätze ausgewählt. Zum Fang wurden Japannetze, Klangattrappen (sowohl Stimmfühlungs- als auch Gesangsattrappe) und ab 1986 zusätzlich ein Locknest (altes Beutelmeisennest) eingesetzt.

Nachdem über die Beringung von Beutelmeisen an Nestern in der Literatur kaum Angaben vorliegen (Fang in Schlagbauern: MERKEL 1935, Fang mit Kescher direkt am Nest: BARBACSY 1975, Fang in Fallen direkt am Nest: BELUSOV 1983), wurden neue Methoden entwickelt und im Laufe der zehnjährigen Untersuchung immer

weiter verfeinert, so daß in den Jahren 1986 und 1987 ca. 90% der "gewünschten" Beutelmeisen auch gefangen werden konnten.

M ä n n c h e n

♂ wurden meist unter Einsatz von Gesangsattrappe und Locknest zum Japannetz gelockt und dort gefangen. Ab dem Henkelkorbstadium (siehe Pkt. 3.1) nächtigen die ♂ regelmäßig im Nest. Hier besteht die Möglichkeit, sie nachts durch Anklopfen mit einem Kescher zu fangen und zu beringen.

W e i b c h e n

♀ wurden ebenfalls zumeist vor Fertigstellung des Nestes mit Japannetz, Stimmfühlungs-Klangattrappe, Locknest und Sichtattrappe gefangen. Sie lassen sich auch problemlos sowohl während des Brutgeschäftes als auch während der Jungenaufzucht direkt am Nest mit einem Kescher fangen.

J u n g v ö g e l

Jungvögel wurden im Oberen Maintal in der Regel erst nach dem Flüggewerden beringt. Zum Übernachten kehren die Jungvögel dort nach dem Ausfliegen regelmäßig ins Nest zurück (FRANZ & THEIß 1983, s. auch CRONERT & SVENSSON 1973). Hier können sie durch Anklopfen mit einem Kescher gefangen werden. Bei extrem tiefhängenden und leicht erreichbaren Nestern wurden die Jungvögel schon im Alter von 10 Tagen vorsichtig aus dem Nest herausgenommen und beringt. Im Gegensatz zum Oberen Maintal

werden in Illmitz nur sehr wenige Nester von den Jungvögeln nach dem Flüggewerden noch zum Übernachten benutzt. Hier wurden die Jungvögel deshalb regelmäßig schon vor dem Flüggewerden beringt. Nur wenn sie schwer zu erreichen waren, wurden die Nester zu diesem Zweck gelegentlich um zwei bis drei Meter umgehängt, was im übrigen von den fütternden Altvögeln nicht verübelt wurde.

B e r i n g u n g s z a h l e n

Beringt wurde erst ab 1980, die Beringungszahlen sind in Tab. 1 nach den einzelnen Probeflächen und Untersuchungsjahren aufgeschlüsselt.

Tab. 1: Beringungszahlen in den einzelnen Probeflächen pro Untersuchungsjahr (Nestlinge / Fänglinge).

	Oberes Maintal	Illmitz	Marchauen
1980	5 / 10	-	-
1981	2 / 18	-	-
1982	29 / 32	-	-
1983	8 / 49	-	-
1984	- / 40	-	-
1985	55 /201	-	-
1986	12 / 54	112 / 1169	-
1987	- / 5	125 / 850	2 / 17
ges.	111 /409	237 / 2019	2 / 17

B i o m e t r i s c h e D a t e n

1986 und 1987 wurde bei allen gefangenen Vögeln die Flügellänge gemessen (Methode KLEINSCHMIDT, KELM 1970), 1987 wurden zusätzlich Tarsuslänge und Gewicht bestimmt; außerdem wurde in diesem Jahr jeder gefangene Vogel aus 45 cm Entfernung mit einem 50 mm-Objektiv in Seitenansicht fotografiert, um Gefiederunterschiede im Kopf- und Nackenbereich anhand der Fotos auswerten zu können.

R i n g f u n d m a t e r i a l

Im Oberen Maintal und in Illmitz wurden regelmäßig Vögel mit Ringen anderer Beringungszentralen kontrolliert. Für das Obere Maintal schätzen FRANZ & THEIß (1985, 1987b), daß jede zwanzigste bis vierzigste Beutelmeise den Ring einer fremden Zentrale trägt. So stehen für die Auswertungen bestimmter Fragestellungen insgesamt 26 Fremdfänge (Vögel anderer Beringungszentralen) im Oberen Maintal und 23 Fremdfänge in Illmitz zur Verfügung; von den selbst beringten Vögeln liegen aus dem Oberen Maintal 31 Fernfunde (über 100 km Entfernung; Definition nach ZINK 1973) bzw. eigene Kontrollfänge in späteren Jahren vor, aus Illmitz 24 derartige Funde (Auswertungsschluß 01.08.88). Bei diesen Zahlen nicht berücksichtigt sind all diejenigen Funde, welche Brutzeitwanderungen während einer einzigen Saison innerhalb oder zwischen den Probeflächen betreffen.

Zur Suche nach eventuellen Ringfunden anderer Beringungszentralen, die für eine Analyse des Paarungssystems von Bedeutung sind, stand zudem das Material der EURING-DATA-BANK zur Verfügung.

2.4 AUFZEICHNUNG UND AUSWERTUNG DES MATERIALS

Die Aufzeichnungen nach den Exkursionen respektive die Übernahmen vom Diktiergerät erfolgten stets in chronologischer Reihenfolge und grundsätzlich nach folgendem Schema: Datum, Nestnummer, anwesende Vögel (wo immer möglich mit Farbringkombination), Verhalten der Tiere, Nestbaustadium, Reaktion auf Klangattrappe (sofern diese eingesetzt wurde), besondere Vorkommnisse, in Sonderfällen auch Uhrzeit (z.B. wenn ein Nest aus bestimmten Gründen mehr als einmal am Tage kontrolliert wurde), Fang bzw. Fangversuch sowie Besuch fremder Vögel im Nestbereich und die Reaktion der zum Nest gehörigen Vögel darauf. Nach Ende der Brutsaison wurden die chronologisch gesammelten Daten zunächst nach den einzelnen Nestern zusammengefaßt und danach Gesamtauswertungen für die einzelnen Vögel ausgearbeitet. Aus diesen Zusammenstellungen wurde für jedes Nest der Baubeginn errechnet (sofern er nicht schon bekannt war). Das Nest wurde ferner klassifiziert (Brutnest mit/ohne Erfolg [eventuelle Gründe für den Mißerfolg]; Henkelkorb) und Informationen über die volle Gelegegröße sowie

den absoluten Bruterfolg (ausgedrückt in der Anzahl flügger Jungvögel) zusammengestellt. Für die einzelnen Vögel und Geschlechter wurden folgende Daten erhoben:

♀: Gesamtzahl der Nester, Gesamtzahl der Brutnester, Zahl der Nester mit Bruterfolg, Anzahl flügger Jungvögel, betreut das ♀ die Brut?, Gesamtzahl ♂ in der Brutsaison.

♂: Beginnt das ♂ alleine zu bauen?, Gesamtzahl der Nester, Gesamtzahl der Brutnester, Gesamtzahl der Henkelkörbe, Zahl der Brutnester mit Bruterfolg, Anzahl flügger Jungvögel, Anzahl fester ♀, Anzahl loser ♀, betreut das ♂ die Brut?

Da weder für alle Nester noch für alle Individuen zu allen gewünschten Punkten Datenmaterial gesammelt werden konnte, sind die Stichprobengrößen in vielen der nachfolgenden Auswertungen unterschiedlich. Die Rohzusammenstellung des Materials nach Nestern und Vögeln bildete die Grundlage für viele der folgenden Auswertungen.

Statistische Auswertungen wurden nach SACHS (1974) durchgeführt; zur Anwendung kamen lineare und nichtlineare Regressionsanalyse, t-Test und U-Test.

Wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, werden nur farbberingte Vögel in den Auswertungen berücksichtigt. Vögel, die sich mehrere Jahre in den Probeflächen aufhielten, wurden für jedes Jahr einzeln gewertet.

Insgesamt stehen im Oberen Maintal von 1978 bis 1985 244 Nestfunde für zusammenfassende Auswertungen zur Verfügung (obwohl die Nestfunde im Jahre 1978 noch nicht auf

systematischer Nachsuche basieren, wurden diese hier mit einbezogen), in Illmitz 219 Nestfunde (von Souvenirjägern entwendete Nester unberücksichtigt) aus den Jahren 1986 und 1987 sowie in den Marchauen 1987 24 Nestfunde, welche aufgrund der unter Pkt. 2.1.3 angeführten methodischen Schwierigkeiten jedoch nur für eine Betrachtung der Nestbauphänologie herangezogen werden (Tab. 2).

Tab. 2: Nestfunde in den Probeflächen, nach Untersuchungsjahren aufgeschlüsselt.

	Oberes Maintal								Illmitz		Marchauen
	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1987
Henkelkorb	20	6	6	9	15	17	22	34	72	36	13
Brutnest	12	4	4	12	16	12	23	32	57	54	11
Σ	32	10	10	21	31	29	45	66	129	90	24

Σ Oberes Maintal 1978 - 1985: **244 Nester**

Σ Illmitz 1986 u. 1987: **219 Nester**

Σ Marchauen 1987: **24 Nester**

2.5 UNTERSCHEIDUNG DER GESCHLECHTER

Obwohl die Merkmale für eine Geschlechterunterscheidung bereits von PERSSON & ÖHRSTRÖM (1980) und FRANZ et al. (1979) beschrieben wurden, findet sich in den gängigen Bestimmungsbüchern (z.B. "Peterson" PETERSON et al. (1985); "Pareys Vogelbuch", HEINZEL et al. 1983; FERGUSON-LEES & WILLIS 1987) nach wie vor kein Hinweis auf die zur Brutzeit durchaus mögliche Unterscheidung der Geschlechter. Da eine Bestimmung des Geschlechts für eine Analyse des Paarungssystems natürlich die unabdingbare Voraussetzung darstellt, soll deshalb auf diesen Punkt kurz eingegangen werden (s. Abb. 2 und 3):

Schwarze Augenmaske: Die schwarze Augenmaske ist beim ♀ oft - jedoch nicht immer - kleiner als beim ♂. Beim ♀ ist sie außerdem meist matt-schwarz, nur sehr selten glänzend schwarz wie beim ♂.

Nackengefieder: Beim ♂ meist hellgrau bis weißgrau, beim ♀ deutlich dunkler und niemals hellglänzend wirkend.

War eine Bestimmung anhand der Maske nicht sicher möglich, genügte meist eine kurze Betrachtung des Nackengefieders.

Flügeldecken: Beim ♂ leuchtend rötlichbraun, lebhaft gefärbt, beim ♀ deutlich dunkler und matter.

Beim direkten Vergleich von ♂ und ♀ ist die Geschlechterunterscheidung meist völlig unproblematisch, lediglich wenn man ein matt gefärbtes ♂ oder ein relativ lebhaft gefärbtes ♀ alleine fängt, können Schwierigkeiten

Abb.2: ♂ und ♀ der Beutelmeise (Ansicht von vorne).

Abb. 3: ♂ und ♀ der Beutelmeise (Ansicht von hinten).

auftreten. Diese lassen sich aber meistens bei der Feldbeobachtung des Vogels (zusammen mit dem Partnertier) ausräumen.

Von insgesamt 381 Altvögeln wurde beim Fang die Flügellänge gemessen (s. Abb. 4). Es zeigt sich, daß ♂ innerhalb der festgestellten großen Variationsbreite (52,0 - 60,5 mm) etwas größer als ♀ sind. ♂ haben eine durchschnittliche Flügellänge von 56,4 mm (n = 275, s = 1.391), ♀ im Durchschnitt 55,5 mm (n = 106, s = 1.292). Der Unterschied in der Flügellänge ist zwar

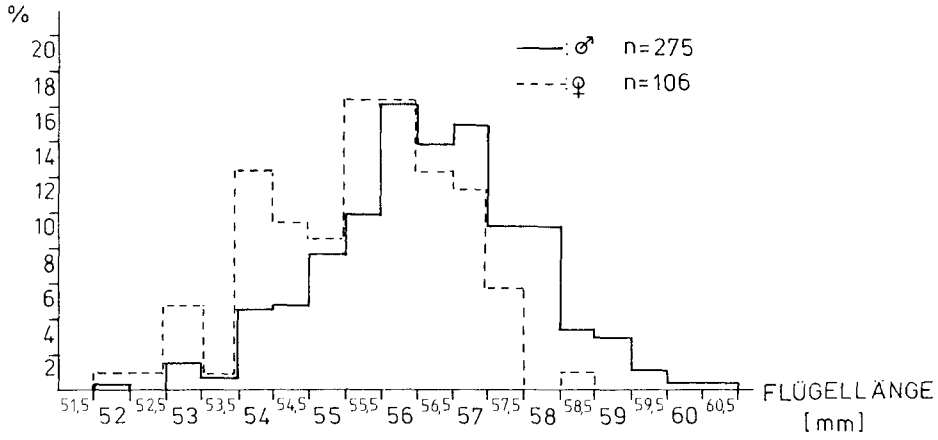


Abb.4: Vergleich der Flügellänge von ♂ und ♀ der Beutelmeise.

hochsignifikant (T - Test, $p < 0{,}001$), trotzdem kann dieses Maß aufgrund des großen Überschneidungsbereiches nicht als wesentliches Kriterium für die Geschlechtsbestimmung bei der Beutelmeise herangezogen werden.

2.6 DEFINITIONEN UND ABKÜRZUNGEN

Folgende Abkürzungen und definierte Begriffe werden in der vorliegenden Arbeit verwendet:

ub: Unberingt.

alu: Nur mit einem Aluminiumring beringt.

RB: Bein des Vogels, an dem der Aluminiumring sitzt (falls nicht angegeben sitzen die Farbringe immer an demjenigen Bein, das den Aluminiumring nicht trägt).

blau/gelb: zweifarbiger Farbring.

♂ rot/weiß grün RB orange: Das ♂ trägt an einem Bein die Farbringe rot/weiß und grün (Reihenfolge der Farbringnennung ist gleichgültig, da an einem Bein nicht zwischen oben und unten unterschieden wurde, was das Ablesen zusätzlich erschwert hätte) und am anderen Bein den Alu- sowie einen orangen Farbring.

Henkelkorb: Der Begriff wird synonym mit "unvollständiges Nest" benutzt und bezeichnet damit - sofern nicht ausdrücklich anders angegeben - alle Nester, in denen es zu keiner Eiablage gekommen ist.

Brutnest: Jedes Nest, in dem mindestens ein Ei vorhanden war, auch wenn das Nest zu diesem Zeitpunkt noch nicht völlig fertiggestellt worden war.
Alle Nestdaten werden zur Vereinheitlichung auf das Datum des Nestbaubeginns bezogen.

2.7 DANK

Mein besonderer Dank gilt Dr. Bernd LEISLER, Radolfzell, für die Betreuung der Arbeit und für viele anregende Diskussionen. Prof. Dr. Otto v. HELVERSEN, Erlangen, danke ich für die Unterstützung von Seiten der Universität Erlangen-Nürnberg. Bei der Freilandarbeit halfen mir Volker DINSE, Hamburg, Martin FLADE, Berlin, Ralf HAND, Bonn, Carsten KEMP, Osnabrück, Peter SCHÜLE, Stuttgart und Norbert THEIß, Frohnlach. Die Vogelwarte Radolfzell stellte Sachmittel zur Verfügung, die Genehmigungen zum Fang von Beutelmeisen erhielt ich von der Regierung von Oberfranken und der Niederösterreichischen und Burgenländischen Landesregierung. Dr. Hans WINKLER, Wien, beriet mich bei statistischen Fragen, Dr. Alfred GRÜLL, Illmitz, überließ mir Aufzeichnungen über unpublizierte Beutelmeisenbeobachtungen vom Neusiedler See und Herr Dr. Franz SAUERZOPF und die Mitarbeiter der Biologischen Station Illmitz gewährten mir in der Station Unterkunft.

Ihnen allen möchte ich für die Unterstützung sehr herzlich danken.

3. FORTPFLANZUNGSVERHALTEN DER BEUTELMEISE

3.1 NESTBAUVORGANG

3.1.1 Der Nestbaubeginn

Nach MAKATSCH (1965), BURCKHARDT (1948), STEINFATT (1934) und NIETHAMMER (1937) bauen die ♂ alleine das Nest bis zum Henkelkorbstadium und werben dann ca. 14 Tage um ein ♀. Die vorstehend genannten Autoren unterschieden nicht zwischen der erstmaligen Auslösung des Nestbauverhaltens beim ♂ und der Auslösung dieses Verhaltens bei weiteren Nestern.

Bei den im April gebauten Nestern des Oberen Maintals kann davon ausgegangen werden, daß die Vögel vorher noch keine anderen Nester in derselben Saison gebaut hatten. Die ersten Nester einer Saison entstehen nur, wenn ein ♂ und ein ♀ gemeinsam mit dem Nestbau beginnen:

- an allen Nestern, bei denen unmittelbar der Baubeginn beobachtet wurde, waren stets beide Geschlechter am Bau beteiligt; in einem Fall zog sogar das ♀ die erste Faser für das Nest.

- Die erste Nestbauwelle ist mehr oder weniger synchron in der Population ausgeprägt. Daneben gibt es dann einzelne ♂ ohne ♀, die kein Nest erstellen, sondern lediglich "Spielwicklungen" vornehmen, ohne tatsächlich mit dem Nestbau zu beginnen, oder Nestbaumaterial zwar aufnehmen, um es dann wieder fallen zu lassen. Diese ♂ sind ganz offensichtlich zum Nestbau bereit, beginnen jedoch ohne ♀ nicht mit dieser Tätigkeit.
- Häufig stellen sich ♀ auch nur für wenige Stunden oder Tage ein, verschwinden dann wieder und lassen so den Eindruck entstehen, als würden die ♂ ohne ♀ mit dem Nestbau beginnen (s. auch FRANKE 1937, 1938b). Hat ein ♂ erst einmal mit dem Nestbau begonnen, so baut es auch weiter, falls das ♀ wieder abwandert. In dieser Phase wechseln die ♀ auch sehr häufig an den Nestern. Beispiel: Bau von Nest 8/1980: Nestbaubeginn 1. Mai, am 2. Mai war vormittags das ♀ weiß schwarz anwesend, das zusammen mit dem ♂ orange blau am Ringanfang baute. Bereits am 3. Mai wurde das ♀ weiß schwarz dann nicht mehr im Brutgebiet beobachtet (vgl. auch SCHWARZENBERG 1960). Dafür tauchte am 6. Mai ♀ gelb weiß auf, das dann endgültig bei diesem Nest verblieb. Wird ein derartiges Nest am 3., 4. oder 5. Mai gefunden, wird man in der Regel auf eine Erbauung des Nestes durch das ♂ alleine schließen.

Da auch von den Autoren, die sich intensiv mit der Beutelmeise beschäftigt haben (z.B. HAGEMANN & ROST 1985, BEITZ 1983, PERSSON & ÖHRSTRÖM 1985, FRANKE 1937, 1938 a u. b, 1954, 1955, MERKEL 1929, 1932, 1935, BURCKHARDT 1948, SIMENOW & IWANOW 1971), die wenigsten

Nester bereits am ersten Bautag aufgefunden wurden, die ♀ aber gerade in dieser Anfangsphase am häufigsten wechseln, ist die Fehlinterpretation bezüglich der erstmaligen Auslösung des Nestbautriebes des ♂ leicht zu erklären.

- Nestbaubereite ♂, die aber ohne ♀ sind, kann man mit der Klangattrappe derart stimulieren, daß sie mit dem Nestbau beginnen.

Am 24. Mai 1981 beobachtete ich ein unverpaartes ♂ ohne Nest. Ich stimulierte den Vogel ca. 20 min lang mit der Stimmfühlungs-Klangattrappe, wobei das ♂ mit der Nistmaterialsuche und dem Wickeln am Außenast einer Weide begann. Hieraus entstand letztendlich das erste Nest der 1981er Saison, ohne daß das ♂ bei dieser Nestgründung ein ♀ gehabt hätte.

Spätere Nestbauten durch das ♂ werden dann tatsächlich vom ♂ alleine begonnen, und zwar sogar in der Regel alleine (s. Pkt. 3.4.1), da zu diesem Zeitpunkt sehr viele ♀ an andere Nester gebunden sind und somit nicht mehr unbegrenzt zur Verfügung stehen.

3.1.2 Beschreibung des Nestbauablaufs

Der eigentliche Nestbauvorgang ist in der Literatur bereits mehrfach gut beschrieben worden, so von BURCKHARDT (1948), FRANKE (1937, 1938), LITZBARSKI & LITZBARSKI (1966), MERKEL (1929, 1932), SIMEONOW & IWANOW (1971), STEINFATT (1934) sowie FRANZ et al. (1979). Auf eine erneute genaue Darstellung kann deshalb hier

verzichtet werden, lediglich zur Verdeutlichung der einzelnen Nestbauphasen soll auf die Abbildung aus FRANZ et al. (1979) zurückgegriffen werden (Abb. 5), da dem Nestbau während der ganzen Brutsaison eine zentrale Stellung im Paarungssystem zukommt. Der Nestbauvorgang nimmt etwa 15 bis 20 Tage in Anspruch (sofern ein Nest ohne Unterbrechungen gebaut wird), kann aber in Einzelfällen auch wesentlich schneller durchgeführt werden, wenn besonders ergiebige Nistmaterialquellen zur Verfügung stehen (siehe FRANZ & THEIß 1983). Generell dauert der Bau der jahreszeitlich frühen Nester länger als der später Nester, was - ebenso wie auch die unterschiedliche Färbung von frühen und späten Nestern im Oberen Maintal - durch eine Änderung des verfügbaren Nistmaterials erklärbar ist (siehe FRANZ et al. 1979 und FRANZ & THEIß 1983). Berücksichtigt man zudem Literaturangaben mit wesentlich kürzerer Nestbaudauer (z.B. DANILOWITSCH 1933: 10 bis 12 Tage, LIPPERT 1964 sowie MERKEL 1929: 16 Tage, NIETHAMMER 1937: 12 bis 14 Tage, ÖHRSTRÖM 1974: 17 Tage, PFEIFER 1970: 12 bis 16 Tage, SIMEONOW & IWANOW 1971: 12 bis 15 Tage), so verbleibt immer noch die Tatsache, daß der Nestbau bei der Beutelmeise sehr zeitaufwendig ist und eine nicht unerhebliche Investition für die Altvögel darstellt.

Auf Nestbaubesonderheiten (Nester ohne Grundwicklung (sowohl im Schilf wie auch in Bäumen!), Nester mit langer Grundwicklung und zusätzlichen Nestanfängen, Doppelnester etc.) soll an

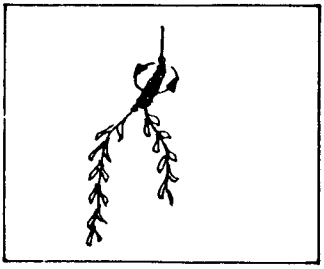


Bild 1 Aufhängung
ca. 1 Tag

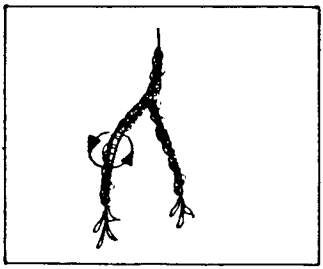


Bild 2 Seitenaufhängung
ca. 2 - 3 Tage

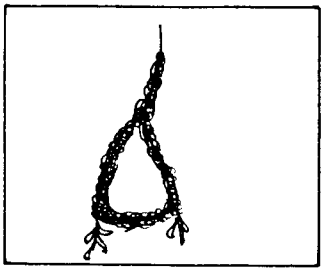


Bild 3 Ring
ca. 4 - 5 Tage

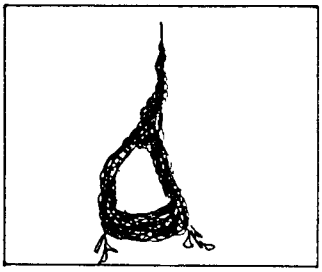


Bild 4 Schaukel
8 Tage

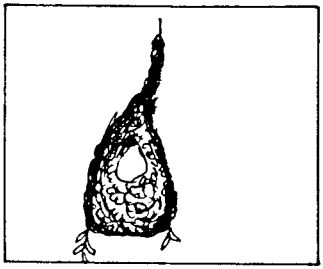


Bild 5 Henkelkorb
11 - 12 Tage

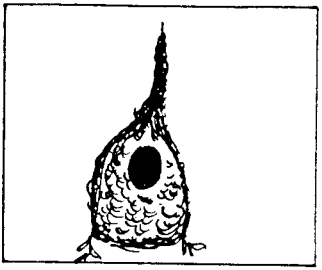


Bild 6 Tasche
ca. 14 Tage

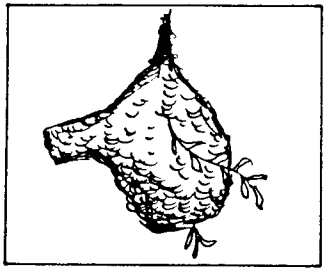


Bild 7 Röhre
18 - 20 Tage

Abb: 5: Schematisierte Darstellung des Nestbauvorgangs bei der Beutelmeise (aus FRANZ et al. 1979).

dieser Stelle nicht eingegangen werden; näheres hierzu sowie zur Art des Nistbaumes, Exposition des Nestes und Nesthöhe siehe z.B. BÖHME (1966), FLADE & LATZEL (1976), FRANKE (1937, 1938), FRANZ & THEIß (1983), KORTNER (1981b, 1983), ORTALI (1978), PAWLOWSKI (1970), REICHHOLF (1982) und TODTE (1987).

3.2 ANGABEN ZUR BIONOMIE DER BEUTELMEISE

E i a b l a g e , B r u t d a u e r , N e s t l i n g s d a u e r

Die Eiablage beginnt regelmäßig, wenn das Nest das Taschenstadium (Abb. 5) erreicht hat (FRANZ & THEIß 1983), gelegentlich sogar schon im Henkelkorbstadium. Die Bebrütung des Geleges erfolgt ab dem letzten Ei (z.B. MAKATSCH 1976) und dauert 11 bis 14 Tage (HOEHER 1973, MAKATSCH 1976, HARRISON 1975). Eigene Untersuchungen hierzu wurden nicht angestellt; bei der Berechnung des Nestbaubeginns wurde ein Wert von 13 Tagen angesetzt.

Die Nestlingsdauer wird in der Literatur sehr unterschiedlich angegeben: Während HARRISON (1975) 15 bis 18 Tage angibt und HOEHER (1973) nur 15 bis 16 Tage nennt, wurde im Oberen Maintal eine durchschnittliche Nestlingszeit von ca. 22 Tagen festgestellt (18 bis 26 Tage, n = 19). Eine exakte Dokumentation der Nestlingszeit gestaltet sich jedoch relativ schwierig, da an

Tab 3: Brutbetreuung bei der Beutelmeise (%).

	Illmitz (n = 73)	Oberes Maintal (n = 64)
♂ und ♀ betreuen	0	0
nur ♀ betreut	79,5	90,6
nur ♂ betreut	20,5	9,4

(1970) beobachtete dies ebenso wie LITZBARSKI & LITZBARSKI (1966) nur bei späten Nestern. Teilweise meinten die Autoren sogar auch, ein ♂ könne Jungvögel nicht alleine aufziehen (z.B. STEINFATT 1934, KOPTON in litt.).

Erst in neuerer Zeit wurde die Aufzucht von Bruten durch ♂ alleine im Verlauf intensiver Studien regelmäßig nachgewiesen und beschrieben (FRANZ & THEIß 1983, PERSSON & ÖHRSTRÖM 1980, 1985). FRANZ & THEIß (1983) beobachteten die Aufzucht durch das ♂ lediglich bei jahreszeitlich sehr späten Bruten. Hierin liegt möglicherweise auch die Erklärung, warum eine Brutpflege durch das ♂ alleine früher nie beobachtet wurde: aufgrund der beginnenden Kleingefiedermauser (vgl. auch MERKEL 1935) vermausern die ♂ ihre schwarze Augenmaske und sehen ♀ dann aus einiger Entfernung sehr ähnlich, besonders wenn keine

Vergleichsmöglichkeit vorhanden ist. Ohne Farbberingung ist eine sichere Geschlechtszuordnung an späten Nestern nur äußerst schwer möglich. Wahrscheinlich wurden schon oft an späten Nestern brütende und fütternde ♂ für ♀ gehalten, weil Farbberingung fehlte. Interessanterweise handelt es sich bei der einzigen in der älteren Literatur flüchtig erwähnten Brut (FRANKE 1938a), bei der nur ein ♂ brütete, um die späteste Brut, welche FRANKE im Jahre 1937 überhaupt fand.

Die Anzahl der flüggen Jungvögel pro Brutnest ist in Illmitz mit 2,5 deutlich höher als im Oberen Maintal mit 1,7; die relative Zahl der Jungvögel auf die erfolgreichen Brutnester bezogen dagegen ist mit 3,9 (Oberes Maintal) zu 4,2 (Illmitz) recht ähnlich (näheres hierzu siehe unter Tab. 4). Auf den Unterschied in der Zahl flügger Jungvögel pro Brutnest soll später (s. Pkt. 4.2) detailliert eingegangen werden.

L e b e n s e r w a r t u n g

Gefiedermerkmale, die während der Brutzeit eine genauere Alterszuordnung von einjährigen und älteren Vögeln erlauben, sind derzeit nicht bekannt (SVENSSON 1984). So können derzeit nur Ringfunde Angaben über das Höchstalter von Beutelmeisen erbringen. Bei den 84 in der EURING - DATA - BANK gespeicherten Ringfunden (Stand: November 1986) beträgt das (in einem Fall) nachgewiesene Höchstalter lediglich 4 Jahre. Eine von mir 1985

Tab. 4: Allgemeine Nestangaben.

	OBERES MAINTAL							
	1978	79	80	81	82	83	84	85
Brutnester mit Erfolg	5	2	2	3	9	6	7	16
Brutnester ohne Erfolg	7	2	2	9	7	6	16	16
Gesamtzahl Nester (incl. Henkelkörbe)	32	10	10	21	31	29	45	66
Gesamtzahl flügge Junge	16	8	8	4	34	22	26	77
flügge Junge / Brutnest	1,3	2,0	2,0	0,3	2,1	1,8	1,1	2,3
flügge Junge / erfolgreiches Brutnest	3,2	4,0	4,0	1,3	3,8	3,7	3,7	4,5

	ILLMITZ	
	1986	1987
Brutnester mit Erfolg	35	31
Brutnester ohne Erfolg	22	23
Gesamtzahl Nester (incl. Henkelkörbe)	129	90
Gesamtzahl flügge Junge	142	136
flügge Junge / Brutnest	2,5	2,5
flügge Junge / erfolgreiches Brutnest	4,1	4,4

als Altvogel im Oberen Maintal beringte Beutelmeise konnte ich 1988 dort wiederfangen. Dieser Vogel wurde also mindestens 4 Jahre alt, eventuell noch älter, da bei der Beringung nur das Mindestalter (1 Jahr) zu bestimmen war. Die allgemeinen Angaben von CODY (1971) und RICKLEFS (1973) zur Mortalität von Kleinvögeln scheinen also auch bei der Beutelmeise Gültigkeit zu haben.

3.3. BRUTPERIODE UND WANDERUNGEN

Durchzug und Ansiedlung

Im Oberen Maintal beginnt Mitte März bis Anfang April (FRANZ et al. 1979, FRANZ & THEIß 1983, KORTNER 1980 und 1981a) der Durchzug von Beutelmeisen. Allgemein ergibt sich für die Jahre 1979 bis 1985 das in Abb. 6 dargestellte Durchzugsmuster. Der Durchzugsmedian war der 11. April. Es wurden Truppstärken von einem bis zu 25 Exemplaren beobachtet; die durchschnittliche Truppstärke betrug 5,7 Exemplare.

Neben den reinen Durchzüglern sind jedoch von Beginn an im Oberen Maintal Beutelmeisen anwesend, die offensichtlich nicht weiterziehen, sondern das Gebiet großräumig durchstreifen und somit potentielle Brutvögel darstellen.

♂ gelb blau RB orange wurde am 28.03.1982 in A (s. Abb. 7) beringt, verblieb dort einen Tag und wurde dann am 30.03.1982 in B, ca. 27 km nordöstlich wieder beobachtet; es ist damit der

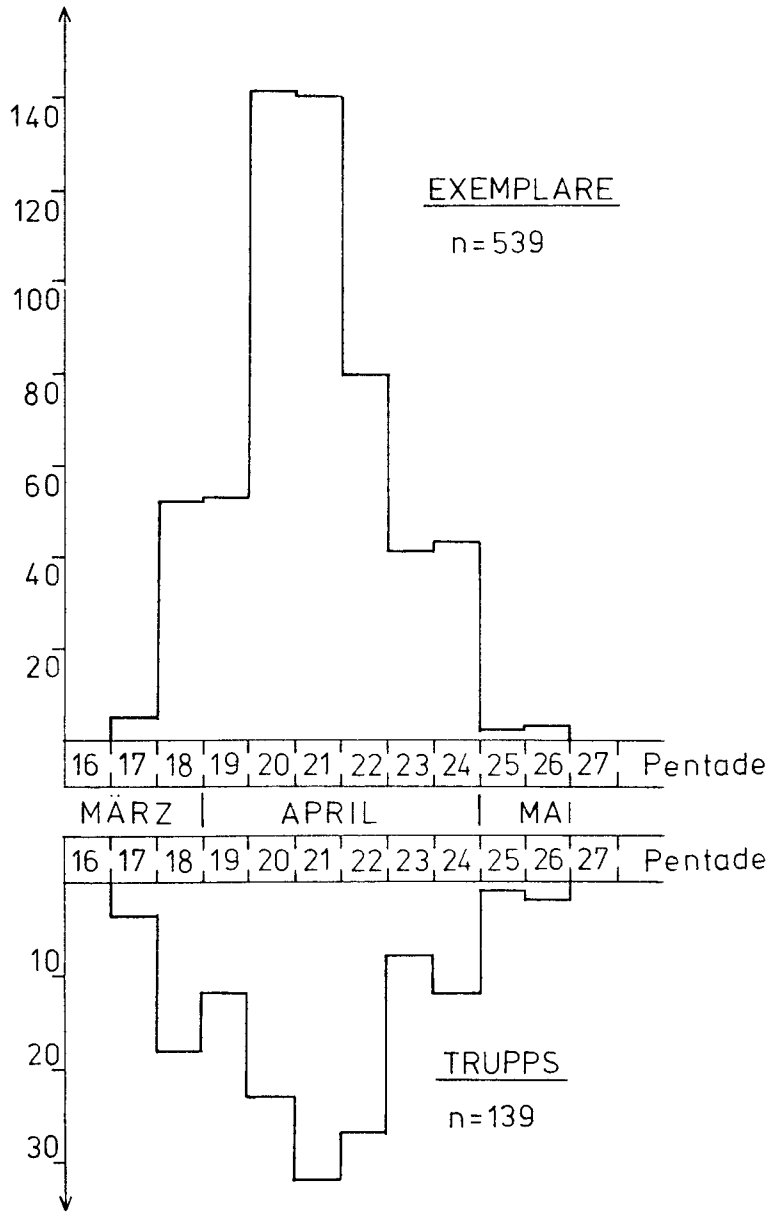


Abb. 6: Zeitlicher Ablauf des Frühjahrsdurchzugs der Beutelmeise im Oberen Maintal von 1979 - 1985.

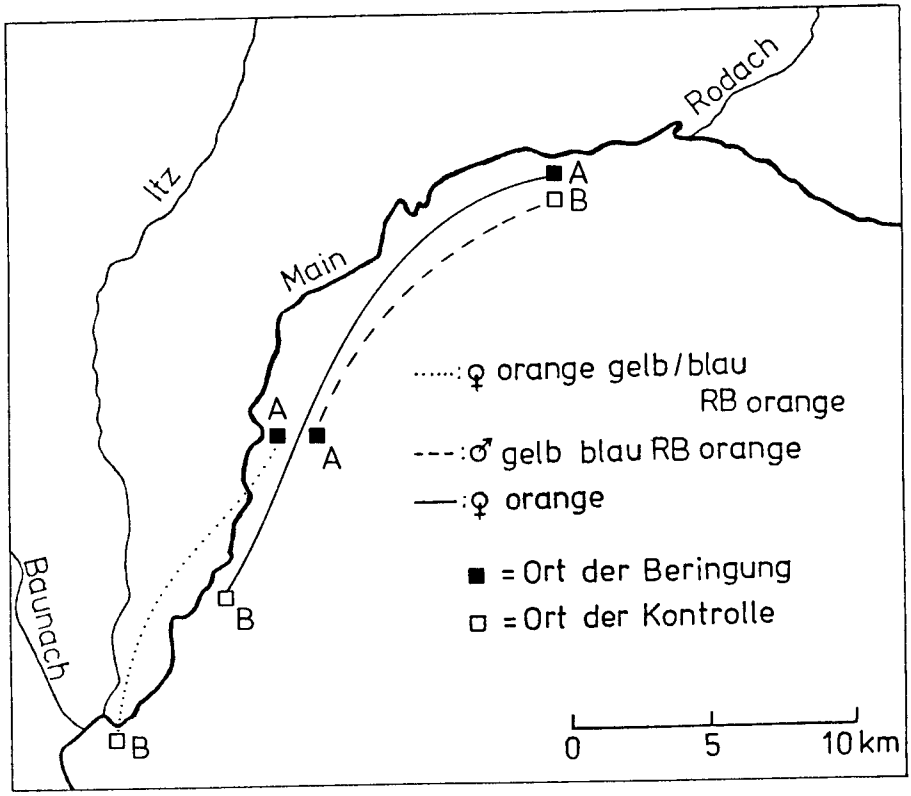


Abb. 7: Wanderungen von Beutelmeisen im Oberen Maintal während des Durchzuges und der Ansiedlungsphase.

Hauptdurchzugsrichtung (SW - NO) gefolgt. ♀ orange, das am 06.04.1980 in A beringt worden war, tauchte dagegen am 27.04.1980 30 km weiter südlich in B (s. Abb. 7) auf und war damit vom ersten Durchzugstag des Jahres 1980 an im Gebiet anwesend. Auch ♀ orange blau/gelb RB orange wurde bereits am

14.04.1982 in A (Abb.7) beringt und wurde dann am 19.04.1982 in B, ca. 13 km SW an einer Wicklung bauend angetroffen.
Eine Verweildauer von einigen Tagen auf dem Frühjahrsdurchzug weist aber noch nicht mit Sicherheit auf einen potentiellen Brutvogel hin. Verschiedentlich wurden im Oberen Maintal Beutelmeisen über mehrere Tage hinweg am gleichen Ort beobachtet, später dann allerdings nicht als Brutvogel bestätigt:

♂ orange weiß RB weiß und ♂ orange grün RB grün (Abb.8): Beide ♂ waren am 25.03.83 um 15.00 Uhr im Kieswerk Ebensfeld, eine Stunde später dann am Naßanger - Weiher bei Trieb (ca. 25 km enfernt), dann vom 27. bis 29.03.83 erneut im Kieswerk Ebensfeld und wurden danach nicht mehr beobachtet.

♂ grün blau RB weiß hielt sich vom 07.04. bis 09.04.83 im Kieswerk Ebensfeld auf und wurde danach nicht mehr beobachtet.

♂ rot dunkelblau RB blau/gelb war vom 05. bis 12.04.85 im Kieswerk Trieb, ohne danach im Oberen Maintal zu brüten.

Generell scheinen nicht unbedingt die ersten Durchzügler auch die zukünftigen Brutvögel des Oberen Maintals zu sein: 1981 begann der Durchzug bereits am 28.03., aber ein ♂, welches dann im Oberen Maintal brütete, war am 06.04. noch am Genfer See und traf erst Mitte April im Brutgebiet ein (s. FRANZ & THEIß 1983).

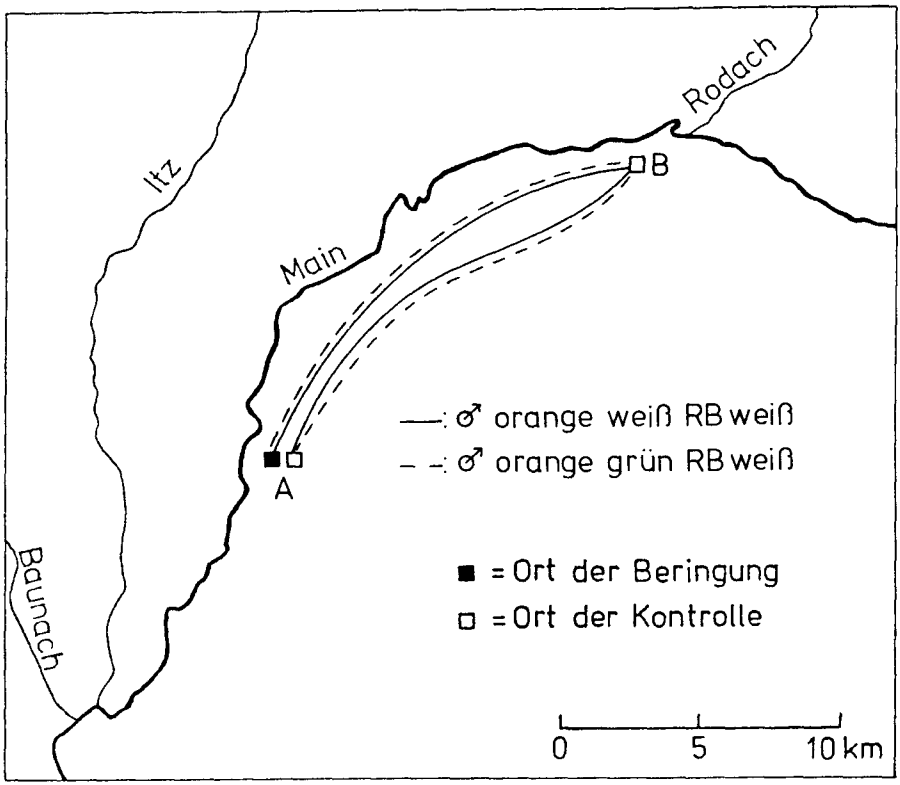


Abb. 8: Wanderungen von Beutelmeisen im Oberen Maintal während der Ansiedlungsphase.

Gegen Ende des Durchzugs lassen sich künftige Brutvögel von Durchzüglern anhand ihres Verhaltens an den Schlafplätzen unterscheiden:

Brutvögel und Durchzügler suchen gleichermaßen regelmäßig dichte Schilffelder als Schlafplätze auf, auch wenn die

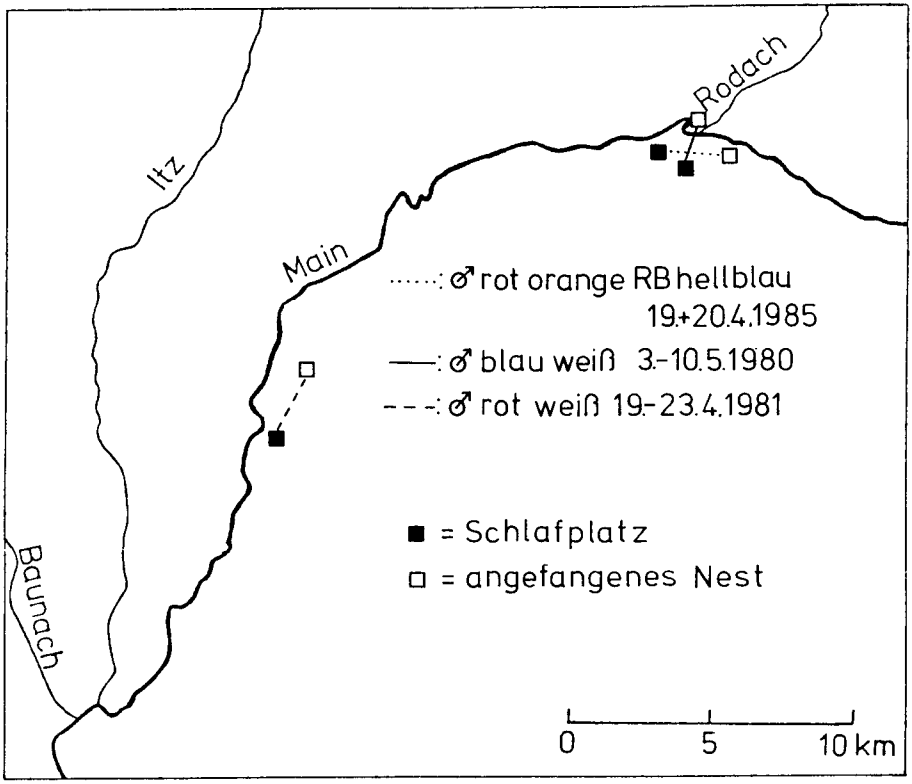


Abb. 9: Wanderungen von Beutelmeisen im Oberen Maintal zwischen Schlafplatz und angefangenem Nest.

Brutvögel in einiger Entfernung bereits ein angefangenes Nest haben. Während Durchzügler Ende April nach dem Erwachen unter Umständen noch für Stunden am Schlafplatz verweilen, um dann später weiterzuziehen, fliegen die Brutvögel meist unmittelbar nach Aktivitätsbeginn zu ihren angefangenen Nestern ab. Die

Schlafplätze werden dann in den ersten Phasen des Nestbaus noch regelmäßig wieder aufgesucht, so daß die Vögel nun täglich mehrere Kilometer hin- und herpendeln (Abb. 9).
In Illmitz siedeln sich nur sehr wenige Brutvögel unmittelbar nach dem Frühjahrsdurchzug an; mit dem Maintal vergleichbare Daten zur Ansiedlung konnten deshalb dort nicht erhoben werden.

N e s t b a u b e g i n n

Der Beginn des Nestbaues in den untersuchten Populationen ist in Abb. 10 dargestellt.
Der Median für den Nestbaubeginn im Oberen Maintal (1979 bis 1985) ist der 10. Mai (n = 193), in den Marchauen (1987) der 1. Mai (n = 24) und in Illmitz (1986 und 1987) der 23. Juni (n = 225).
Während vom jahreszeitlichen Auftreten her die Marchauen und das Obere Maintal demnach sehr ähnlich sind, liegt der Median für den Beginn des Nestbaues in Illmitz erst rund sechs bis acht Wochen später. Diese Tatsache ist aus der Literatur zwar bereits seit langem bekannt (FRANKE 1937, KÖNIG 1952, BAUER et al. 1961), konnte aber bisher noch nicht schlüssig interpretiert werden. Zur Erklärung dieses Phänomens siehe Pkt. 3.3.

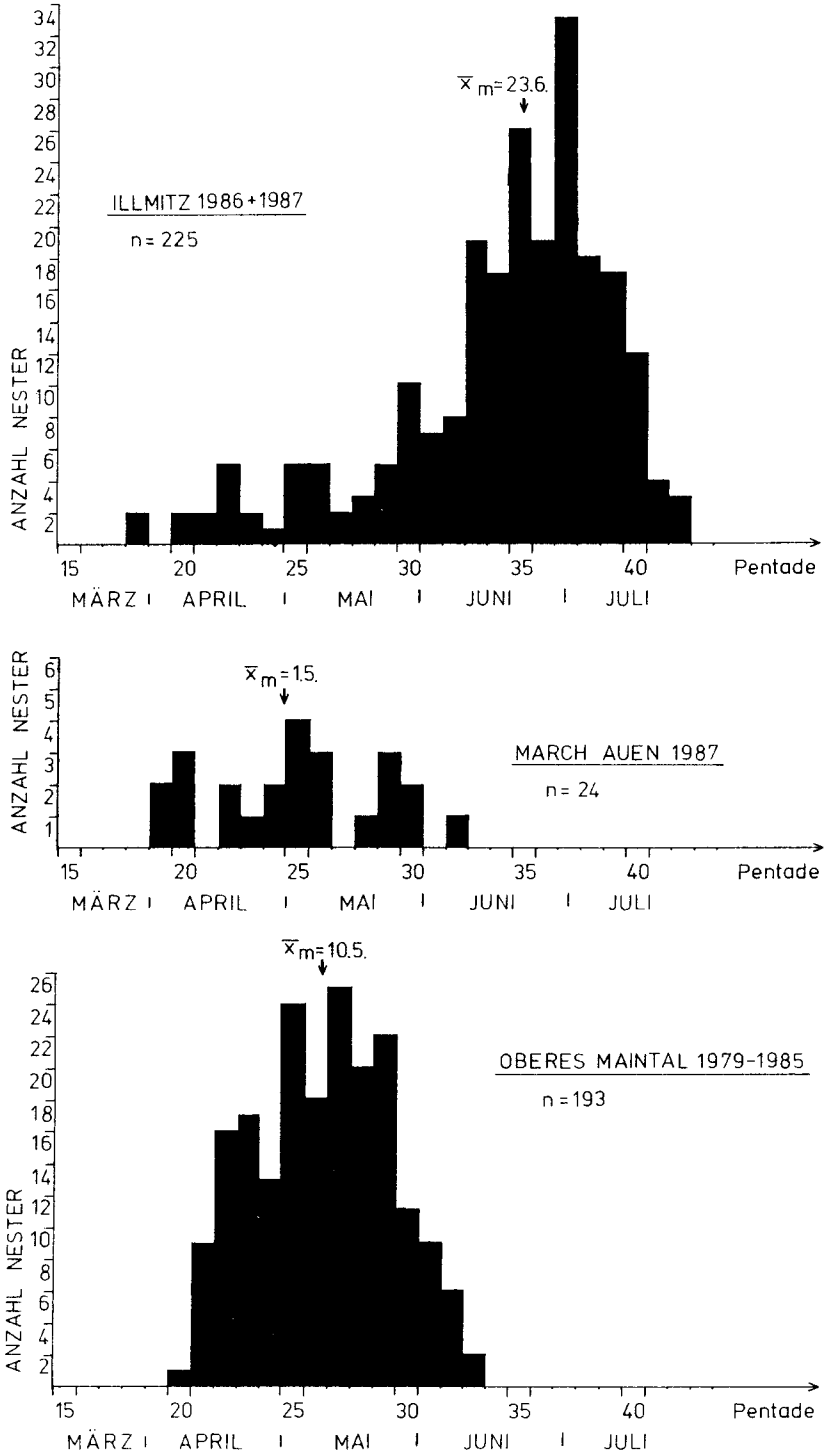


Abb. 10: Zeitlicher Ablauf des Nestbaubeginns in den Probeflächen.

Wanderungen während der Brutperiode

Bis zum Beginn dieser Untersuchungen waren Wanderungen der Beutelmeise während der Brutperiode, im Folgenden als Brutzeitwanderungen bezeichnet, völlig unbekannt. Das Ausmaß und die Distanzen dieser Wanderungen werden zum Teil unter Pkt. 3.4. für einzelne Vögel exemplarisch aufgezeigt. Bei einer kritischen Durchsicht der einschlägigen Beutelmeisenliteratur fällt auf, daß die meisten Autoren (z.B. MERKEL 1935, SCHÖNFELD & ZUPPKE 1980) Probeflächen unzureichender Größe gewählt hatten, um überhaupt großräumige Wanderungen während der Brutzeit beobachten zu können. Lediglich PERSSON & ÖHRSTRÖM (1985) haben Wanderungen im Bereich einiger Kilometer beobachtet, allerdings nur bei wenigen Vögeln. Daß Beutelmeisen während der Brutzeit keine Bindungen an einmal besetzte Territorien haben und selbst während dieser Zeit noch umherstreifen, hat einzig MERKEL (1932) richtig erkannt. Er schreibt, daß der "gesamte Beutelmeisenbestand wild durcheinanderwirbelt". Diese sehr treffende Aussage gewann MERKEL aus Beobachtungen des permanenten Auftauchens und Verschwindens von Beutelmeisen, auch seiner wenigen farbberingten Tiere. Ansonsten wird in der Literatur fast immer unterstellt, die Beutelmeise sei ein während der Brutsaison stationärer Vogel, weshalb auch Beobachtungen in die Literatur Eingang gefunden haben (z.B. ohne Beringung geführter Nachweis von Zweitbruten und Polygamie

bei KORTNER 1981b), die aufgrund der Wanderfreudigkeit der Beutelmeise als möglicherweise falsch bezeichnet werden müssen. Aus den detaillierten Einzelbeschreibungen des Verhaltens ausgewählter farbberingter Beutelmeisen (Pkt. 3.4.3) wird ersichtlich, daß man bei dem "Durcheinanderwirbeln" (MERKEL 1932) der Vögel keine Chance hat, ohne Farbberingung auch nur ansatzweise Aussagen über den Verpaarungsstatus einzelner Tiere machen zu können.

B r u t z e i t w a n d e r u n g e n v o n ♂

Aufgrund der besonderen Verhältnisse der Illmitzer Population (siehe unten), sowie der im Vergleich zum Oberen Maintal relativ geringen Größe der Probefläche Illmitz, werden hier zu einer Gesamtbetrachtung der Brutzeitwanderungen von Beutelmeisen-♂ nur die Vögel des Oberen Maintales herangezogen. Als "Brutzeitwanderungen" werden hier nur Wanderungen mit mindestens 0,5 km Ausdehnung bezeichnet, also Wanderungen, welche deutlich über die Größe eines "normalen" Kleinvogelreviers hinausgehen (z.B. v. HAARTMAN 1956, FRANZ 1983). Von den 47 farbberingten ♂ im Oberen Maintal, die dort mindestens ein Nest hatten, wurden bei 28 Tieren Brutzeitwanderungen festgestellt (siehe Tab. 5)! Insgesamt wurden 55 Wanderungen mit einer durchschnittlichen Ausdehnung von 7,1 km (± 8,4 km) pro Wanderung registriert.

Tab.5: Brutzeitwanderungen von Beutelmeisenmännchen im Oberen Maintal.

Männchen (Farbringkombinationen)	Zahl der beobachteten Wanderungen	Ausdehnung der Wanderungen (km)	Aufenthaltsdauer des ♂ in der Probefläche
orange blau	2	5;5	01.5.-01.8.1980
blau weiß	2	2;3	04.5.-09.6.1980
RB orange	-	-	16.5.-05.6.1981
rot grün	-	-	15.4.-20.5.1981
SEMPACH A 388389	1	3	20.4.-15.5.1981
blau blau	4	21;7;7;5	06.5.-28.5.1981
rot	4	25;25;8;8	19.4.-04.6.1981
gelb blau	3	31;4;4	20.4.-31.5.1981
rot weiß	2	5;5	21.4.-21.7.1981
gelb grün RB orange	1	4	02.5.-12.6.1982
weiß blau/gelb RB orange	1	0,5	25.4.-12.6.1982
RB orange	3	1,5;1,5;0,5	22.4.-04.7.1982
rot/weiß gelb RB orange	-	-	27.5.-12.6.1982
weiß gelb RB orange	-	-	23.4.-17.6.1982
gelb gelb RB weiß	3	4;4;4	16.4.-19.6.1983
rot/weiß gelb RB weiß	1	0,5	24.4.-14.6.1983
weiß rot/weiß RB weiß	3	0,5;0,5;4	21.4.-05.6.1983
rot rot RB weiß	-	-	07.4.-12.5.1983
blau/gelb rot RB weiß	1	5	24.4.-15.5.1983
blau/gelb grün RB weiß	-	-	06.6.-11.6.1983
blau weiß RB weiß	-	-	17.4.-10.6.1983
weiß rot/weiß RB weiß	-	-	01.5.-20.5.1984
orange orange RB dunkelblau	1	4	28.4.-11.6.1984
orange dunkelblau RB dunkelblau	-	-	19.4.-16.6.1984

Fortsetzung Tab. 5:

orange weiß RB dunkelblau	2	4;5	24.4.-16.6.1984
gelb blau/gelb RB dunkelblau	2	18;18	20.4.-18.6.1984
dunkelblau hellblau RB dunkelblau	2	1;37	19.4.-27.5.1984
orange blau/gelb RB dunkelblau	2	1;2	15.4.-17.7.1984
dunkelblau dunkelblau RB dunkelblau	-	-	20.4.-10.5.1984
orange blau/gelb RB dunkelblau	2	1;1	10.4.-10.6.1985
rot/weiß weiß RB weiß	-	-	16.4.-05.5.1985
rot/weiß weiß RB blau/gelb	2	17;17	16.4.-04.6.1985
weiß RB blau/gelb	-	-	28.4.-20.5.1985
gelb RB blau/gelb	-	-	04.5.-20.6.1985
gelb rot/weiß RB blau/gelb	2	0,5;0,5	20.4.-27.6.1985
grün weiß RB hellblau	2	4;18	24.4.-25.6.1985
grün blau/gelb RB hellblau	-	-	13.4.-23.6.1985
rot dunkelblau RB hellblau	3	0,5;1,5;3	16.4.-10.6.1985
grün hellblau RB hellblau	-	-	06.5.-18.5.1985
orange blau/gelb RB hellblau	-	-	01.5.-17.6.1985
rot/weiß rot RB hellblau	-	-	27.4.-13.5.1985
grün rot/weiß RB hellblau	1	7	22.4.-15.6.1985
grün grün RB hellblau	1	18	01.5.-02.7.1985
weiß blau/gelb RB hellblau	-	-	26.5.-04.8.1985
rot orange RB hellblau	1	4	19.4.-18.6.1985
gelb weiß RB hellblau	-	-	28.5.-30.6.1985
orange hellblau RB hellblau	1	4	04.5.-14.5.1985
n = 47	Mittel = 1,2	7,1 ± 8,4	

Vieles spricht dafür, daß derartige Wanderungen während der Brutzeit noch wesentlich häufiger vorkommen:

- Das permanente Verschwinden von beringten Exemplaren und das Auftauchen unberingter Vögel (auch zu einer Zeit, da der eigentliche Frühjahrsdurchzug längst beendet ist) spricht dafür, daß noch Kontakt zu weiter entfernten Beutelmeisenpopulationen besteht, und ein reger Austausch zwischen diesen stattfindet.

- Nach Westen zu schließt sich an das Obere Maintal nahtlos das Maindurchbruchstal an, welches ebenfalls von Beutelmeisen besiedelt ist (z.B. BANDORF & LAUBENDER 1982, KORTNER 1981b), in dem aber nicht beringt wurde. Es erscheint daher logisch, daß Wanderungen von Vögeln, welche sich am Südrand des Oberen Maintales angesiedelt hatten und dann nach Westen wanderten, nicht beobachtet werden konnten, weil die Vögel die eigentliche Probefläche verließen, unter Umständen aber nur wenige Kilometer davon entfernt wieder Nester bauten.

- Innerhalb der riesigen Probefläche des Oberen Maintals farbberingte Vögel überhaupt wiederzufinden, erforderte neben einer genauen und permanenten Kontrolle des Gebietes auch viel Glück! Schließlich konnte man zu einem bestimmten Zeitpunkt immer nur an einem bestimmten Ort in der rund 37 km langen Probefläche sein. Die anderen Teile der Fläche mochten zwar teilweise noch durch einen zweiten Beobachter abgedeckt werden, der überwiegende Teil der Probefläche mußte jedoch trotzdem

unkontrolliert bleiben, auch wenn das Gebiet im Verlauf eines Tages komplett abgesucht wurde.

- Das Obere Maintal konnte nicht täglich kontrolliert werden; grob geschätzt dürfte sich die Zahl der Wandernachweise bei täglicher Kontrolle noch verdoppelt haben.
- Oftmals wurden bei den Kontrollen der Nester die zugehörigen Vögel nicht angetroffen, ohne daß es gelang den Nachweis einer Wanderung zu erbringen. Regelmäßig wurden die Vögel bei der nächsten Kontrolle wieder festgestellt, hatten also das Nest nicht aufgegeben, sondern nur kurzfristig verlassen.

Während sich Anfang Mai Zu- und Abwanderung von ♂ im Oberen Maintal noch in etwa die Waage halten, überwiegt bereits Ende Mai deutlich die Abwanderung (s. Abb. 11).

Sporadisch treffen aber auch dann noch ♂ neu ein (z.B. ♂ weiß blau/gelb RB hellblau, s. Tab. 5), die vorher mit Sicherheit nicht in der Probefläche waren. Im Oberen Maintal war zwar zu keinem Zeitpunkt die ganze Population komplett farbberingt, dennoch läßt sich diese Aussage mit Sicherheit aufstellen, da z.B. ♂ weiß blau/gelb RB hellblau den Ring einer fremden Beringungszentrale (in diesem Falle: Madrid) trug und somit in der Population bestimmt aufgefallen wäre, falls es schon vorher anwesend gewesen wäre.

Wenn auch bei einer Reihe lang anwesender ♂ keine Wanderungen festgestellt wurden, so bedeutet das nicht automatisch, daß diese auch keine durchgeführt haben. Aufgrund der oben erörterten Schwierigkeiten bei der Nachweisführung muß deshalb

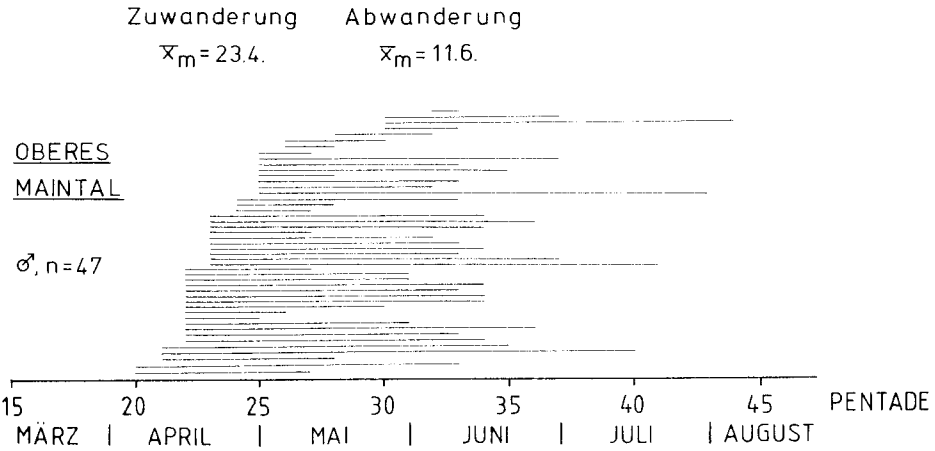


Abb. 11: Anwesenheit farbberingter Beutelmeisen-♂ im Oberen Maintal. Jeder Strich gibt die Aufenthaltsdauer eines ♂ an.

davon ausgegangen werden, daß nahezu alle ♂ (auch wenn sie sämtliche Nester einer Saison im selben Gebiet errichten) weiträumig umherstreifen.

Dieses weite Umherziehen verschafft den Beutelmeisen-♂ einen ausgezeichneten Überblick über die Gesamtstärke der Population und das Potential freier ♀ (und evtl. schwächerer ♂, denen sie ♀ abwerben könnten; siehe ♂ RB orange, Pkt. 3.4). Darüberhinaus haben die Beutelmeisen so die Möglichkeit, auf eventuelle

Veränderungen im Nahrungsangebot zu reagieren und entsprechend optimale Gebiete zu besiedeln. Den ♀ erwächst dadurch die Schwierigkeit festzustellen, ob ein ♂ bereits verpaart war oder nicht (vgl. ALATALO et al. 1981, 1982, 1984, LÖHRL 1959, WINKEL & WINKEL 1984 für Polyterritorialität beim Trauer- *Ficedula hypoleuca* und Halsbandschnäpper *F. albicollis*).

B r u t z e i t w a n d e r u n g e n v o n ♀

Für die Nachweisführung von Brutzeitwanderungen von ♀ gilt sinngemäß dasselbe wie für die von ♂ (siehe oben).
In Tab. 6 sind nur Wanderungen angeführt, die stattfanden, nachdem das ♀ für mindestens 5 Tage an einem Nest mitgebaut hatte.
Wanderungen, die noch die Ansiedlungsphase und das in dieser Zeit verstärkte Herumstreunen der ♀ (s. Pkt. 3.1) betreffen, sind hier nicht mit angeführt.
Von den 25 ♀, die im Oberen Maintal mindestens ein Brutnest besaßen, wurden demnach bei fünf ♀ Brutzeitwanderungen nachgewiesen; insgesamt 6 Wanderungen mit einer durchschnittlichen Ausdehnung von 13,7 km (± 7,2 km).
Sind derartige Wanderungen noch "relativ einfach" zu dokumentieren, weil für die Markierung des Vogels ein längerer Zeitabschnitt zur Verfügung steht (nämlich die Zeit, während der sich das ♀ fest an einem Nest aufhält), so ist das

Tab 6: Brutzeitwanderungen von Beutelmeisenweibchen im Oberen Maintal.

Weibchen (Farbringkombinationen)	Zahl der beobachteten Wanderungen	Ausdehnung der Wanderungen (km)	Aufenthaltsdauer des ♀ in der Probefläche
orange orange	-	-	01.5.-28.6.1980
gelb weiß	-	-	06.5.-06.6.1980
blau grün	1	25	20.4.-21.6.1981
rot/weiß	1	5	13.5.-31.5.1981
orange blau/gelb RB orange	1	13	19.4.-04.7.1982
weiß rot/weiß RB orange	-	-	02.5.-01.6.1982
weiß grün RB orange	-	-	16.4.-03.7.1982
orange rot/weiß RB weiß	2	7;15	21.4.-20.5.1983
blau/gelb RB weiß	-	-	17.4.-14.6.1983
gelb hellblau RB dunkelblau	1	17	27.4.-14.6.1984
rot weiß RB dunkelblau	-	-	23.4.-20.6.1984
hellblau orange RB dunkelblau	-	-	19.4.-23.5.1984
rot dunkelblau RB dunkelblau	-	-	20.5.-20.6.1984
orange RB dunkelblau	-	-	15.4.-08.5.1984
rot grün RB dunkelblau	-	-	04.5.-04.7.1984
grün dunkelblau RB hellblau	-	-	27.4.-20.6.1985
rot blau/gelb RB hellblau	-	-	27.4.-25.6.1985
rot RB blau/gelb	-	-	04.5.-15.6.1985
rot/weiß rot RB blau/gelb	-	-	01.5.-29.6.1985
grün hellblau RB hellblau	-	-	13.4.-15.6.1985
orange gelb RB hellblau	-	-	01.5.-10.6.1985
weiß dunkelblau RB hellblau	-	-	01.5.-30.6.1985
orange dunkelblau RB hellblau	-	-	01.5.-01.7.1985
rot hellblau RB hellblau	-	-	16.4.-25.6.1985
orange orange RB hellblau	-	-	04.5.-06.7.1985
n = 25	Mittel 0,2	13,7 ± 7,2	

Umherstreifen vor der eigentlichen Seßhaftwerdung wesentlich schwieriger zu beobachten, weil hierfür nur Vögel in Frage kommen, die bereits beim Nestbaubeginn beringt auftauchen! Diese Wanderungen müssen aber noch wesentlich stärker ausgeprägt sein als die eigentlichen Brutzeitwanderungen, da die ♀ in der Anfangsphase des Nestbaus regelmäßig wieder verschwinden (vgl. auch MARTIN 1967, MÜLLER 1968, ZIMMERMANN 1935) und nach Tagen erneut ♀ auftauchen. Daß es sich bei diesen dann wohl in der Regel nicht um dieselben Individuen handelt, wurde bereits dargestellt (in dem in Pkt 3.3.1 geschilderten Fall verschwand ♀ weiß schwarz, dessen Stelle kurz darauf durch ♀ gelb weiß eingenommen wurde). Ein großräumiges Umherstreifen vor der Brutzeit wird durch die ♀ orange blau/gelb RB orange, ♀ weiß grün und ♀ orange bestätigt (s. Abb. 7).

Räumliche Ausdehnung der Brutzeitwanderungen

Bedingt durch die Größe des Untersuchungsgebietes im Maintal lag die dort maximal feststellbare Entfernung für eine Brutzeitwanderung bei ca. 40 km. Ein Nachweis größerer Distanzen konnte also nur mit Hilfe anderer Beringer erbracht werden. Nachdem jedoch im Oberen Maintal schon die Chancen, einen beringten Vogel innerhalb dieser Gegend wiederzufinden,

nicht sehr hoch waren, hielt ich zunächst einen noch weiterreichenden Wandernachweis für annähernd unmöglich.

Beutelmeisen werden allerdings derzeit in Europa sehr intensiv beringt. FRANZ & THEIß (1985, 1987b) schätzen für das Maintal, daß jedes 20. bis 40. Tier dieser Art dort den Ring einer fremden Beringungszentrale trägt.

Tatsächlich gab es dann unter einer Vielzahl von Fernfunden immerhin einen sicheren Nachweis für eine Brutzeitwanderung über mehr als 200 km sowie einen weiteren Fund, der als mögliche Langstrecken-Brutzeitwanderung zu deuten ist (s. Abb. 12). Das in der EURING-DATA-BANK gespeicherte Ringfundmaterial enthält keine weiteren Angaben, die als Brutzeitwanderungen interpretiert werden könnten.

Beutelmeise BT 30689 (♀ weiß rot/weiß RB hellblau, Abb. 12):

Das ♀ wurde am 06.07.1985 im Oberen Maintal beringt. Ab 20.04.1986 beobachtete ich es erneut in diesem Gebiet, als es dort mit einem ♂ zusammen ein Brutnest errichtete, selbst brütete und die Jungvögel betreute. 5 Junge waren um den 17.06. ausgeflogen. Am 23.06.1986 wurde das ♀ letztmals in diesem Brutgebiet gesehen.

Im Mennewitzer Teichgebiet (Kreis Köthen, Bezirk Halle, DDR; 51.51 N, 12.00 E) baute Anfang Juli das ♂ Hiddensee 91204371 an einem Nest, das sich am 06.07. etwa im Taschenstadium befand.

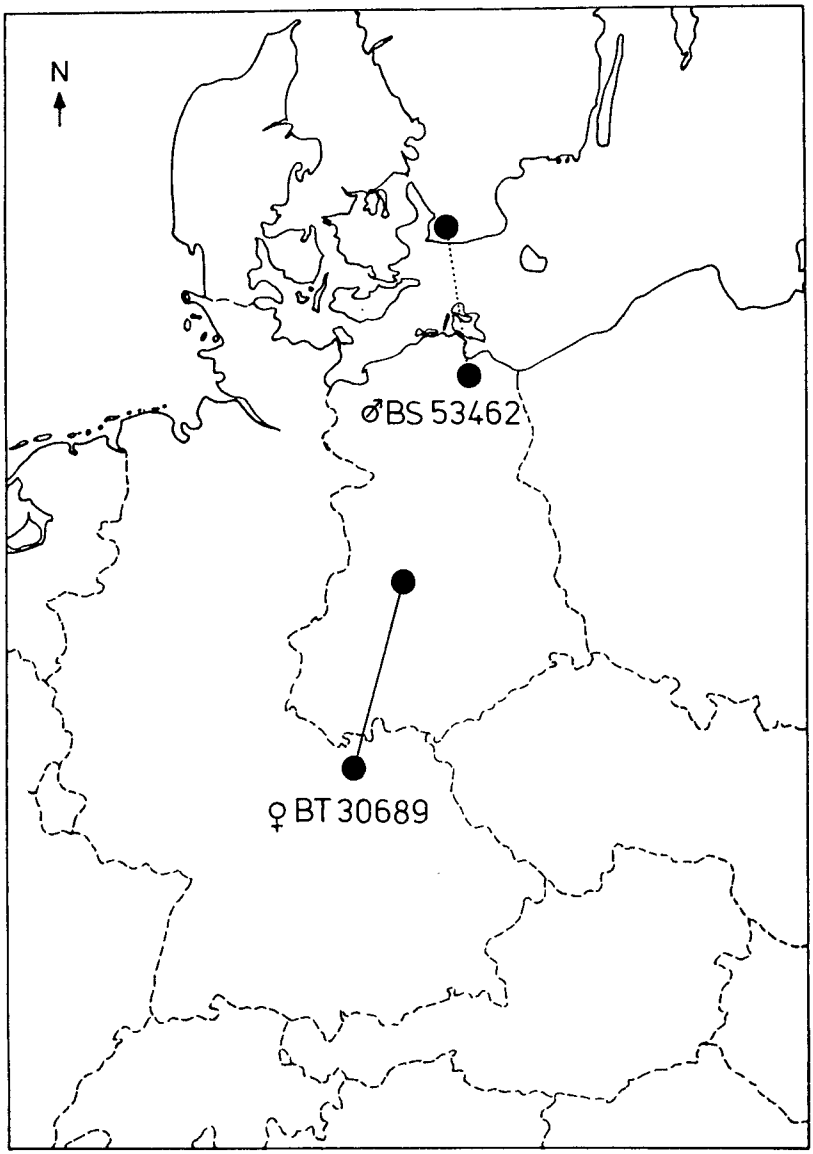


Abb. 12: Die weitesten nachgewiesenen Wanderungen von Beutelmeisen während der Brutperiode.

Vermutlich war bereits zu diesem Zeitpunkt ein ♀ anwesend. Erstmals sicher beobachtet wurde das farbberingte ♀ dann am 12. und 13. Juli. Am 27.07.1986 wurde das fütternde ♀ gefangen und die Ringnummer nach Radolfzell gemeldet; die Vorgeschichte dieses Vogels war dem Beringer der Vogelwarte Hiddensee , H. GRAFF, zu diesem Zeitpunkt nicht bekannt. Die Brut verlief erfolgreich; ca. sechs Jungvögel flogen zwischen dem 04. und 08.08. aus. Dieses ♀ hatte also innerhalb einer Saison zwei erfolgreiche Bruten in einer Entfernung von ca. 210 km (FRANZ et al. 1987).

Beutelmeise BS 53462 (♂ grün gelb RB weiß, Abb. 12)

Das ♂ wurde am 08.04.1983 im Oberen Maintal beringt. Am 23.05.1984 wurde es dann in Sjödiken (55.31 N, 13.17 E), Yddingen, Malmöhus, Schweden von P. ÖHRSTRÖM und O. PERSSON als Brutvogel kontrolliert. Der genaue Zeitpunkt, an dem der Vogel Südschweden verließ, ist nicht bekannt. Am 18.07.1984 wurde das ♂ dann erneut gefangen, und zwar in Putzar (53,43 N 13.40 E), Kreis Anklam, Bezirk Neubrandenburg, DDR. Dem Beringer Ch. SCHARNWEBER war allerdings nicht bekannt, ob der Vogel hier nochmals gebrütet hat oder nicht. Zumindest theoretisch ist diese Möglichkeit jedoch nicht von der Hand zu weisen.

Die jahreszeitliche Verlagerung ganzer Beutelmeisenpopulationen als Ergebnis von Brutzeitwanderungen

Daß Beutelmeisen am Neusiedlersee ungewöhnlich spät mit dem Nestbau beginnen, ist aus der Literatur seit längerem bekannt (FRANKE 1937, KÖNIG 1952, BAUER et al. 1961, BÖCK 1979, ERLEMANN 1984). So schreiben z.B. BAUER et al. (1961): "Während die Beutelmeisen der Auen von Donau, Thaya und Leitha schon Ende März oder Anfang April zu bauen beginnen, fangen die Neusiedlerseevögel nicht vor Mitte oder Ende Mai damit an, wie die Daten aller Beobachter zeigen. In neun Beobachtungsjahren gelangte nur ein einziger früherer Nistversuch zu unserer Kenntnis, und dies Nest blieb im Henkelkörbchen-Stadium stecken..."

Sowohl direkte Nachweise als auch eine Reihe von Indizien lassen auf folgende Erklärung des späten Brutbeginns am Neusiedlersee schließen:

Fast alle Beutelmeisen der Neusiedlersee-Population waren in derselben Brutsaison vorher schon woanders an Bruten bzw. Brutversuchen beteiligt! (Ausgenommen hiervon dürften lediglich diejenigen Vögel sein, die sich bereits Ende März bis Mitte April in den auwaldähnlichen Biotopen am Neusiedlersee angesiedelt haben).

Der Rahmen für die zurückgelegten Distanzen bei Wanderungen von einzelnen Individuen wurde bereits unter Pkt. 4.4.3 abgesteckt. Fest steht, daß die Entfernungen zu den Leitha-, Donau- und Marchauen für Brutzeitwanderungen bei der Beutelmeise kein Problem darstellen; möglicherweise wandern die Vögel auch noch von wesentlich weiter entfernten Regionen (CSSR, Polen?) ins Neusiedlerseegebiet ein.

Die Richtigkeit dieser Angabe wird durch zwei farbberingte Vögel bestätigt:

♂ orange gelb RB rot/weiß (s. Abb. 13):

Das ♂ wurde am 16.05.1987 in den Marchauen an einem fast kompletten Brutnest gefangen und beringt. Am 17.05. tauchte es etwa 2,5 km nördlich davon an einem anderen Brutnest wieder auf, welches es jedoch nicht erobern konnte. Am 17.06. befand sich dieses ♂ dann im Illmitzer Wäldchen und inspizierte dort ein fast fertiges Brutnest. Es hielt sich etwa eine Minute lang im unmittelbaren Nestbereich auf, dabei konnte die Farbringkombination zuverlässig abgelesen werden. Unmittelbar danach wurde das ♂ vom Nestbesitzer vertrieben und wurde später nicht mehr gesehen.

Zwar gelang für dieses ♂ in der Probefläche Illmitz kein Brutnachweis, doch glich sein Verhalten dem fast aller ♂, die wieder seßhaft werden bzw. fremde Nester okkupieren wollen. Das ♂ verhielt sich auf alle Fälle wie ein typischer Brutvogel. Zudem fiel sein Ankunftsdatum in Illmitz zeitlich in jene

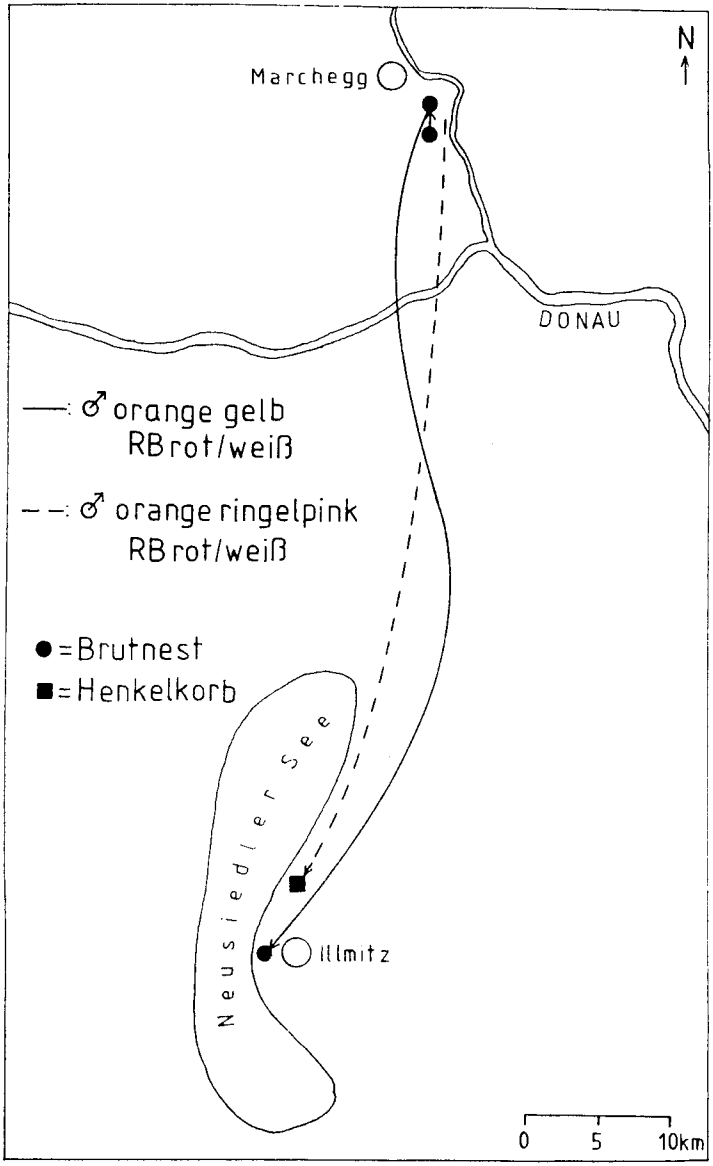


Abb. 13: Die Wanderung von zwei Beutelmeisen von den Marchauen zum Neusiedler See.

Periode, während der die Hauptmasse derjenigen ♂ einwanderte, die hier noch Nester bauten und brüteten.

♂ orange ringelpink RB rot/weiß (s. Abb. 13):
Das ♂ wurde am 19.06.1987 in den Marchauen beringt, als es in der dortigen Probefläche umherstreifte und fremde Nester inspizierte. Ein eigenes Nest dieses ♂ in den Marchauen war nicht bekannt, allerdings sehr stark zu vermuten. Vom 15.07. bis 02.08. war das ♂ dann in Illmitz und hatte dort einen Henkelkorb, an dem einmal für kurze Zeit auch ein ♀ anwesend war.

Zwar gelang kein Nachweis eines Vogels mit Nestern in beiden Probeflächen (was bei der geringen Beringungszahl auch gar nicht zu erwarten war), doch immerhin konnte zweifelsfrei bewiesen werden, daß die Vögel sich während einer Saison zuerst in den Auen und dann erst am Neusiedlersee aufhalten.
Daneben spricht auch eine Reihe weiterer Indizien für eine derartige Verbindung von den "Auenpopulationen" zu der Population am Neusiedlersee:

1) Mitte April sind im gesamten Neusiedlerseebereich fast überhaupt keine Beutelmeisen anzutreffen; nur an ganz wenigen Stellen sind einzelne Vögel anwesend. So wurde z.B. am 17.04.1986 die gesamte Probefläche Illmitz bei gutem Wetter mit der Klangattrappe abgesucht, ohne daß während der zehnstündigen

Exkursion auch nur eine einzige Beutelmeise gesichtet wurde! Aufgrund der Literatur (FRANKE 1937, SEITZ 1943, KÖNIG 1952, BAUER et al. 1961) war dies nicht zu erwarten, vielmehr lag der Schluß nahe, die Beutelmeisen seien im Neusiedlerseegebiet anwesend und lediglich der Brutbeginn sei stark verzögert.
Weitere Einzelbeobachtungen bestätigen, daß zu diesem Zeitpunkt im Neusiedlerseegebiet kaum Beutelmeisen anwesend sind: GRÜLL, DVORAK & ZWICKER (unveröff.) führten 1981, 1982 und 1983 regelmäßige Brutvogelkartierungen entlang der Dämme bei der Biologischen Station Illmitz und in Winden durch. Bei 10 April-Kartierungen wurde keine einzige Beutelmeise in den Beobachtungsprotokollen verzeichnet! Am 27.04.1986 kontrollierte A. GRÜLL im Neudegg den landseitigen Schilfgürtelrand und teilweise auch das Wäldchen von 6.30 Uhr bis 18.30 Uhr, ohne eine einzige Beutelmeise festzustellen.

2. Zum gleichen Zeitpunkt, also etwa auch Mitte April, sind in den nahegelegenen Auwäldern von Donau und March sehr viele Beutelmeisen anzutreffen. So wurde am 18.04.1986 ein ca. 4 km langer und 0,5 km breiter Abschnitt der Donauauen bei Wildungsmauer kontrolliert und dort mindestens 20 Beutelmeisen festgestellt.

3. Auch im Neusiedlerseebereich werden die sporadisch vorhandenen "auwaldähnlichen" Biotope als erstes besiedelt, und zwar in etwa zum selben Zeitpunkt wie die Auwälder der Donau und March. Innerhalb der Probefläche Illmitz scheinen für eine frühe Besiedlung lediglich das Wäldchen bei der Hölle, das

Illmitzer Wäldchen, das Apetloner Auwäldchen und der Kiesgrubenbereich zwischen Illmitz und Podersdorf in Frage zu kommen. Diese Bereiche machen auch rein optisch im April bereits einen "grünen" Eindruck, ebenso wie die Auwälder an Donau und March, während der Schilfgürtel und die Robinienwäldchen am Neusiedlersee noch "braun" sind, da die Vegetationsentwicklung hier erst wesentlich später einsetzt.

4. Etwa ab Mitte Mai kann am Neusiedlersee gerichteter Durchzug von Beutelmeisen beobachtet werden. Alle erfaßten Exemplare hatten in etwa die Zugrichtung von Norden nach Süden gewählt; dies deutet darauf hin, daß die Neusiedlerseepopulation von Norden her einwandert. Nicht nur Einzelexemplare, sondern ganze Trupps können zu dieser Zeit durchziehend beobachtet werden (s. Abb. 14).

5. Der Nestbaubeginn in den untersuchten Populationen wurde bereits unter Punkt 3.2.3 ausführlich dargestellt. Zieht man zum Vergleich nochmals die Ergebnisse des Jahres 1987 heran (Marchauen: Median für den Nestbaubeginn 01. Mai, n = 24; Illmitz 27.06., n = 92), so wird deutlich, daß die Brutzeit am Neusiedlersee erst richtig beginnt, wenn sie in den nur ca. 60 km entfernten Marchauen (die für Donau-, March-, Thaya- und Leitha-Auen repräsentativ sein dürften) bereits dem Ende entgegengeht. Die Verzögerung in Illmitz gegenüber den Marchauen betrug 1987 rund 8 Wochen; eine Zeit, die ausreicht, um eine Beutelmeisenbrut vom Nestbau bis zum Flüggewerden der Jungen durchzuziehen.

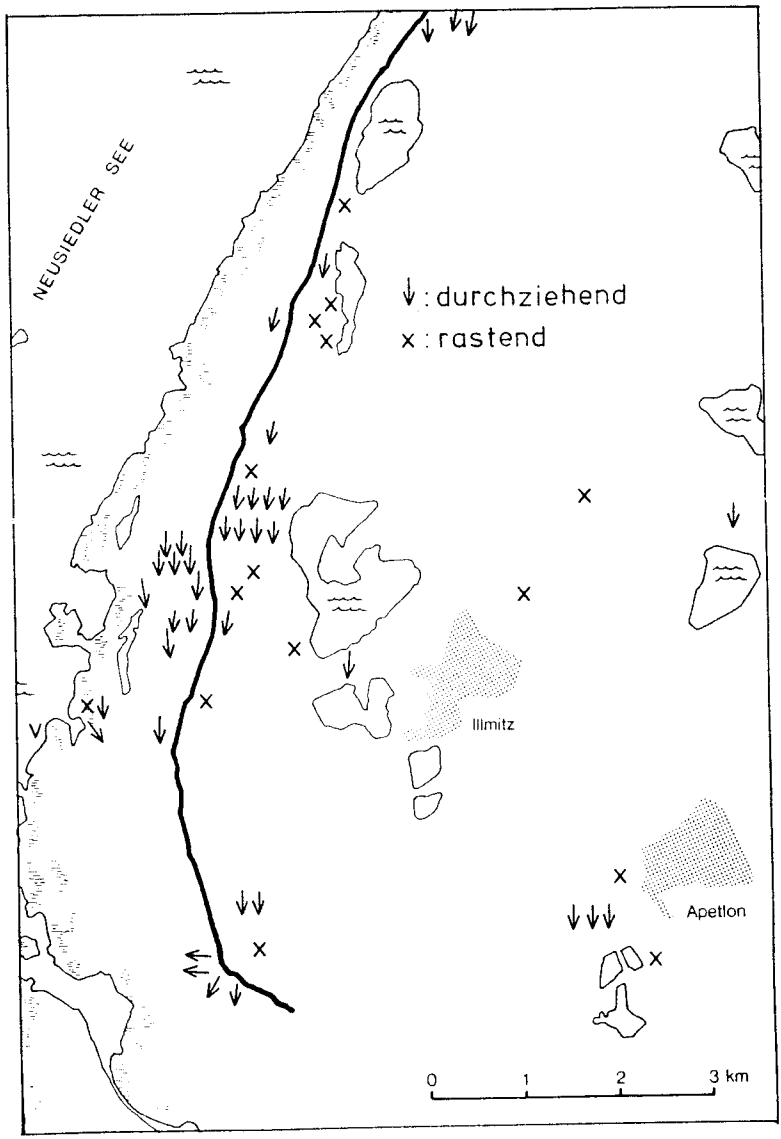


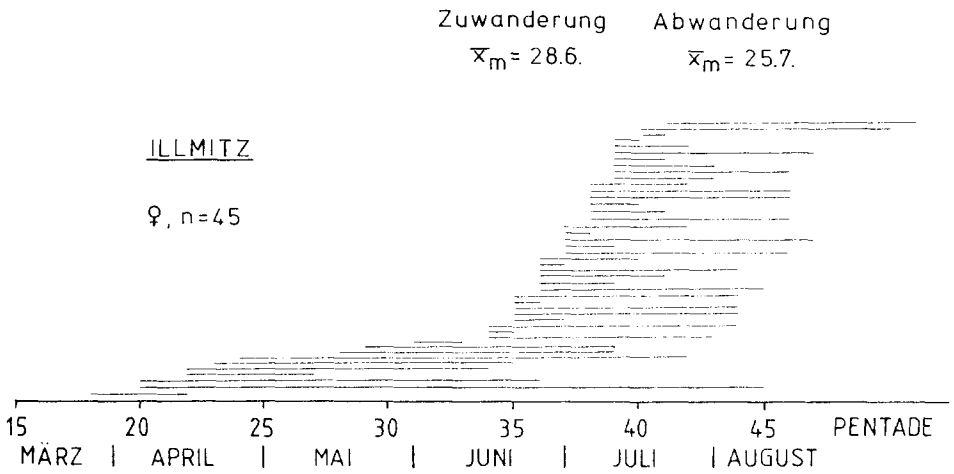
Abb. 14: Durchzug von Beutelmeisen am Neusiedler See im Mai und Juni 1986 und 1987.

6. Das Geschlechterverhältnis der am Neusiedlersee anwesenden Beutelmeisen ist anfangs deutlich verschoben: Neben den Beutelmeisen, welche die Auwäldchen besiedeln, sind dann bis Anfang oder Mitte Juni fast ausschließlich ♂ anwesend. ♀ wandern erst später ein (s. Abb. 15 und 16). Aufgrund der geringen Bereitschaft von ♂, ihre ersten Nester selbst zu betreuen (s. Pkt. 4.), löst sich die Bindung der ♂ an diese Nester wesentlich früher als die der ♀, die diese in erster Linie betreuen (siehe auch Pfeildiagramme, Abb. 17 und 18).

7. Die ♂, die ab Ende Mai im Gebiet auftauchen, beginnen alleine mit dem Nestbau d.h. ohne Kontakt mit ♀. Daraus ist ersichtlich, daß die Vögel bereits in derselben Saison anderswo Nester gehabt haben müssen, da zur erstmaligen Auslösung des Nestbautriebes beim ♂ unbedingt ein ♀ erforderlich ist (s. Pkt. 3.2.1, Pfeildiagramm Abb. 17).

8. Die Vögel, die ab Ende Mai und verstärkt vor allem im Juni und Juli am Neusiedlersee auftauchen, sind z.T. bereits im Kleingefieder vermausert. Im Oberen Maintal wurde eine Überschneidung des Beginns der Kleingefiedermauser im Kopfbereich bei späten Bruten regelmäßig beobachtet.

9. Einige Vögel scheinen <u>regelmäßig</u> erst sehr spät am Neusiedlersee aufzutauchen, nachdem sie vorher mit Sicherheit nicht da waren: ♂ orange blau RB blau/weiß erschien 1986 am 01.07. und 1987 am 28.06., ♂ blau/weiß weiß RB rot 1986 am 15.06. und 1987 am 03.07.; demgegenüber war ♂ grün rot/weiß RB orange sowohl 1986 als auch 1987 früh im Gebiet (20.04. bzw.



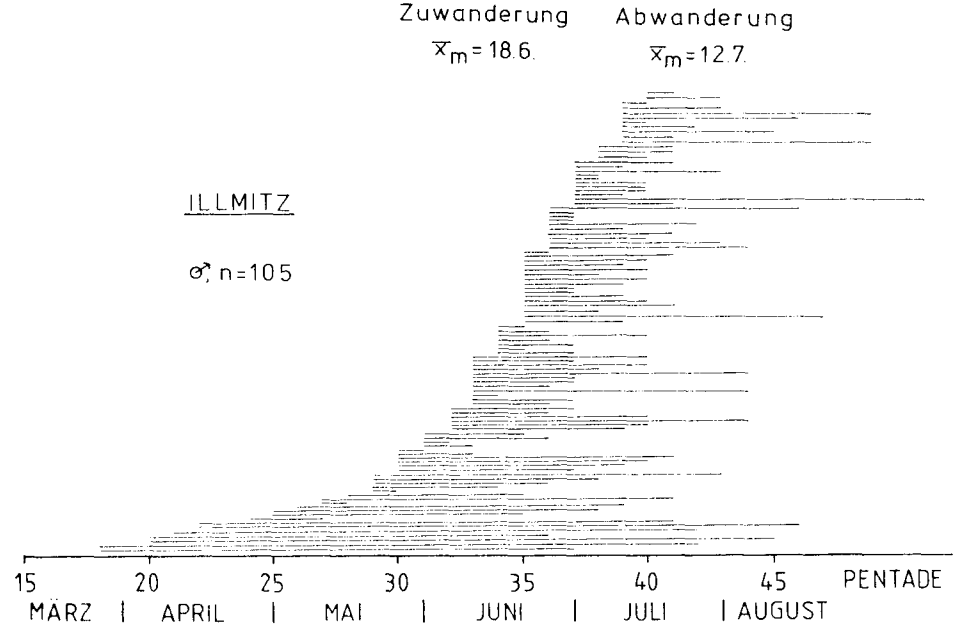


Abb. 15 und 16: Anwesenheit farbberingter Beutelmeisen in Illmitz. Jeder Strich gibt die Aufenthaltsdauer eines Vogels an.

06.04.) und jeweils bereits an den wenigen frühen Nestern beteiligt.

10. Während des Frühjahrsdurchzuges gefangene Vögel, die mit Sicherheit nach dem Durchzug verschwunden waren, tauchten später im Jahr plötzlich wieder auf und brüteten dann noch:
♂ rot orange/schwarz RB rot/weiß wurde am 22.03.1987 während des Frühjahrsdurchzuges kontrolliert, war dann aus der Probefläche verschwunden, tauchte am 10.06. wieder auf, war an 3 Brutnestern beteiligt und verschwand am 01.07. wieder.
♂ orange rot RB blau/weiß wurde am 21.03.1987 auf dem Durchzug gefangen und war dann vom 03.07. bis 08.09. wieder in Illmitz anwesend und in dieser Zeit an zwei Brutnestern beteiligt.

B r u t o r t t r e u e - G e b u r t s o r t t r e u e

Lediglich in 7 Fällen wurde im Oberen Maintal Brutorttreue beobachtet (Ringfunde 11, 13, 49, 50, 51, 52, 53 bei FRANZ & THEIß 1985 und 1987b). Diesem Befund steht ein Fall von Umsiedlung gegenüber. Selbst bei einer Maximalsterblichkeit der Altvögel von 60% pro Jahr (CODY 1971, RICKLEFS 1973) kann aus einem Wert von nur rund 10% für die Brutorttreue gefolgert werden, daß diese wohl eher die Ausnahme als die Regel sein dürfte. Gleiches scheint auch für die Illmitzer Population zu gelten, wo 1987 nur 4 von 67 zur Brutzeit 1986 beringten ♂ (6%) und kein einziges ♀ zurückkehrten. Geburtsorttreue wurde im

Oberen Maintal nur einmal, in Illmitz überhaupt nicht festgestellt. Auch wenn diese Aussagen anhand noch größerer Stichproben überprüft werden sollten, zeigen auch diese Befunde auf (neben den schon beschriebenen Brutzeitwanderungen), wie ortsungebunden Beutelmeisen sind.

3.4 ALLGEMEINGÜLTIGE UND EXEMPLARISCHE DARSTELLUNG DES SAISONABLAUFS FÜR BEUTELMEISEN

3.4.1 Beschreibung des Saisonablaufs für Beutelmeisen-♂

Schematisiert wird der Jahreslauf für ein Beutelmeisen-♂ in dem Pfeildiagramm der Abb. 17 dargestellt. Die Nummern an den Pfeilen in dieser Abbildung entsprechen denen, die hier im Text verwendet werden. Alle Pfeile sind durch Freilandbeobachtungen in den Probeflächen belegt und werden bei der Beschreibung des Verhaltens einzelner Vögel (s. Pkt. 3.4.3) exemplarisch beschrieben.

Die Saison beginnt alljährlich mit dem Durchzug, dem dann (1) ein weiträumiges Umherstreifen (auch entgegen der Zugrichtung) folgt. Diese Vögel sind offensichtlich ansiedlungsbereit (s. Pkt. 3.2.1). Vorhandene Nestbaubereitschaft (2) läßt sich danach erkennen (s. Pkt. 3.1). Findet ein nestbaubereites ♂ kein ♀ (3), so beginnt es zunächst auch nicht mit dem Nestbau (4) (s. Pkt. 3.1.1). Die Chancen, zu Beginn der Brutsaison

BEUTELMEISE, Saisonablauf für ♂

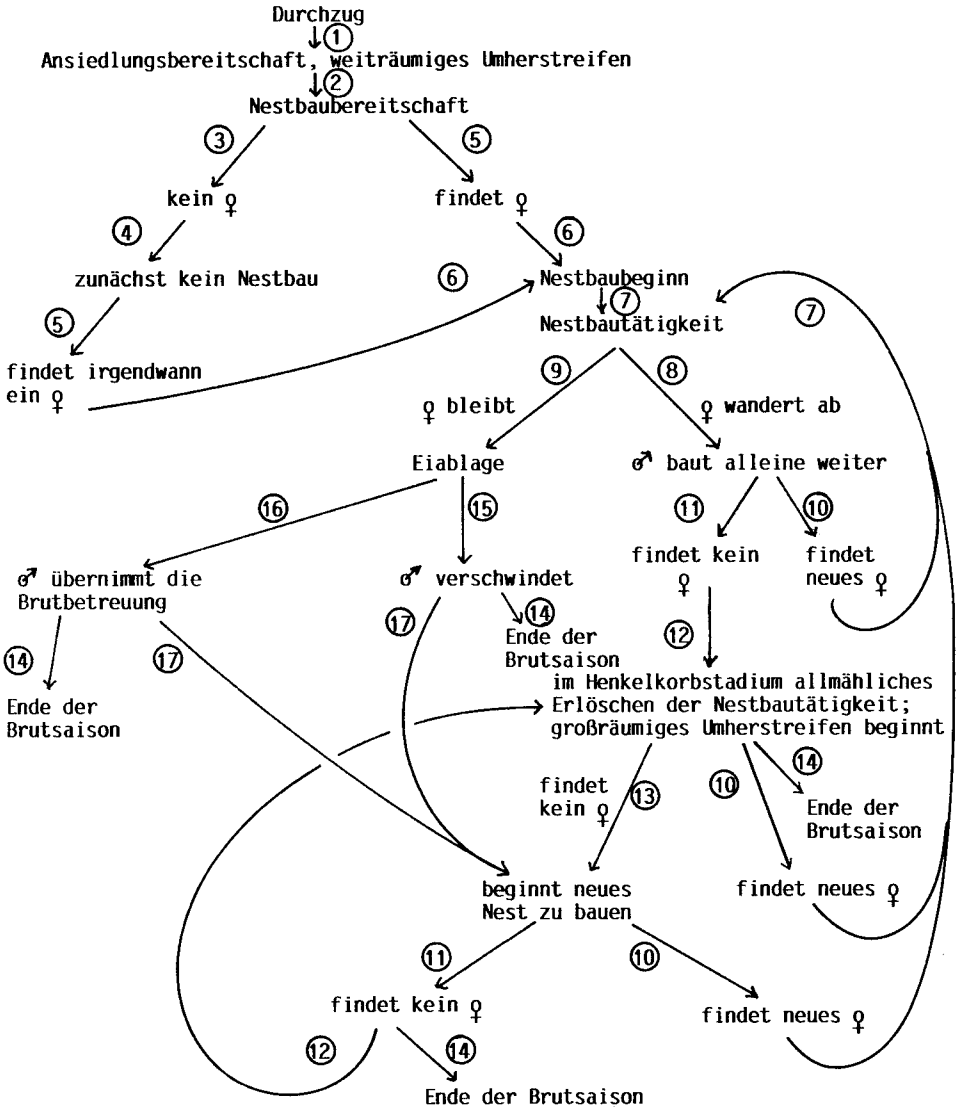


Abb. 17: Allgemeingültige Darstellung des Ablaufs einer Brutsaison für Beutelmeisen-♂ (Erklärung der Nummern siehe Text).

zumindest kurzfristig ein ♀ zu finden, sind groß, da zuerst die ♀ überall umherstreifen (5), und so wohl jedes ♂ im Gebiet einmal Kontakt mit einem ♀ hat (s. Pkt. 3.1.1). Findet ein nestbaubereites ♂ dann zumindest kurzzeitig ein ♀ (5), wird mit dem Nestbau begonnen (6). Im Verlauf der weiteren Nestbautätigkeit wandert das ♀ möglicherweise wieder ab (8), oder es bleibt (9). Wandert das ♀ ab (8), so baut das ♂ alleine weiter und beginnt, ausgehend von seinem angefangenen Nest, weiträumig im Gebiet umherzustreifen, um neue ♀ zu finden (siehe Brutzeitwanderungen, Pkt. 3.3). Findet es ein neues ♀ (10), so wird die Nestbautätigkeit fortgesetzt; findet es keines (11), so bleibt der Nestbau allmählich im Henkelkorbstadium stecken (12), und das ♂ beginnt weiträumig im Gebiet umherzustreifen. Findet es auch hierbei kein neues ♀, beginnt es alleine ein neues Nest zu bauen (13). Dieses Nest kann in der Nähe des ersten Nestbaus errichtet werden, aber auch viele km entfernt (s. Pkt. 3.3). Findet es während der ganzen Saison kein neues ♀ mehr, so wiederholen sich die Abläufe. Irgendwann erlischt der Nestbautrieb schließlich vollständig (Ende der Brutsaison) (14).

Findet das ♂ im Laufe der Nestbautätigkeit dagegen ein ♀, welches bleibt (9), so kommt es zur Eiablage. Während und nach der Eiablage gibt es nun für das ♂ zwei Möglichkeiten: Entweder es verschwindet bzw. wird möglicherweise vom ♀ nicht mehr am Nest geduldet (15), oder es brütet selbst und zieht alleine die Jungvögel groß (16). Verläßt das ♂ das Brutnest (15), so

beginnt es in der Regel ein neues Nest zu bauen (17), wobei dieses wiederum in der Nähe oder aber auch sehr weit entfernt vom alten Nest geschehen kann. Ist die Brutsaison schon sehr weit fortgeschritten, dann beendet das ♂ zu diesem Zeitpunkt die Brutsaison (14).

Hat das ♂ die Brutbetreuung selbst übernommen (16), beendet es in aller Regel danach die Brutsaison (14), weil die Jahreszeit im allgemeinen schon sehr weit fortgeschritten ist. Nur gelegentlich - ein einziger solcher Fall wurde beobachtet - beginnt es trotzdem nochmals mit einem Nestbau (17).

Der Saisonablauf des Beutelmeisen-♂ ist also von permanentem Nestbau, andauernder Suche nach ♀ und gelegentlicher eigener Brutbetreuung geprägt.

Zur Präzisierung dieses allgemeinen Schemas siehe ausgewählte Beispiele für den Saisonablauf einzelner ♂ (Pkt. 3.4.3.1).

3.4.2 Beschreibung des Saisonablaufs für Beutelmeisen-♀

Zur schematisierten Darstellung des Jahreslaufs für Beutelmeisen-♀ siehe Pfeildiagramm (Abb. 18).

Nähere Erläuterungen hierzu s. auch Pkt. 3.4.1.

Auch der allgemeine Saisonablauf für Beutelmeisen-♀ beginnt mit dem Durchzug und der darauf folgenden Ansiedlungsbereitschaft (1). Trifft ein solches ♀ auf ein nestbaubereites ♂, so beginnt der Nestbau. Im Verlaufe der Bautätigkeit wandert das ♀

BEUTELMEISE, Saisonablauf für ♀

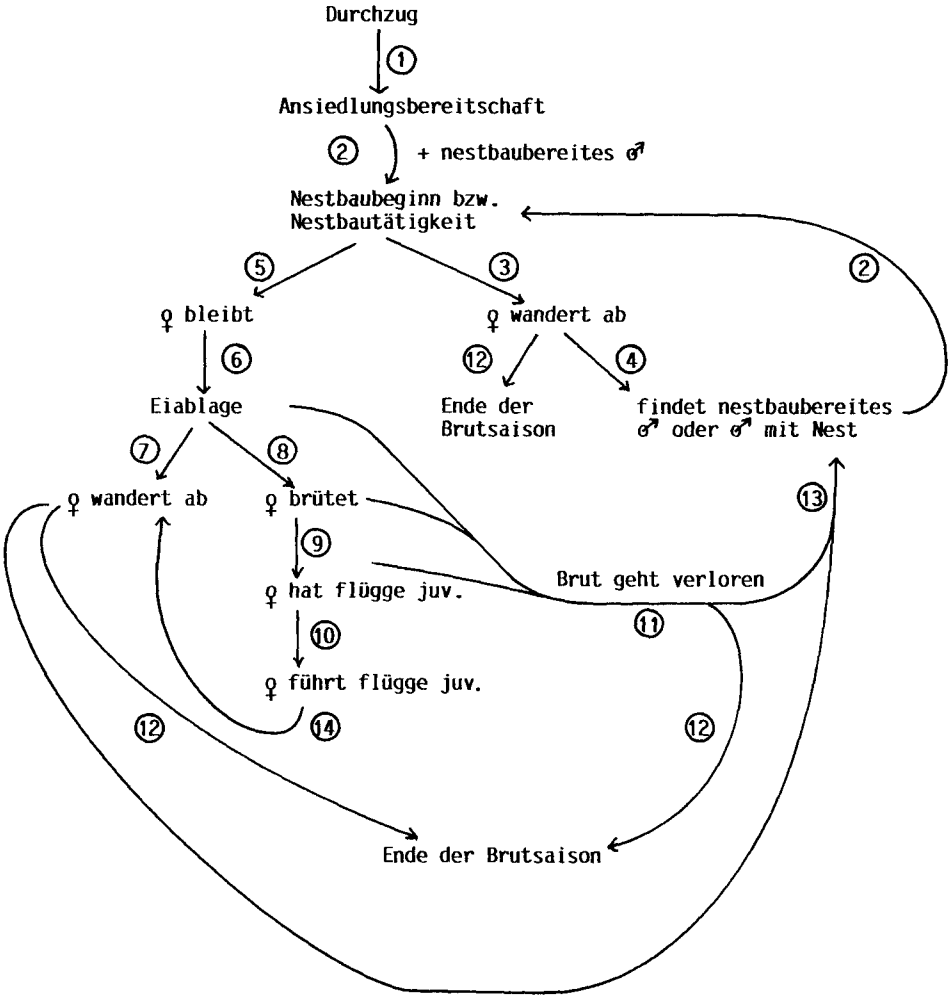


Abb. 18: Allgemeingültige Darstellung des Ablaufs einer Brutsaison für Beutelmeisen-♀ (Erklärung der Nummern siehe Text).

entweder ab (3) und stößt erneut auf ein ♂, welches zum Nestbau bereit oder bereits im Besitz eines Nestanfanges ist, oder es bleibt und setzt gemeinsam mit dem ♂ die Bautätigkeit bis zur Eiablage fort (6). Danach wandert es entweder ab (7) - die Brut wird in diesem Fall entweder vom ♂ übernommmen oder aufgegeben - oder es bleibt (8) und betreut selbst die Brut bis zum Ausfliegen der Jungvögel (9). Geht die Brut während dieser Phase verloren (Verlustursachen s. Pkt. 4.4), so wandert das ♀ ab und beendet die Brutsaison (12) oder schließt sich erneut einem nestbaubereiten ♂ bzw. einem ♂ mit Nest oder Nestanfang an (13). Nach dem Flüggewerden der Jungvögel werden diese noch einige Zeit geführt (10), danach wandert das ♀ ab (14) - entweder, um die Brutsaison zu beenden (12), oder sich einem neuen ♂ anzuschließen (13).

Verläßt das ♀ nach der Eiablage die Brut (7), so wandert es in der Regel ebenfalls ab, um sich einem neuen ♂ anzuschließen (13), oder es beendet die Brutsaison (12).

Der Saisonablauf für ein Beutelmeisen-♀ ist also geprägt von der Auswahl geeigneter ♂, passender Neststandorte und außerdem von der Entscheidung, ob das ♀ die Brut selbst betreuen oder verlassen soll (hierzu s. Pkt. 4.2).

3.4.3 Exemplarische Darstellung des Saisonablaufs einzelner Vögel

Die exemplarische Darstellung des Saisonablaufs einzelner Vögel erfolgt getrennt für die Vögel des Oberen Maintales und für Illmitz. Wie unter Pkt. 3.3 dargestellt, besiedeln Beutelmeisen das Maintal zu Beginn, Illmitz hauptsächlich erst am Ende der Brutperiode.

3.4.3.1 Männchen

a) ♂ ohne Brutnest

O b e r e s M a i n t a l : ♂ gelb blau (Abb. 19)

♂ gelb blau hatte während der ganzen Beobachtungszeit kein Brutnest und repräsentiert damit 25,5% aller farbberingten ♂ des Oberen Maintales. Es hielt sich mindestens 41 Tage (20.04. bis 30.05.1981) im Beobachtungsgebiet auf. Vom 20.04. bis 09.05. verblieb es im Gebiet A, wo es bereits am 01.05. einen Henkelkorb errichtet hatte. Das ♂ war sehr rufaktiv und konnte mit der Klangattrappe leicht im Gebiet bestätigt werden. Am 10.05. fehlte es, war aber am 18.05. wieder am Nest anwesend. Ab dem 24.05. bleib der Henkelkorb verwaist; am 30.05. wurde das ♂ dann im Gebiet B (34 km entfernt) entdeckt. Dort hatte es einen Ring gebaut, der jedoch später nicht weiter ausgebaut wurde.

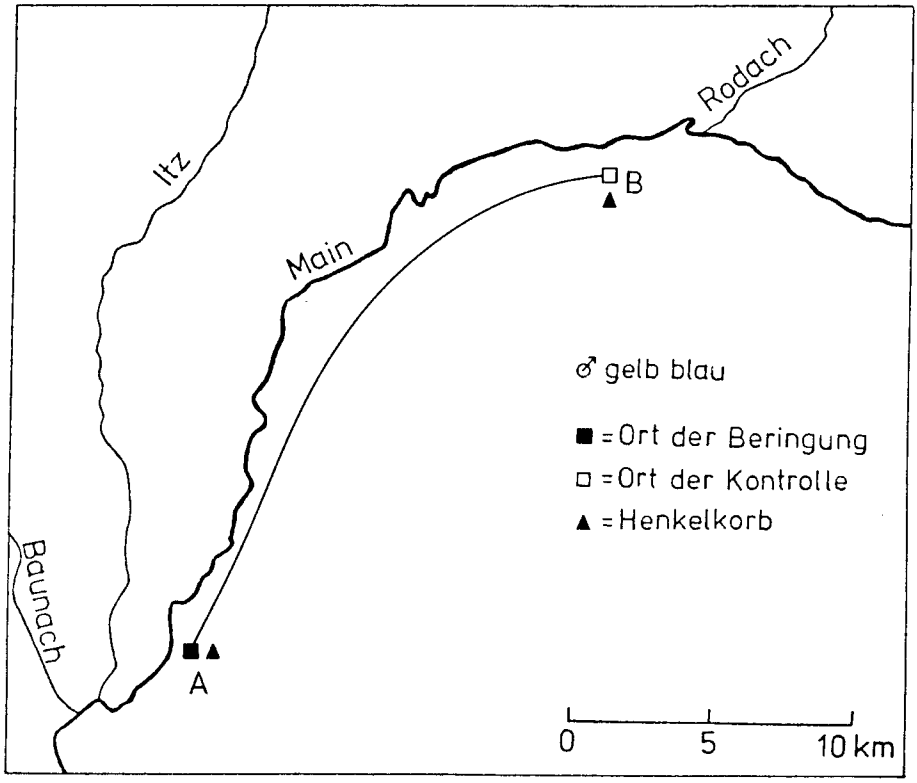


Abb. 19: Wanderung von ♂ gelb blau während der Brutperiode.

♂ gelb blau belegt mit seinem Verhalten die Pfeilnummern 8, 11, 12 und 13 in Abb. 17).

I l l m i t z : ♂ ringelpink ringelpink RB weiß (Abb. 20)

Das ♂ ringelpink ringelpink RB weiß hatte während der gesamten Beobachtungszeit kein Brutnest und vertritt damit 39,6% der

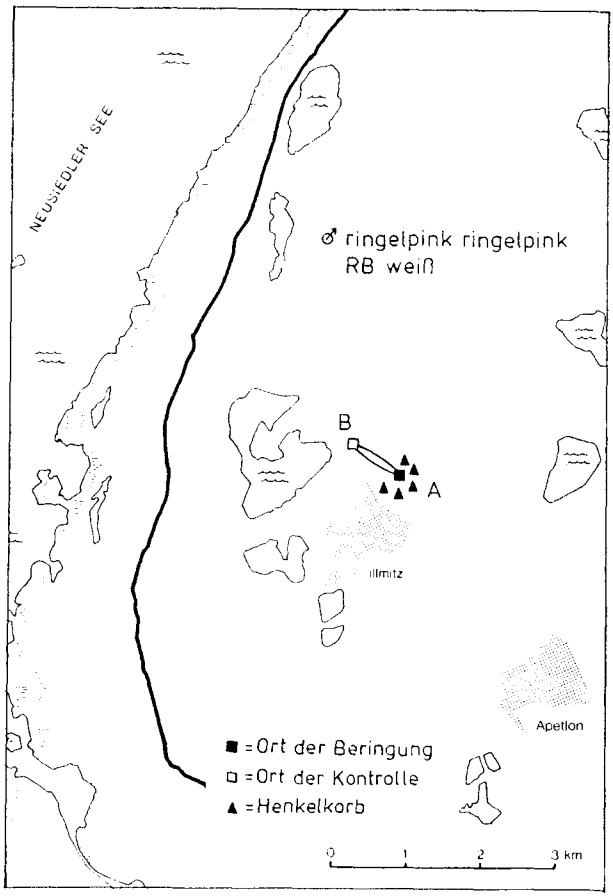


Abb. 20: Wanderungen von ♂ ringelpink ringelpink RB weiß während der Brutperiode.

farbberingten ♂ in Illmitz. Es war mindestens vom 16.04. bis 20.07.1987 - also 96 Tage - im Beobachtungsgebiet anwesend. Gemeinsam mit ♀ ub begann es im Gebiet A am 16.04. mit dem

Nestbau; das ♀ war bereits am 19.04. nicht mehr anwesend. Nacheinander baute das ♂ dann im Gebiet A vier weitere Henkelkörbe, hatte mindestens einmal kurzzeitig wieder ein ♀ an seinem Nest, tauchte zwischenzeitlich einmal im Gebiet B an einem dortigen Brutnest auf und konnte ansonsten fast immer im Gebiet A angetroffen werden. Da es kein ♀ fest an sich binden konnte, war es wohl im Jahr 1987 ohne Bruterfolg, denn eine Brutbeteiligung vor oder nach dem Illmitz-Aufenthalt ist unwahrscheinlich.
♂ ringelpink ringelpink RB weiß bestätigt mit seinem Verhalten die Pfeilnummern 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12 und 13 in Abb. 17.

b) ♂ mit nur einem einzigen Brutnest in der Probefläche (und einem bis mehreren Henkelkörben)

O b e r e s M a i n t a l : ♂ rot (Abb. 21)
♂ rot hatte wie 49,0% aller farbberingten ♂ des Oberen Maintales während der gesamten Brutzeit nur ein Brutnest (und 2 Henkelkörbe). Es wurde vom 19.04. bis 31.05. - also 43 Tage lang - im Beobachtungsgebiet festgestellt. Nachdem es am 19.04. im Gebiet A an einem Schlafplatz beringt worden war, wurde es ab dem 30.04. 2 km entfernt im Gebiet B zusammen mit ♀ alu aufgefunden. Bereits am 16. Mai (Eiablage in dem Brutnest ca. ab 14. Mai) wurde das ♂ im Gebiet C beobachtet (9,5 km entfernt), wo es sich mit ♂ rot grün heftige Revierkämpfe lieferte und diesem das ♀ abzuwerben versuchte. Am 17. und

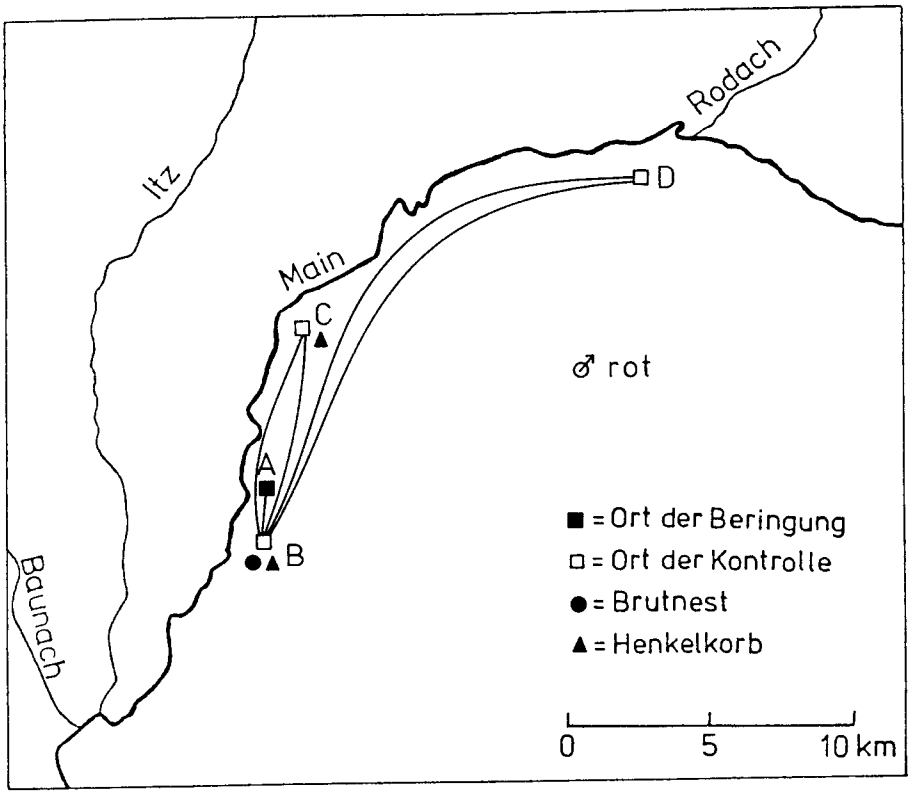


Abb. 21: Wanderungen von ♂ rot während der Brutperiode.

18.05. wurde das ♂ wieder im Gebiet B angetroffen, wo es jetzt ein ♂ ub vom Brutnest vertrieb. In ca. 70 m Entfernung zu dem Brutnest errichtete ♂ rot dann einen Henkelkorb, den es bis zum 31.05. als Aktionsbasis behielt. Am 30. und 31. 05. wurde das ♂ dann im Gebiet D festgestellt; dort tauchte es an einem fremden

Henkelkorb auf und flog nach Stimulation durch die Klangattrappe am 31.05. nach SW ab, um kurze Zeit später an seinem ca. 29 km entfernten Henkelkorb in B wieder aufzutauchen.

♂ rot ist mit seinem Verhalten ein Beispiel für die Pfeilnummern 1, 7, 9, 15, 17, 11 und 12 in Abb. 17.

I l l m i t z : ♂ dunkelblau rot RB rot (Abb. 22)

♂ dunkelblau rot RB rot hatte wie 42,6% der in Illmitz farbberingten Vögel während der ganzen Beobachtungsperiode hindurch nur ein einziges Brutnest (und zusätzlich 2 Henkelkörbe). ♂ dunkelblau rot RB rot war 63 Tage lang (vom 05.05. bis 06.07.1986 im Beobachtungsgebiet anwesend: Zunächst baute es im Gebiet A einen Henkelkorb, tauchte zwischenzeitlich einmal im Gebiet B auf, kehrte aber wieder nach A zurück, wo es mit ♀ ub ein Brutnest hatte und um den 04.07. verschwand, nachdem es zuletzt noch einen Henkelkorb gebaut hatte.

♂ dunkelblau rot RB rot steht mit seinem Verhalten stellvertretend für die Pfeilnummern 11, 12, 13, 10, 9, 15, 17 und 11 der Abb. 17.

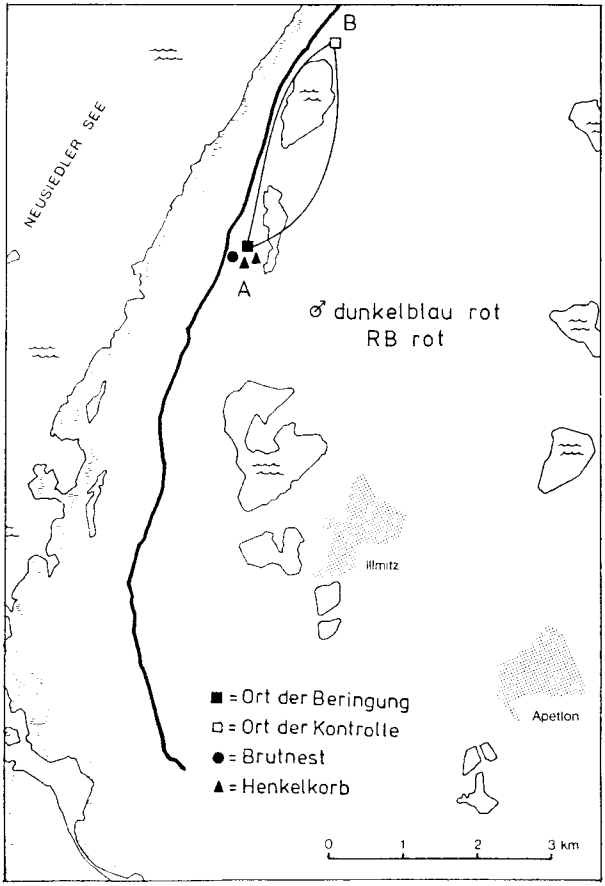


Abb. 22: Wanderungen von ♂ dunkelblau rot RB rot während der Brutperiode.

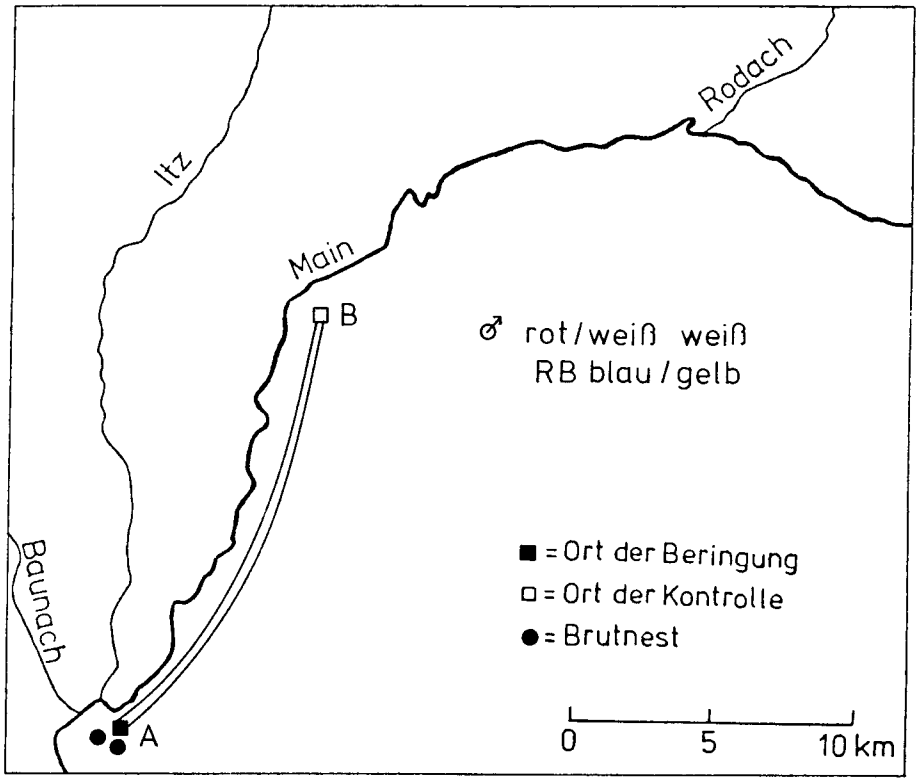


Abb. 23: Wanderungen von ♂ rot/weiß weiß RB blau/gelb während der Brutperiode.

c) ♂ mit mehr als einem Brutnest in der Probefläche

O b e r e s M a i n t a l : ♂ rot/weiß weiß RB blau/gelb (Abb. 23)

Das ♂ rot/weiß weiß RB blau/gelb hatte während der gesamten

Beobachtungszeit mehr als ein Brutnest und steht damit als Repräsentant für 25,5% aller farbberingten ♂ des Oberen Maintals. Es wurde 60 Tage (16.04. bis 14.06.1985) im Beobachtungsgebiet nachgewiesen: Zunächst erbaute es im Gebiet A 2 Brutnester, verschwand dann aus diesem Gebiet und wurde am 12.05. im Gebiet B wiedergefunden. Vom 02.06. bis 14.06. hielt es sich dann wieder im Gebiet A auf, wo es noch einen Henkelkorb erbaute.
♂ rot/weiß weiß RB blau/gelb bestätigt mit diesem Verhalten die Pfeile Nummer 5, 6, 7, 9, 15, 17, 10 und 11 der Abb. 17.

I l l m i t z : ♂ ringelgrün ringelpink RB weiß (Abb. 24)
Dieses ♂ hatte während der gesamten Beobachtungsdauer mehr als ein Brutnest und steht damit stellvertretend für 17,8% aller farbberingten Beutelmeisen-♂ in Illmitz: Es war vom 14.04. bis 25.07.1987 (103 Tage) im Beobachtungsgebiet anwesend. Bis zum 09.05. war es im Gebiet A, wo es mit einem ♀ ein Brutnest errichtete, 3 Henkelkörbe baute und gleichzeitig noch mindestens einmal Kontakt zu einem weiteren ♀ hatte. Später wurde es etwa 5 km entfernt im Gebiet B angetroffen, wo es abermals ein Brutnest und einen Henkelkorb errichtete.
Das Verhalten von ♂ ringelgrün ringelpink RB weiß bestätigt somit die Pfeilnummern 5, 6, 7, 9, 15, 17, 11, 12, 13, 10 und 8 der Abb. 17.

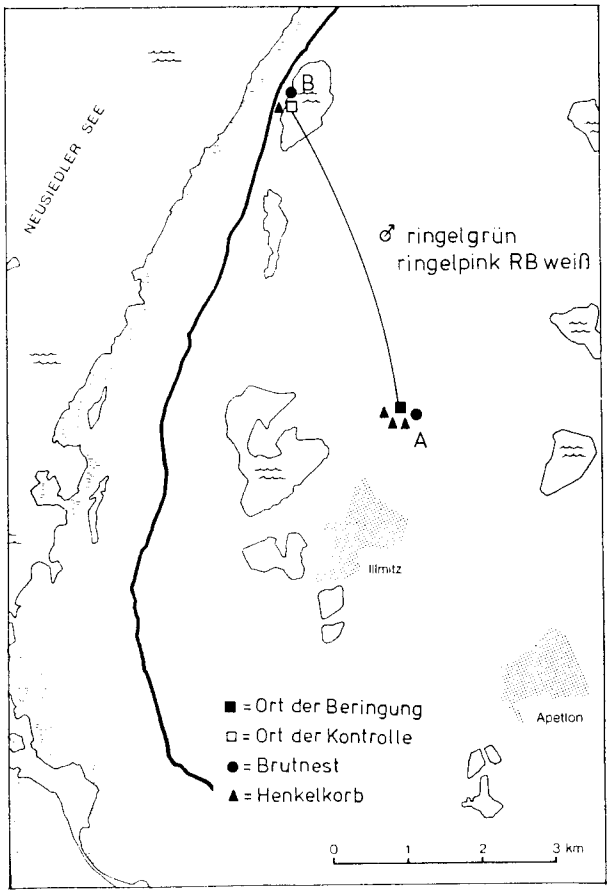


Abb. 24: Wanderung von ♂ ringelgrün ringelpink RB weiß während der Brutperiode.

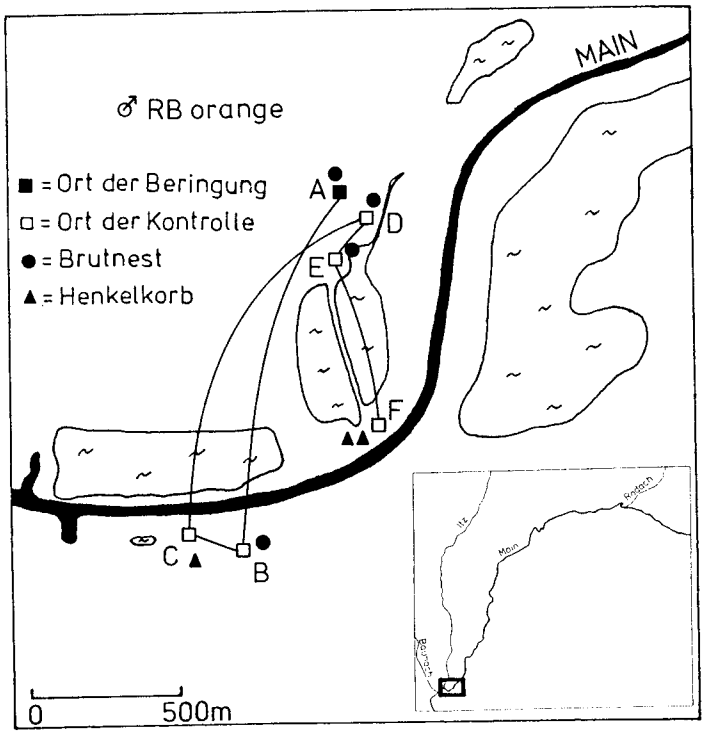


Abb. 25: Wanderungen von ♂ RB orange während der Brutperiode.

d) Die erfolgreichsten ♂ der Untersuchungsgebiete (größte Anzahl flügger Junge oder größte Brutnesterzahl) im untersuchten Zeitraum

O b e r e s M a i n t a l : ♂ RB orange (Abb. 25)

Das ♂ RB orange befand sich vom 22.04. bis 05.07.1982 (75 Tage) im Oberen Maintal. Zunächst baute es im Gebiet A ein Brutnest

gemeinsam mit ♀ ub. Als es am 15.05. dort verschwand, betreute sein Erstlings-♀ bis mindestens 21.06. erfolgreich sechs Jungvögel. Vom 16. bis 23.05. baute es mit seinem zweiten ♀ ein Brutnest im Gebiet B, nachdem es ein ♂ ub vom Nestanfang verdrängt hatte. Das Brutnest wurde aufgegeben, und das ♂ baute noch einen Henkelkorb, bevor es nach A zurückkehrte. Dort verdrängte es ein anderes ♂ von seinem Nest und übernahm dies samt ♀. Mit seinem zumindest dritten ♀ errichtete es dann nochmals ein Brutnest, um dann vom 13.06. bis 14.07. in C ein weiteres ♂ von seinem Henkelkorb zu verdrängen und einen zusätzlichen zu errichten.

Somit baute ♂ RB orange an 6 Nestern (4 Brutnester und 2 Henkelkörbe), hatte 3 bis 4 ♀, verdrängte 3 andere ♂ und hatte letztendlich 7 flügge Jungvögel in dieser Saison zu verzeichnen.

♂ RB orange bestätigt mit seinem Verhalten den Pfeilnummern 5, 6, 7, 9, 15, 17, 10, 11, 12 und 13 in Abb. 17.

I l l m i t z : ♂ grün rot/weiß RB orange (Abb. 26)

Das ♂ grün rot/weiß RB orange war vom 20.04. bis 15.08.1986 (also 118 Tage) im Beobachtungsgebiet anwesend. Zunächst erbaute es im Gebiet A ein Brutnest, wanderte dann nach B, wo es ab 05.05. einen Henkelkorb errichtete. Letztmalig wurde es an diesem Nest am 21.05. beobachtet, hatte aber bereits vorher im Gebiet C ein Nest von einem anderen ♂ übernommen.

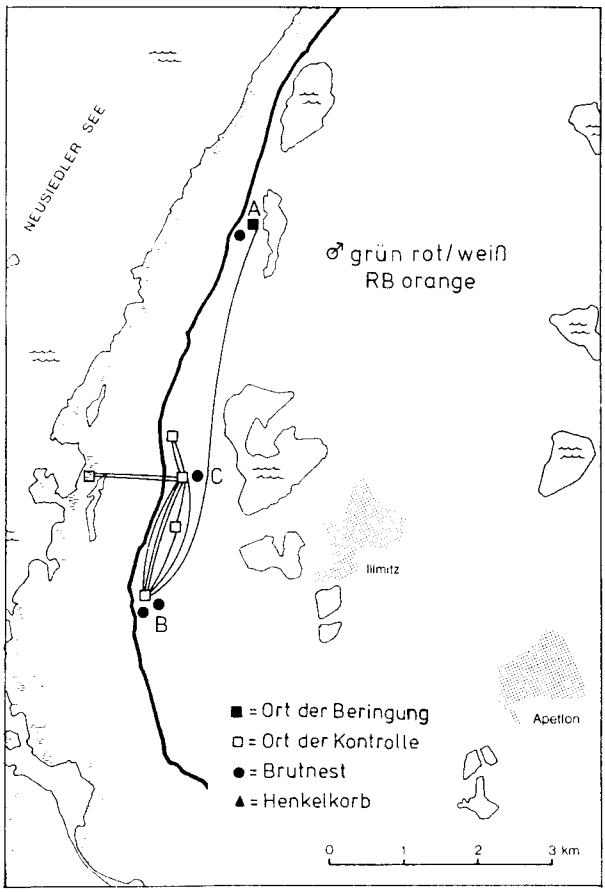


Abb. 26: Wanderungen von ♂ grün rot/weiß RB orange während der Brutperiode.

Mehrmals wurde es dann zwischen B und C hin- und herpendelnd beobachtet; einmal auch etwa 0,5 km westlich von C. Das Nest in C wurde schließlich auch zum Brutnest ausgebaut, und ab 24.06.

wurde das ♂ wieder in B an einem neuen Brutnest bestätigt, in welchem es schließlich selbst brütete und die Jungen aufzog. Dieses ♂ hatte insgesamt 3 ♀, 3 erfolgreiche Brutnester und daraus 12 flügge Junge innerhalb einer Brutsaison. Mit seinem Verhalten belegt es die Pfeilnummern 5, 6, 7, 15, 17, 11, 12, 13, 10, 7, 9 und 16 in Abb. 17.

3.4.3.2 Weibchen

a) ♀ ohne Brutnest in der Probefläche

In keiner Probefläche konnten über einen längeren Zeitraum hinweg ♀ beobachtet werden, die kein Brutnest hatten.

b) ♀ mit nur einem einzigen Brutnest in der Probefläche

O b e r e s M a i n t a l : ♀ orange blau/gelb RB orange (Abb. 27)

♀ orange blau/gelb RB orange hatte während der gesamten Beobachtungszeit nur ein Brutnest und repräsentiert damit 88,0% der farbberingten ♀ im Oberen Maintal.

Es war vom 19.04. bis 04.07. - also 87 Tage - im Beobachtungsgebiet anwesend. Zunächst hatte es im Gebiet A ein Brutnest, das es selbst betreute, und an dem es die sieben flüggen Jungvögel bis etwa zum 27.06. führte. Am 04.07. war es

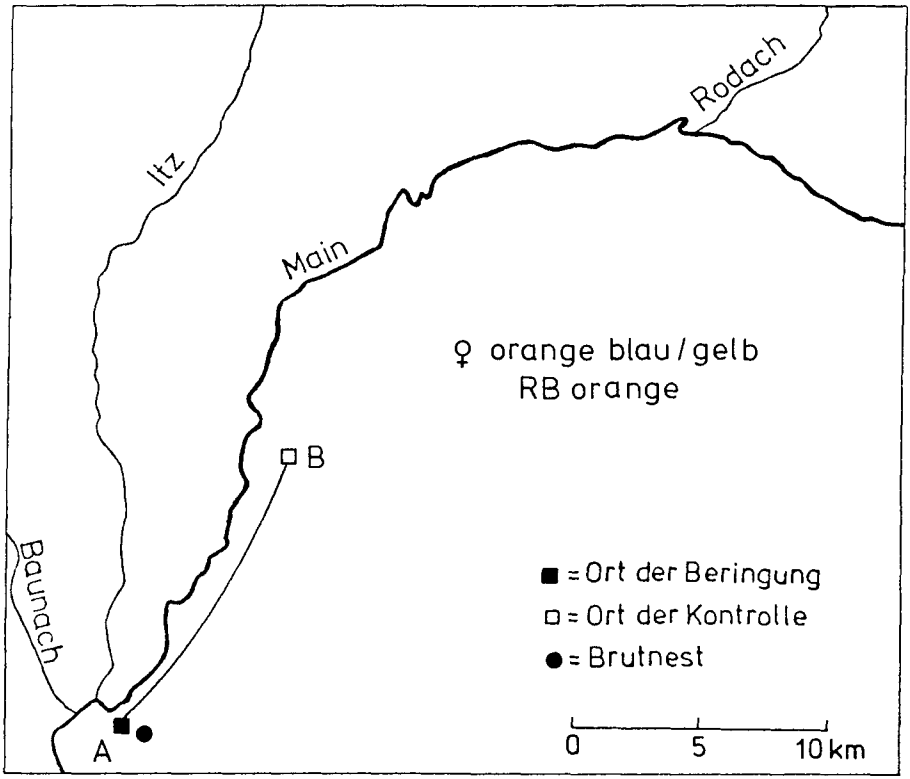


Abb. 27: Wanderung von ♀ orange blau/gelb RB orange während der Brutperiode.

dann ins ca. 13 km entfernte Gebiet B abgewandert, wo es zum letzten Mal beobachtet wurde.

Das geschilderte Verhalten dieses ♀ entspricht den Pfeilnummern 2, 5, 6, 8, 9, 10 und 14 in Abb. 18.

I l l m i t z : ♀ gelb orange/schwarz RB rot/weiß

Dieses ♀ hatte während der gesamten Beobachtungszeit nur ein Brutnest und vertritt damit 87,8% aller farbberingten ♀ in Illmitz.

56 Tage lang (vom 16.05. bis 10.07.1987) war es im Beobachtungsgebiet anwesend. Gemeinsam mit seinem ♂ baute dieses ♀ bis zum Taschenstadium an einem Brutnest, ehe das ♂ verschwand. Daraufhin brütete das ♀ selber und zog auch die Jungvögel auf. Letztmalig beobachtet wurde es am 10.07., als es sich in der Nähe des Nestes aufhielt und die Jungen fütterte. Größere Wanderungen wurden bei diesem Tier nicht festgestellt. Dieses Verhalten ist somit durch die Pfeilnummern 2, 5, 6, 8, 9 und 10 der Abb. 18 zu beschreiben.

c) ♀ mit mehr als einem Brutnest in der Probefläche

O b e r e s M a i n t a l : ♀ rot/weiß (Abb. 28)

♀ rot/weiß hatte während des Beobachtungszeitraums mehrere Brutnester, wie 12,0% aller farbberingten ♀ des Oberen Maintales.

Lediglich 19 Tage lang (vom 13. bis 31.05.1981) wurde es im Untersuchungsgebiet beobachtet. Zunächst besaß es im Gebiet A ein Brutnest mit 2 Eiern. Es verließ dann dieses Gelege um den 28.05. und zog ins Gebiet B, wo es am 31.05. bauend und mit dem ♂ kopulierend beobachtet wurde. Danach wurde es nicht mehr

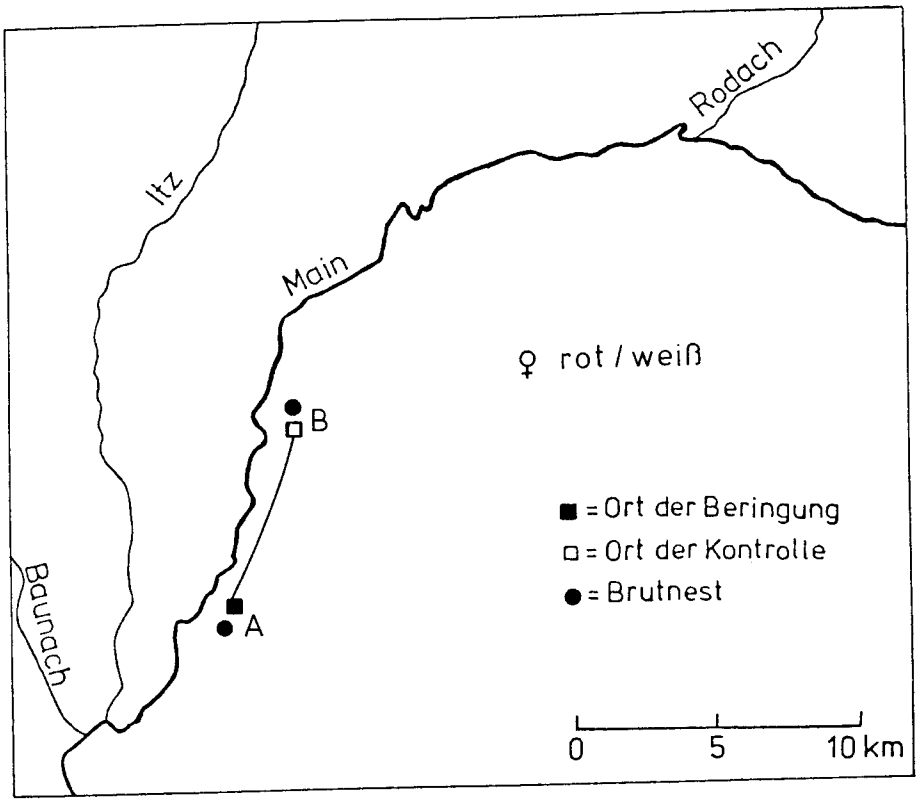


Abb. 28: Wanderung von ♀ rot/weiß während der Brutperiode.

gesehen. Das zweite Brutnest wurde vom ♂ betreut und ein Jungvogel erfolgreich großgezogen.

Das ♀ rot/weiß bestätigt mit seinem Verhalten in Abb. 18 die Pfeilnummern 5, 6, 7, 13 und 2.

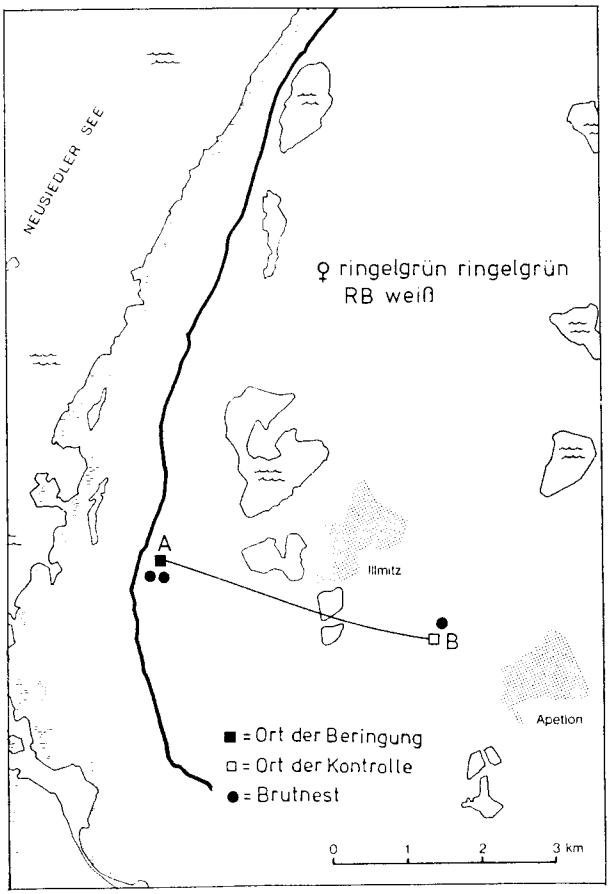


Abb. 29: Wanderung von ♀ ringelgrün ringelgrün RB weiß während der Brutperiode.

I l l m i t z : ♀ ringelgrün ringelgrün RB weiß (Abb. 29)

Das ♀ ringelgrün ringelgrün RB weiß hatte während der gesamten

Beobachtungsdauer mehr als ein Brutnest und steht damit als Vertreter für 12,2% aller farbberingten ♀ in Illmitz.
Es hielt sich vom 08.04. bis 10.08.1987 (also 125 Tage) im Beobachtungsgebiet auf. Zunächst errichtete es im Gebiet A ein Brutnest, das während einer Schlechtwetterperiode aufgegeben wurde und 7 tote Junge enthielt. Danach verblieb es im gleichen Gebiet, errichtete mit demselben ♂ ein neues Brutnest, verließ dieses aber nach erfolgter Eiablage. Das Nest wurde vom ♂ erfolgreich betreut.
Vom 01. bis 20.06. war das ♀ dann verschwunden, ehe es im Gebiet B mit einem neuen ♂ an einem Brutnest bauend angetroffen wurde. Dort brütete es selbst und zog 2 Jungvögel groß.
♀ ringelgrün ringelgrün RB weiß bestätigt mit diesem Verhalten die Pfeilnummern 5, 6, 8, 9, 11, 13, 3, 7, 10 und 2 in Abb. 18.

G e s a m t b e t r a c h t u n g

Aus den geschilderten Einzeldarstellungen ist ersichtlich, daß die Vögel in beiden Populationen die gleichen Verhaltensweisen zeigten. In der Literatur existiert eine Fülle von Einzelberichten über bestimmte Verhaltensweisen und Verhaltensbeobachtungen, wobei die Berichte über farbberingte Vögel natürlich besonders wichtig sind (MERKEL 1935, PERSSON & ÖHRSTRÖM 1985, SCHÖNFELD & ZUPPKE 1980).

Mit den beiden Pfeildiagrammen (Abb. 17 und 18) scheinen die für die Fortpflanzung wesentlichen Verhaltensweisen wohl für alle Beutelmeisenpopulationen im mitteleuropäischen Raum zusammenfassend dargestellt zu sein.

4. P A A R U N G S S Y S T E M

4.1 VORAUSSETZUNGEN FÜR DIE ABWEICHUNG VON MONOGAMIE

Unter welchen Voraussetzungen sich Monogamie als Paarungssystem manifestieren sollte, wurde bereits in der Einleitung diskutiert.

Eine Grundvoraussetzung für die Polygamie ist, daß ein Elter alleine in der Lage sein muß, wenigstens Teile der Brut aufzuziehen. V. HAARTMAN (1969) hat hier auf die besondere Bedeutung der Nesterart hingewiesen. Das schützende und gegen Kälte isolierende Beutelnest stellt eine optimale Voraussetzung dafür dar, daß lediglich einer der Altvögel die Brutbetreuung übernimmt. Des weiteren muß aber auch das Nahrungsangebot so günstig sein ("Schlaraffenland-Effekt"), daß die uniparentale Aufzucht der Brut möglich wird. Die Beutelmeise ernährt sich vorwiegend von kleinen Arthropoden (siehe z.B. FLADE et al. 1986), daneben aber wohl gelegentlich auch von Nektar und Staubbeuteln aus Weidenblüten (SCHLENKER u. LEISLER mdl. Mitt.). Detaillierte Untersuchungen zum Nahrungsangebot in den

Probeflächen wurden nicht angestellt, doch scheint (zumindest bei günstigem Wetter) das Nahrungsangebot prinzipiell ausreichend zu sein, um die Brutversorgung auch durch einen Elter allein zu ermöglichen. Auch die Brutzeitwanderungen können (zumindest teilweise) als Anpassung an ein saisonal schwankendes Nahrungsangebot gedeutet werden. Schon BAUER et al. (1961) schreiben: "Die späte Entwicklung der hier allein bestandsbildenden und die Gesellschaft beherrschenden Pflanzenart [Anmerkung: gemeint ist hier der Schilfgürtel des Neusiedlersees] hat gegenüber den phänologisch frühen weichen Auwäldern eine entsprechend verzögerte Entwicklung der Gliedertierfauna zur Folge." Zumindest für den Neusiedlerseebereich scheint damit eine Synchronisation der Beutelmeisenbruten mit dem Gipfel des Auftretens von Arthropoden stattzufinden.

Die lange Brutperiode (Ende März bis Anfang September), verbunden mit der Wanderbereitschaft, ermöglicht es den Beutelmeisen, auf ein sich veränderndes Nahrungsangebot zu reagieren, so den "Schlaraffenland-Effekt" für eine längere Zeit aufrechtzuerhalten, mehrere Bruten an verschiedenen Orten durchzuführen und damit auch mehrere Verpaarungen einzugehen. So konnte 1986 in nahezu allen Röhrichtbeständen bei Illmitz eine Massenvermehrung von Blattläusen (wohl der Mehligen Pflaumenblattlaus *Hyalopterus pruni*, vgl. RAGHI - ATRI 1976) beobachtet werden, was zur Folge hatte, daß die Beutelmeisen in unmittelbarer Nestnähe (im Umkreis von 20 m)

über Wochen hinweg ein ideales Nahrungsangebot vorfanden, das zur Ernährung der Brut ausreichte. (Unsystematische) Beobachtungen zum Nahrungserwerb der Beutelmeise zeigten in diesem Jahr, daß sich die Vögel am Neusiedlersee nahezu ausschließlich von Blattläusen ernährten. Derartige Beobachtungen sind in den Auwaldbereichen nur schwer möglich, da die Vögel hier oft hoch im Geäst umherturnen und ihre Beutetiere selbst mit dem Fernglas meist nicht auszumachen sind.

Klimatische Faktoren, die das Arthropodenangebot maßgeblich beeinflussen, können als limitierender Faktor für den Bruterfolg angesehen werden (s. Pkt. 4.4) und sind damit auch von entscheidender Bedeutung für den Erfolg oder Mißerfolg des polygamen Paarungssystems.

4.2. DER GESCHLECHTERKONFLIKT: WER BETREUT DIE BRUT?

Da theoretisch beide Elternteile die Brutbetreuung übernehmen können, nie aber beide Partner gleichzeitig bei der Brutpflege beobachtet wurden (siehe auch PERSSON & ÖHRSTRÖM 1985), muß während oder nach der Eiablage entschieden werden, welcher Partner die Brutbetreuung übernimmt. Der nicht betreuende Altvogel wandert dann ab (s. Pkt. 3.2.) und hat die Möglichkeit, neue Partner zu suchen, was zur Polygamie führen kann.

Unklar ist, ob, und wenn ja wie, die Abstimmung darüber erfolgt, welcher Altvogel das Gelege betreut. Hier herrscht eine Konfliktsituation zwischen den Geschlechtern, die sich in zahlreichen Gelegeaufgaben während der Eiablagephase widerspiegelt.

Von den 4 theoretischen Möglichkeiten der Brutbetreuung oder -nichtbetreuung (Betreuung durch ♂ oder ♀ alleine, beide gemeinsam oder keinen) sind nur drei verwirklicht, die auch unterschiedlich häufig vorkommen (Tab. 7).

Tab. 7: Brutbetreuung bei der Beutelmeise (%)

Wer betreut?	Illmitz (n = 107)	Oberes Maintal (n = 89)
♂ und ♀	0	0
♀	54,1	65,2
♂	14,1	6,7
Aufgabe	31,8	28,1

Über 50% aller Bruten werden vom ♀ betreut, ungefähr 30% aller Nester aufgegeben. Vergleichswerte hierzu liegen aus Südschweden vor (PERSSON & ÖHRSTRÖM 1985), wo bei 57 Nestern vom ♀ 58% und vom ♂ 19% der Gelege übernommen wurden, während die restlichen 23% von beiden verlassen wurden.

Während der zehnjährigen Untersuchung konnte kein einziges Mal beobachtet (oder wenigstens eindeutig zugeordnet) werden, wie dieser Geschlechterkonflikt ausgetragen wird. Zwar wurde gelegentlich festgestellt, daß der zukünftig betreuende Altvogel den jeweils anderen nicht mehr am Nest duldete, der eigentliche Augenblick aber, an dem ein Altvogel endgültig das Nest verließ, entzog sich bisher der Beobachtung.

Mehrfach wurde registriert, daß an Nestern, die vom ♀ betreut wurden, ♂ helfend mitfütterten. Unter Umständen werden diese jedoch nicht vom ♀ am Nest geduldet; so konnte ich z.B. an Nest 6/1986 in Illmitz heftige Attacken des ♀ gegen das ♂ feststellen, obwohl dies zuvor mindestens einen Tag lang beim Füttern der Brut geduldet worden war und sogar zusammen mit dem ♀ und den Jungen im Nest genächtigt hatte. Das ♀ flog dann das am Nest hängende und von außen fütternde ♂ direkt an; einmal verkeilten sich die Vögel sogar ineinander und purzelten als Knäuel zu Boden.

Bei Nest 8/1978 im Oberen Maintal hingegen fütterte ein ♂ über mehrere Tage hinweg mit, ohne daß Aggressionen zwischen den Altvögeln festzustellen waren. Auch in anderen Fällen war das ♂ jedoch nie während der gesamten Brutaufzucht dabei, sondern

beteiligte sich lediglich sporadisch an der Fütterung der Jungen. Eine Mithilfe bei der Bebrütung wurde in keinem der Fälle beobachtet.

Jahreszeitliche Verteilung der Brutbetreuung

Die Verhaltensweisen "Betreuen" und "Verlassen" sind für ♂ und ♀ nicht gleichmäßig über die Brutsaison verteilt (Tab. 8 und Abb. 30).

Tab. 8: Jahreszeitliche Verteilung der Brutbetreuung.

	Illmitz 1986/1987	Oberes Maintal 1980-1985
♀ betreut	$\bar{x}_m$ = 19.6. (34. Pentade) n = 58	$\bar{x}_m$ = 30.4. (24. Pentade) n = 58
♂ betreut	$\bar{x}_m$ = 3.7. (37. Pentade) n = 15	$\bar{x}_m$ = 16.5. (28. Pentade) n = 6
keiner betreut	$\bar{x}_m$ = 21.6. (35. Pentade) n = 34	$\bar{x}_m$ = 3.5. (25. Pentade) n = 15

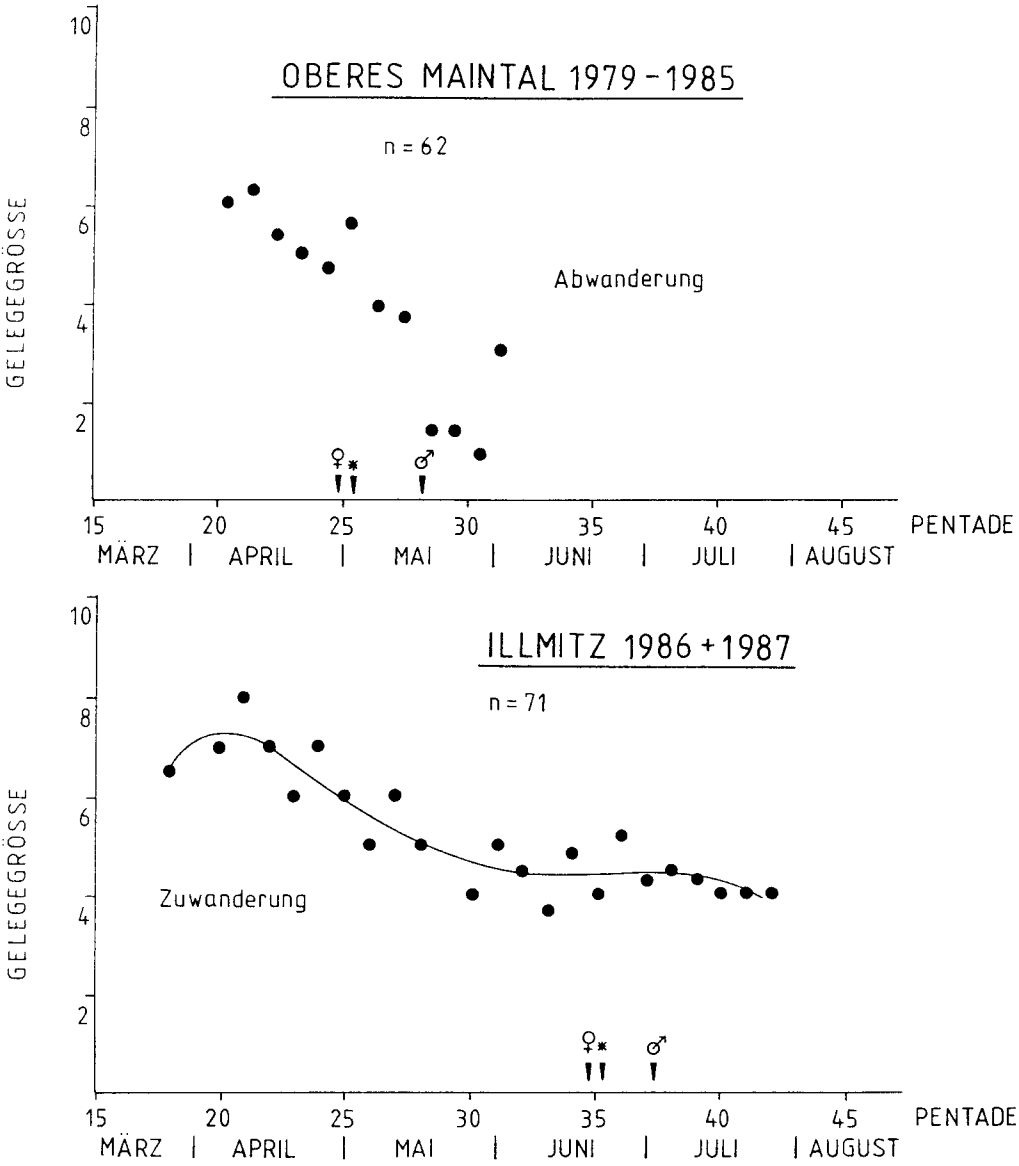


Abb. 30: Beziehung zwischen Gelegegröße (Pentadenmittelwerte für Vollgelege) und Jahreszeit. Pfeilspitzen: Mediane für die entsprechenden Brutpflegekategorien (*: keiner betreut, Aufgabe).

In beiden Gebieten liegen die Mediane für die Betreuung durch ♀ und die Totalaufgabe des Geleges sehr dicht beieinander; die Betreuung durch das ♂ findet jedoch deutlich später statt. Anhand eines wesentlich geringeren Stichprobenumfangs fanden FRANZ & THEIß (1983) bereits eine Betreuung von Bruten durch das ♂ bevorzugt an späten Nestern. Bei PERSSON & ÖHRSTRÖM (1985) finden sich hierzu keine Aussagen.

Brutpflegekategorien und Gelegegröße

In Illmitz, wo zwar die Masse der Beutelmeisen erst ab Ende Mai in die Probefläche einwandert, aber doch über die ganze Brutperiode hinweg Beutelmeisen anwesend sind, läßt sich eine Beziehung zwischen Gelegegröße und Jahreszeit ("Kalendereffekt", vgl. KLOMP 1970) berechnen (Abb. 30).
Für das Obere Maintal ist eine derartige Berechnung (im Gegensatz zu FRANZ & THEIß 1983) nicht sinnvoll, da nach der Abwanderungsphase im Oberen Maintal keine Beutelmeisen mehr anwesend sind, und damit der "Schlußast" einer derartigen Kurve fehlt. Zum Zeitpunkt der Auswertung von FRANZ & THEIß (1983) war das Abwandern der Vögel zwar schon bekannt, man wußte jedoch nicht, daß die Vögel anderswo erneut brüten, weshalb die Berechnung damals unter anderen Voraussetzungen durchgeführt wurde.

In Illmitz ist die Beziehung zwischen Gelegegröße und Jahreszeit statistisch gesichert ($p<0,001$). In Abb. 30 wurden jeweils Pentadenmittelwerte der Gelegegröße gegen die Jahreszeit aufgetragen. Für Illmitz läßt sich nun die durchschnittliche Gelegegröße für die drei Brutpflegekategorien mit den Gelegegrößen der Pentaden vergleichen, in die ihre Mediane fallen (Tab. 9).

Tab. 9: Vergleich der durchschnittlichen Gelegegröße (U - Test) der drei Brutpflegekategorien mit der Gelegegröße der Pentaden, in die ihre Mediane fallen (Illmitz).

	GELEGEGRÖSSE	
wer betreut?	Durchschnitt (n)	Wert der Median-Pentade
♀	4,8 (57)	4,9 n.s.
♂	4,5 (15)	4,3 n.s.
keiner	2,4 (21)	4,0 $p < 0,005$

Daraus ergibt sich, daß die Gelegegröße aufgegebener Nester signifikant kleiner ist als die in der entsprechenden Pentade festgestellte und damit für diese Kategorie eigentlich zu erwartende Gelegegröße. Demgegenüber entsprechen die Gelegegrößen für die Kategorien "♂ betreut" und "♀ betreut" dem entsprechenden Pentadenwert.

Auch im Oberen Maintal sind Gelege, welche vom ♀ bebrütet werden (4,9 Eier, n = 55) größer, als aufgegebene Gelege (3,5 Eier, n = 22).

Bei den aufgegebenen Gelegen wurden nur solche berücksichtigt, deren Aufgabe nicht auf Witterungseinflüsse oder Räuber zurückzuführen war (s. Bruterfolg, Pkt. 4.4.). Es zeigt sich, auch unter Berücksichtigung des "Kalendereffekts", daß die Gelegegröße der aufgegebenen Nester generell kleiner ist als ein Vollgelege (Abb. 31). Eine durchschnittlich kleinere Gelegegröße der aufgegebenen Nester könnte theoretisch auch durch sehr viele Kleinstgelege in Verbindung mit wenigen großen Gelegen zustandekommen. Abb. 32 zeigt jedoch, daß dem nicht so ist, sondern daß sich von der Gelegegrößenverteilung her (hier ohne Berücksichtigung des "Kalendereffekts"!) generell der Schwerpunkt zu kleineren Gelegen verlagert. So wurden in Illmitz beispielsweise keine 6er-, 7er- und 8er-Gelege aufgegeben, die unter den Vollgelegen immerhin 20% ausmachen. Im Oberen Maintal machen diese großen Gelege bei den Vollgelegen rund 41% aus; bei den Aufgegebenen sind keine 7er und 8er vorhanden, lediglich 9% 6er. Hier sind auch 55% der vor

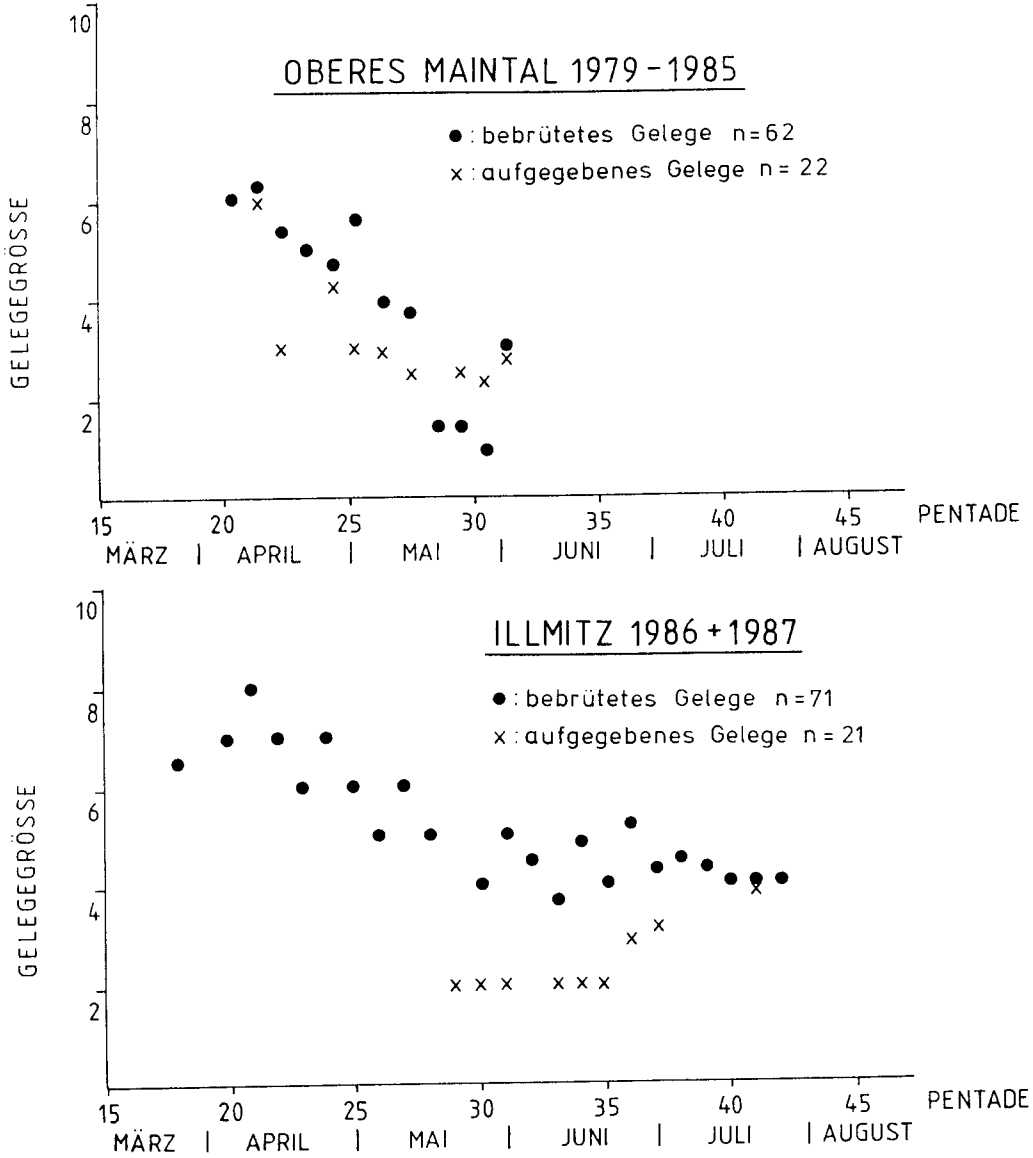


Abb. 31: Beziehung zwischen Gelegegröße (Pentadenmittelwerte) und Jahreszeit für Vollgelege und aufgegebene Gelege.

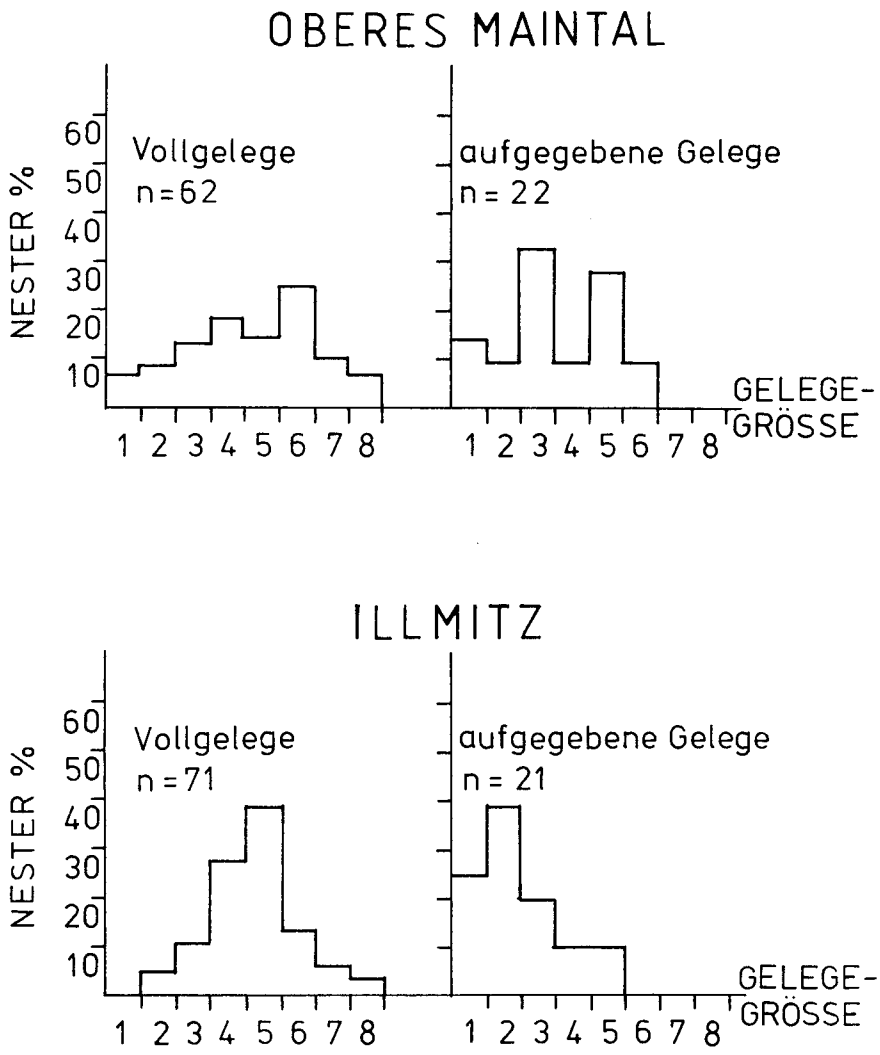


Abb. 32: Vergleich der Gelegegröße von Vollgelegen und aufgegebenen Gelegen.

der Bebrütung aufgegebenen Gelege 1 bis 3 Eier groß; bei den Vollgelegen sind es nur 27,5%.

Das im Gesamtwert zustandekommende kleinere Durchschnittsgelege bei den aufgegebenen Nestern ist also nicht auf einige das Bild verfälschende Ausreißer zurückzuführen, sondern gibt tatsächlich den allgemeinen Trend wieder. Im Vergleich, ohne Berücksichtigung der Gelegegrößenveränderung, sind aufgegebene Gelege in Illmitz 2,4, im Oberen Maintal 3,5 Eier pro Nest groß; bebrütete Gelege erreichen dagegen in beiden Gebieten 4,7 Eier pro Nest. Die Unterschiede sind hochsignifikant (U - Test, $p < 0,001$), auch signifikant ($p < 0,01$) ist der Unterschied in der Größe der aufgegebenen Gelege zwischen Oberem Maintal und Illmitz. Dieser dürfte auf die jahreszeitlich frühere Besiedlung des Oberen Maintales und die damit verbundenen größeren Gelege (auch der aufgegebenen) zurückzuführen sein.

Im Oberen Maintal betreuen ♂ Gelege mit einer durchschnittlichen Größe von 2,3 Eiern ($n = 6$). Dies entspricht aufgrund der aus Abb. 31 deutlich sichtbaren Verringerung der Gelegegröße mit fortschreitender Jahreszeit auch im Oberen Maintal nur in etwa einem Vollgelege; offensichtlich übernehmen hier die ♂ auch kleinere oder unvollständige Gelege, weil ihnen aufgrund der Abwanderung keine weiteren Partner mehr zur Verfügung stehen.

4.3. POLYGAMIERATEN

Wegen der großen Wanderungen der Beutelmeisen während der Brutzeit, sind der exakten Dokumentation des Verpaarungsstatus einzelner Vögel natürlich Grenzen gesetzt. Die beobachteten Verpaarungshäufigkeiten (Tab. 10) haben daher Minimalcharakter. Daß ♂ während der gesamten Brutzeit kein einziges ♀ an sich binden können und damit auch kein Brutnest haben, ist bei langanwesenden ♂ in der Fläche Illmitz zweifelsfrei nachgewiesen (s. Pkt. 3.4.). Generell sind alle Vögel, die ein Nest nach der Eiablage verlassen, potentiell polygam oder brüten nicht mehr.

Tab. 10: Verpaarungsstatus (%) farbberingter Beutelmeisen (kein Brutnest: kein Geschlechtspartner; ein Brutnest: ein Partner; mehr als ein Brutnest: polygam).

	♂		♀	
Brutnester	Illmitz (n = 101)	Oberes Maintal (n = 47)	Illmitz (n = 41)	Oberes Maintal (n = 25)
0	39,6	25,5	-	-
1	42,6	49,0	87,8	88,0
> 1	17,8	25,5	12,2	12,0

Es wurde lediglich ein einziger Fall beobachtet, wo ein ♂ und ein ♀ gemeinsam zwei Brutnester miteinander hatten. Deshalb werden alle Vögel mit zwei oder mehr Brutnestern prinzipiell als polygam bezeichnet, da echte Zweitnester mit demselben Partner im Verhältnis zu den beobachteten Polygamiefällen vernachlässigbar selten sind.

Nach der Analyse der Brutpflegekategorien (Tab. 7) wanderten in Illmitz 86% der ♂ von den Nestern ab, im Oberen Maintal 93,3%. Zumindest diese Prozentsätze von ♂ waren also potentiell polygam, wobei die tatsächlichen Zahlen noch höher anzusetzen sein dürften: ♂, welche brüten, können vorher schon an anderen Nestern beteiligt gewesen sein, die sie nicht betreut haben - sie können also ebenfalls polygam sein. Die angegebenen Zahlen verringern sich lediglich noch um die Anzahl der ♂, die überhaupt kein Brutnest zustandebrachten. Derart bereinigt ergibt sich etwa ein Minimalwert von 60%. PERSSON & ÖHRSTRÖM (1985) schlossen aus der Zahl der abwandernden ♂ direkt, daß rund 80% der ♂ polygam seien, weil sie das Nest verließen. Diese Autoren berücksichtigten hierbei weder, daß ♂ unter Umständen nach einmaligem Nestbau nicht mehr brüten, noch, daß gewiß nicht alle ♂ erneut ein ♀ an sich binden können, noch, daß manche ♂ überhaupt kein Brutnest besitzen!

Bei 17,8% (Illmitz) bzw. 25,5% (Oberes Maintal) der ♂ wurde mit Farbberingung exakt Polygynie nachgewiesen.

Zwar finden sich in der Literatur einzelne Beschreibungen des Polygamieverhaltens von ♂ (FRANZ & THEIß 1983, PERSSON & ÖHRSTRÖM

1985, SCHÖNFELD & ZUPPKE 1980, MERKEL 1935), Angaben, die exakte Vergleichszahlen beinhalten, liegen jedoch nicht vor. Außerdem wurden die Untersuchungen in Südschweden, der DDR und in Schlesien (Literatur s. oben) in Probeflächen mit geringerer Größe durchgeführt, die ohnehin keine wirklich vergleichbaren Daten liefern können (Wanderverhalten, Pkt. 3.3.). Die reale Polygamierate dürfte jedoch aufgrund der Schwierigkeit der Nachweisführung noch wesentlich größer als angegeben sein. Im Gegensatz zu den ♂, die um ♀ als Geschlechtspartner konkurrieren, scheint ein derartiges Verhalten bei ♀ nicht vorzukommen, wenn auch gelegentlich Aggressionen zwischen ♀ beobachtet werden konnten. Diese kamen allerdings meist dann zustande, wenn ein ♀ ein fremdes Nest inspizierte. ♀-Wechsel an Nestern aufgrund vorangegangener Aggressionen wurde jedenfalls nie festgestellt; vielmehr scheint es so zu sein, daß die ♀ umherziehen und die ♂ auswählen (s. Pkt. 3.1.1). Theoretisch denkbar sind Fälle, in denen ♀ - möglicherweise weil sie kein geeignetes ♂ finden - auch während der ganzen Saison ohne Geschlechtspartner und damit ohne Brut bleiben. Bei der geringen Lebenserwartung der Beutelmeisen (s. Pkt. 3.2) erscheint es jedoch weder wahrscheinlich noch sinnvoll, daß ein ♀ seine möglicherweise einzige Brutperiode im Leben überhaupt verstreichen läßt ohne zu brüten, zumal die Zahl der verfügbaren ♂ offenbar keinen begrenzenden Faktor darstellt. Weder in Illmitz noch im Oberen Maintal wurde ein solches Verhalten nachgewiesen. Jedoch muß auch hier die Schwierigkeit

der exakten Nachweisführung angeführt werden, da auch ♀ zu Beginn und während der Brutzeit weiträumig umherwandern (s. Pkt. 3.3.). In beiden Gebieten wurde bei nur rund 12% der ♀ mehr als ein Brutnest pro Saison nachgewiesen. Nach der Zahl der Gelege, von denen das ♀ abwanderte, bewegte sich die Zahl der potentiell polyandrischen ♀ zwischen 35% im Oberen Maintal und 46% in Illmitz. Auch hier muß jedoch die Einschränkung gemacht werden, daß die einmal brütenden ♀ bereits vorher oder auch nachher noch an anderen Nestern beteiligt (gewesen) sein können. PERSSON & ÖHRSTRÖM (1985) definieren Polyandrie als das Verlassen eines Geleges durch ein ♀ und kommen hier (ohne weitere Einschränkungen!) auf eine Polyandrierate von rund 40%. Wie jedoch bei den ♂ (s. oben) sind hierbei aber einige wesentliche Aspekte unberücksichtigt geblieben und die Zahl der tatsächlichen Polyandrienachweise aufgrund des viel geringeren Datenmaterials nicht vergleichbar. Ansonsten läßt sich aus der Literatur nur bei HASSE (1969) Polyandrie vermuten, obwohl dieser in seiner Arbeit nicht näher darauf eingeht. Bei ihm findet sich lediglich der Hinweis, daß ein ♀, welches an einem Brutnest vorgefunden wurde, im selben Jahr an einem anderen Brutnest bei der Erstbrut beringt worden war.

4.4 BRUTERFOLG

Bruterfolg allgemein, Verlustursachen

Ein relativ schlechter Bruterfolg im allgemeinen läßt sich aus vielen Publikationen über die Beutelmeise ablesen (z.B. FRANZ et al. 1979, KORTNER 1981b und 1982). FRANZ et al. schreiben auch von "vielen mysteriösen Nestaufgaben", die FRANZ & THEIß 1983 dann auch teilweise mit dem Paarungssystem der Beutelmeisen in Zusammenhang brachten. Daneben reagieren Beutelmeisen in jeder Phase des Brutgeschäftes sehr empfindlich auf Schlechtwetterperioden (FLADE et al. 1986), so wurde z.B. während einer Regenperiode im Juni 1985 über ein Drittel aller südostniedersächsischen Bruten verlassen. In Schlechtwetterperioden sind die Bedingungen für die Aufzucht einer Beutelmeisenbrut erheblich erschwert. Der betreuende Altvogel, der nicht nur sich selbst, sondern auch die Brut versorgen muß, ist sowohl während der Bebrütungsphase als auch während der Jungenaufzucht darauf angewiesen, möglichst schnell möglichst viel Nahrung herbeischaffen zu können. Langdauernde Regenfälle, oftmals verbunden mit Temperaturstürzen, sind deshalb die Hauptursache für die Verluste, wenn aus "mysteriösen Gründen" Nester aufgegeben werden und die Jungen tot im Nest liegen. In klimatisch günstigeren Gebieten (z.B. Neusiedlersee, pannonisches Klima) treten solche witterungsbedingten Verluste nur in wesentlich geringerem

Umfang auf. Anhand eines Beispiels aus Illmitz kann aber gezeigt werden, wie fatal sich Schlechtwetterperioden insgesamt auswirken können. Vom 20. bis 23.05.1987 herrschte in Illmitz eine extreme Schlechtwetterperiode; in diesen 4 Tagen fielen 36 mm Niederschlag, und die Tageshöchsttemperatur betrug am 21. und 23.05. lediglich 9°C, am 22.05. sogar nur 8°C (Abb. 33, nach Aufzeichnungen der Biologischen Station Illmitz). Es herrschte eine extreme Insektenarmut im gesamten Gebiet, die sich unter anderem auch darin äußerte, daß hunderte von Rauch-, Mehl- und Uferschwalben (*Hirundo rustica*, *Delichon urbica*,

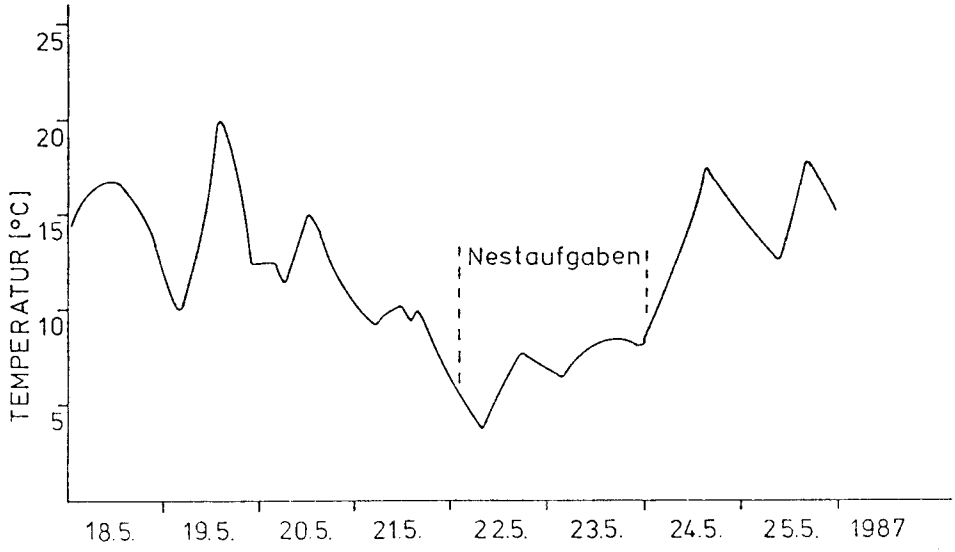


Abb. 33: Temperaturgang in Illmitz vom 18. bis 27. Mai 1987 und Zeitpunkt der Nestaufgaben.

Riparia riparia) verendeten. Während dieser Schlechtwetterlage wurden alle 4 besetzten Brutnester aufgegeben; in 3 Nestern befanden sich tote Junge, in einem angebrütete Eier. Diejenigen ♀, welche die Brutnester aufgaben, konnten zum Teil durch die Brutsaison weiter verfolgt werden, waren also nicht selbst verendet.

Nest-Totalverluste lassen sich demnach in 3 Kategorien aufgliedern (s. Tab. 11): Gelegeaufgabe aufgrund des Geschlechterkonflikts, Aufgabe wegen einer Schlechtwetterperiode und schließlich "andere Faktoren".

Tab. 11: Gründe für Brut - Totalverluste (%).

	Illmitz (n = 58)	Oberes Maintal (n = 45)
Gelegeaufgabe	75,5	43,1
Witterung	8,9	24,1
andere Faktoren	15,6	32,8

Hierunter fallen unter anderem die Ereignisse: "Nest ausgeraubt" (z.B. Elster *Pica pica*), "Nest abgerissen" (durch Sturm; Nester, welche offensichtlich von Souvenirjägern in Illmitz abgenommen wurden, sind in dieser Wertung nicht berücksichtigt), "Nest von anderen Vögeln abgebaut" (z.B. Pirol *Oriolus oriolus*), "Altvogel verendet" etc.

In beiden Gebieten, aber auch in Südschweden (PERSSON & ÖHRSTRÖM 1985) bedeuten vor der Bebrütung aufgegebene Gelege einen hohen Verlustanteil. Je weniger die Witterungsverluste ausmachen, desto höher wird der relative Anteil der Kategorie "Gelegeaufgabe aufgrund des Geschlechterkonfliktes".
Zu Zahlen der flüggen Jungvögel pro Nest in den einzelnen Jahren s. Pkt. 3.2. und Tab. 4.

4.3.2 Bruterfolg der einzelnen Geschlechter

Tab. 12 und 13 zeigen, wieviele der ♂ respektive ♀ innerhalb einer Brutsaison an wievielen Brutnestern beteiligt waren.
Der Bruterfolg (ausgedrückt in der Zahl flügger Jungen pro Altvogel) für die einzelnen Kategorien ("kein Brutnest", "ein Brutnest", "mehrere Brutnester") ist in Tab. 14 dargestellt.

Tab. 12: Nesterzahl farbberingter ♂ in den Probeflächen pro Brutsaison.

Oberes Maintal 1980 - 1985 n = 47 ♂				Illmitz 1986 und 1987 n = 101 ♂
8♂	nur ein Henkelkorb			30♂
4♂	> 1 Henkelkorb, kein Brutnest			10♂
10♂	mit Erfolg	1 Brutnest	mit Erfolg	24♂
13♂	ohne Erfolg		ohne Erfolg	19♂
2♂	2 mit Erfolg	2 Brutnester	2 mit Erfolg	2♂
-	1 mit Erfolg		1 mit Erfolg	2♂
2♂	0 mit Erfolg		0 mit Erfolg	3♂
-	3 mit Erfolg	3 Brutnester	3 mit Erfolg	1♂
3♂	2 mit Erfolg		2 mit Erfolg	2♂
3♂	1 mit Erfolg		1 mit Erfolg	6♂
-	0 mit Erfolg		0 mit Erfolg	1♂
1♂	2 mit Erfolg	4 Brutnester	2 mit Erfolg	1♂
1♂	0 mit Erfolg		0 mit Erfolg	-

Tab. 13: Nesterzahl farbberingter ♀ in den Probeflächen pro Brutsaison.

Oberes Maintal 1980 - 1985 n = 25 ♀				Illmitz 1986 und 1987 n = 36 ♀
12♀	mit Erfolg	1 Brutnest	mit Erfolg	23♀
10♀	ohne Erfolg		ohne Erfolg	8♀
-	2 mit Erfolg		2 mit Erfolg	2♀
1♀	1 mit Erfolg	2 Brutnester	1 mit Erfolg	2♀
2♀	0 mit Erfolg		0 mit Erfolg	-
-	2 mit Erfolg	3 Brutnester	2 mit Erfolg	1♀

Tab. 14: Durchschnittlicher Bruterfolg (flügge Junge).

a) Männchen

Oberes Maintal		Illmitz
0	♂ ohne Brutnest	0
1,5	♂ mit 1 Brutnest	2,3
5,0	♂ mit > 1 Brutnest	4,8

b) Weibchen

Oberes Maintal		Illmitz
2,7	♀ mit 1 Brutnest	3,5
0,3	♀ mit > 1 Brutnest	4,8

Da nur drei (Oberes Maintal) bzw. fünf (Illmitz) ♀ mit mehreren Brutnestern pro Saison festgestellt wurden, sind die entsprechenden Reproduktionsraten nur schwer zu interpretieren. Auf jeden Fall scheint polyandrisches Verhalten nicht automatisch mit einer deutlichen Steigerung der Reproduktionsrate verbunden zu sein. Hingegen gibt es bei den ♂ deutliche Unterschiede hinsichtlich des Fortpflanzungserfolgs

zwischen den einzelnen Kategorien. Während die ♂ ohne Brutnest naturgemäß keinen Nachwuchs haben, ist der von polygamen ♂ deutlich größer als der von ♂ mit nur einem Brutnest.

4.5. WELCHE VÖGEL SIND POLYGAM?

4.5.1 Männchen

A l t e r u n d P o l y g y n i e

Gefiederkennzeichen, nach denen vorjährige (also ein Jahr alte) und ältere (zwei und mehr Jahre alte) Vögel unterschieden werden können, sind bisher nicht bekannt. Zur Altersbestimmung konnten deshalb nur Ringfunde herangezogen werden, bei denen das Alter der Vögel zum Zeitpunkt der Beringung bekannt war. Immerhin lassen sich so 16 ♂ in zwei Kategorien (einjährige, mehr als einjährige) einordnen (siehe Tab. 15). Wenn der Unterschied in der Zahl der Brutnester und im Bruterfolg auch nicht statistisch abzusichern ist, so deutet sich doch zumindest ein höhere Polygamiebereitschaft und eine größere Nachkommenzahl bei älteren ♂ an (Tab. 16), dies ist auch vom Trauerschnäpper (ALATALO et al. 1984) und vom Indigofink *Passerina cyanea* (CAREY & NOLAN 1979) bekannt.

Tab. 15: Anzahl der ♂ pro Altersklasse, soweit das Alter sicher bekannt war.

	1 Jahr alt	> 1 Jahr alt
Illmitz	1	4
Oberes Maintal	6	5

Tab. 16: Zahl der Brutnester und Bruterfolg bei unterschiedlich alten ♂.

Alter	Anzahl Brutnester	Anzahl flügger Junge
1 Jahr	1,57	1,7
> 1 Jahr	2,33	3,6

U - Test n.s.

G r ö ß e u n d P o l y g y n i e

Zieht man als Maß für die Größe eines Vogels seine Flügellänge heran, so ergibt sich, daß polygame Vögel signifikant ($p<0,001$) größer sind als die übrigen (Abb. 34).

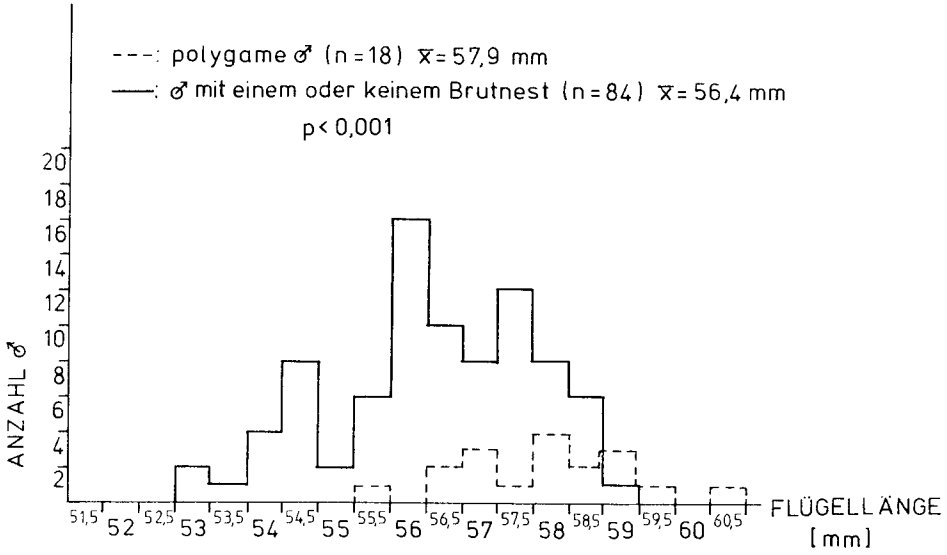


Abb. 34: Vergleich der Flügellänge von polygamen Beutelmeisen-♂ und übrigen ♂.

G e f i e d e r m e r k m a l e

Anhand der Photos wurden die Brutvögel des Jahres 1987 nach Gefiedermerkmalen im Kopf- und Nackenbereich klassifiziert:

Maske:	"groß"	oder	"klein"
Maskenfarbe:	"sattschwarz"	oder	"mattschwarz"
Rückengefieder:	"lebhaft"	oder	"matt"
Nackenpartie:	"hellgrau"	oder	"dunkelgrau"

Von 11 polygamen ♂ hatten 10 die Gefiederkombination groß/sattschwarz/lebhaft/hellgrau; lediglich ein Vogel hatte einen dunklgrauen Nacken. Von 11 ♂ mit einem Brutnest wiesen 7 die Kombination groß/sattschwarz/lebhaft/hellgrau auf; zwei waren groß/sattschwarz/lebhaft/dunkelgrau und eines klein/mattschwarz/matt/dunkelgrau. Bei den ♂, bei denen kein Brutnest nachgewiesen wurde (Angabe hat Minimalcharakter, s. Pkt. 4.3) wiesen 9 Vögel die Kombination groß/sattschwarz/lebhaft/hellgrau und lediglich ein einziges ♂ die Kombination groß/sattschwarz/lebhaft/dunkelgrau auf.

Exakte planimetrische Aussagen zur Maskengröße sind nicht möglich, da die Vögel zwar immer in derselben Position fotografiert wurden, hierbei naturgemäß aber ihren Kopf nicht alle gleich hielten, so daß eine derartige Auswertung aufgrund der Fotos nicht möglich ist.

Generell sind ♂ mit kleiner Maskenausdehnung sehr selten, eher

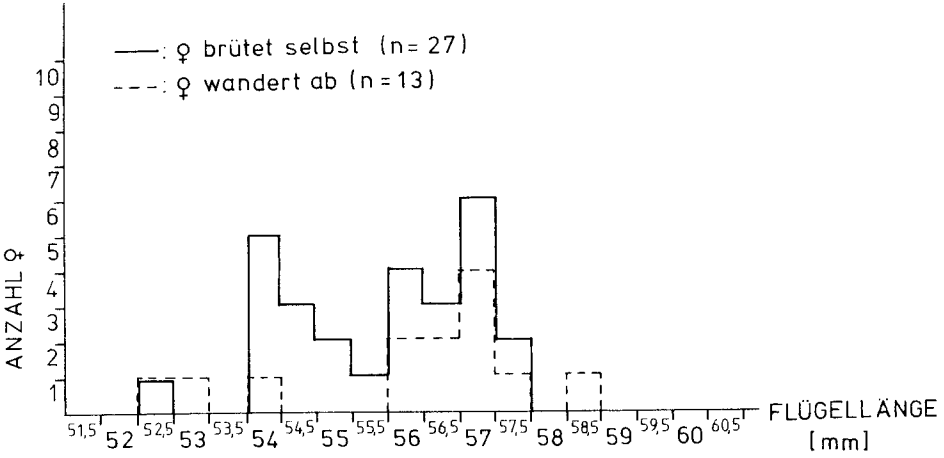


Abb. 35: Vergleich der Flügellänge von ♀, die ihre Brut selbst betreuten, und abwandernden ♀.

Auch Unterschiede im Gefieder (Körperpartien s. bei den ♂ Pkt. 4.5.1) deuten sich nicht an, auch wenn die ♀ im Gefieder insgesamt wesentlich variabler erscheinen als die ♂.
In beiden ♀-Kategorien sind sowohl Vögel mit großer als auch mit kleiner Maske vertreten; sowohl matte als auch satte (sehr selten) Maskenfarben kommen vor, während das Rückengefieder generell matt und das Nackengefieder dunkelgrau ist.

4.6 STRATEGIEN DER GESCHLECHTER

Aufgrund der unter Pkt. 4.1 bis 4.5 gewonnenen Erkenntnisse lassen sich die generalisierten Strategien formulieren, die von beiden Geschlechtern verfolgt werden, um einen möglichst guten Fortpflanzungserfolg zu erreichen:

♂: Während der gesamten Brutzeit besteht bei den ♂ generelle Bereitschaft, mehrere Nester zu bauen und möglichst viele ♀ zu haben. Zwischen den Nestern können große Distanzen liegen. Gegen Ende der Brutsaison (wenn nur noch wenig brutbereite ♀ verfügbar sind) übernehmen die ♂ unter Umständen auch selbst die Brutbetreuung.

♀: Zu Beginn der Brutsaison werden komplette Gelege von den ♀ selbst betreut. Bei rund 30% der ♀ ist aber während der Brutzeit die Bereitschaft vorhanden, das Gelege mit unvollständiger Gelegegröße nicht selbst zu betreuen, sondern abzuwandern, wohl um die Verantwortung hierfür dem ♂ zu übertragen.

Während die Polygynie-Strategie der ♂ Erfolge zeigt, ist polyandrisches Verhalten nicht unbedingt mit einer Steigerung der Reproduktionsrate verbunden. Besonders zu Beginn der Brutsaison bedeutet die Abwanderung des ♀ mit großer Sicherheit die Aufgabe des Nestes, da die ♂ in dieser Phase der

Brutperiode die Gelege in der Regel nicht selbst betreuen. Einzelne ♀ sind in der Lage, zwei aufeinanderfolgende Bruten alleine großzuziehen.

5. D I S K U S S I O N

Zumindest nach heutigem Kenntnisstand scheint das Paarungssystem der Beutelmeise einmalig innerhalb der europäischen Vogelwelt zu sein. Weder die Vermischung von Polygynie und Polyandrie, noch das ausgeprägte Wanderverhalten während der Brutzeit wurden für andere Arten bisher detailliert beschrieben.

Viele europäische Vogelarten besetzen während der Brutzeit ein Revier (Definition bei NOBLE 1939) und ziehen in diesem dann unter Umständen mehrere Bruten groß. Hierbei können verschiedene Reviertypen unterschieden werden (STEPHAN 1976). Andere Arten (z.B. der Star *Sturnus vulgaris*, aber auch die Beutelmeise) verteidigen dagegen nur ihren Neststandort.

Regelmäßige und großräumige Wanderungen von Vögeln während der Brutzeit (im Kilometerbereich, also über eventuelle Reviergrenzen weit hinausgehend) müssen bei Kleinvögeln als echte Ausnahmeerscheinung angesehen werden. Sie sind lediglich (auf indirekte Weise) in Europa von der Wachtel *Coturnix*

coturnix (GLUTZ v. BLOTZHEIM et al. 1973) sowie aus Nordamerika vom Trauerseidenschnäpper *Phainopepla nitens* (WALSBERG 1977) bekannt. Regelmäßig während der Brutzeit stattfindende Veränderungen des Reviers (Reviergröße, Vertikalwanderungen) (z.B. HAAS 1982, HINDE 1952, HUXLEY 1934, STEFANSKI 1967, STEPHAN 1976, STENGER & FALLS 1959) sowie Abwanderungen einzelner Vögel (z.B. BAIRLEIN 1978, SCHÖNFELD 1982) sind zwar häufig auch bei europäischen Singvogelarten dokumentiert, doch von ihrer Ausdehnung her nicht mit den Beutelmeisenwanderungen vergleichbar, zumal der Verbleib der abwandernden Vögel meist nicht bekannt ist.

Unklar ist, ob alle Rassen der Beutelmeise (Übersicht z.B. bei PORTENKO 1955) die Fähigkeit besitzen, derart unterschiedliche Biotoptypen wie Weichholzauen und große Schilffelder zu nutzen. So scheint *Remiz pendulinus macronyx* z.B. nur als Schilfbrüter nachgewiesen zu sein, *R. pendulinus coronatus* hingegen ausschließlich als Baumbrüter (DOLGUSCHIN et al. 1972, PORTENKO 1955). Die unterschiedlichen Lebensraumbedingungen, unter denen die Beutelmeise *R. pendulinus pendulinus* brüten kann, haben früher (FRANKE 1937, 1938) zur Vermutung geführt, daß es auch bei der Nominatform der Beutelmeise unterschiedliche "Formen" gibt, baumbrütende und schilfbrütende Vögel. Als Begründung für diese Vermutung führte FRANKE (1937, 1938) neben dem unterschiedlichen jahreszeitlichen Auftreten der Vögel am Neusiedlersee und in den Auen von Donau, March und Thaya die unterschiedlichen Nestkonstruktionen an. Daß Beutelmeisen auch in Bäumen in der Lage sind, Nester zu errichten, die vom

Konstruktionsvorgang her Schilfnestern gleichen (vgl. FRANKE 1954, 1955, ORTALI 1978), konnte bereits gezeigt werden (FRANZ & THEIß 1983). Als FRANKE in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts am Neusiedlersee Beutelmeisen beobachtete, war das Gebiet im wesentlichen baumlos (FRANKE mdl. Mitt.). Die Beutelmeisen mußten damals, wollten sie am Neusiedlersee brüten, zwangsläufig in den Schilfgürtel ausweichen. Daß Neststandorte in Bäumen allerdings bevorzugt werden, kann man daran erkennen, daß auch die Vögel, welche auf den Dämmen durch den Schilfgürtel brüten - also keine "Baumbeutelmeisen" im Sinne von FRANKE (1954, 1955) sein können - doch Bäume für die Nestanlage bevorzugen und dort dann in großer Dichte auftreten. Eine detaillierte Untersuchung der anderen Beutelmeisenrassen auf ihre Biotopansprüche hin wäre sicherlich wünschenswert.

Die Zahl der beobachteten Brutzeitwanderungen und ihre Ausdehnung lassen den Schluß zu, daß die Verlagerungen ganzer Beutelmeisenpopulationen von Auwaldbereichen zu Schilfgebieten hin kein Donau/Marchauen-Neusiedlersee-spezifisches Phänomen ist, sondern daß die Einwanderung in ökologisch günstige Gebiete eine generelle Erscheinung darstellt. So scheinen Beutelmeisen in Oberitalien verstärkt erst im Hochsommer einzuwandern und zu brüten (SPINA mdl. Mitt.), aus Griechenland liegen Angaben über sehr spätes Brüten der Beutelmeise vor (MAKATSCH 1976) und auch der bisher einzige (allerdings etwas unsichere) Brutnachweis aus Zypern stammt von Vögeln, die dort erst im Juni auftauchten (FLINT & STEWART 1983). Für den

Plattensee (Ungarn) kann eine ähnliche Nestbauphänologie wie am Neusiedlersee aufgrund der Beschreibung einzelner Nestfunde (STEINFATT 1934) angenommen werden. Zwar deutet sich hier eine allgemeine Nord-Süd-Verlagerung der Beutelmeisen im Sommer an, doch sind auch Wanderungen nach Norden möglich (♀ BT 30689, Pkt. 3.3). Gesichert scheint auf jeden Fall, daß dieselben Beutelmeisen nacheinander in vollkommen verschiedenen Ökosystemen brüten. Diese Wanderungen lassen sich als Anpassung an die Variabilität ökologischer Verhältnisse in verschiedenen Gebieten deuten.

Beim Trauerseidenschnäpper brüten offenbar (direkte Nachweise fehlen) (WALSBERG 1977) dieselben Vögel in den eigentlichen Brutgebieten wie auch in den Winterquartieren. Die Vögel wandern hier also lediglich zwischen "Sommerbrutgebiet" und "Winterbrutgebiet" (=Winterquartier) hin und her; bei der Beutelmeise dagegen gibt es kein Winterbrutgebiet. So sind die Wanderungen des Trauerseidenschnäppers nicht direkt mit denen der Beutelmeise zu vergleichen.

Während v. HAARTMAN (1969) den wesentlichen Zusammenhang zwischen ökologischen Faktoren und Paarungssystem im Nestbau (Höhle / geschlossenes Nest - offenes Nest) sah, konnte MOLLER (1986) die häufige Bindung polygamer Arten an Sumpfgebiete zeigen. Für die Beutelmeise sind beide Faktoren vorhanden (geschlossenes Beutelnest und Brüten in Sumpfgebieten), die das Auftreten von Polygamie fördern. Inwiefern qualitative Unterschiede der Neststandorte und Nahrungsgebiete Polygamie zusätzlich

begünstigen, kann gegenwärtig nicht beurteilt werden, da entsprechende Untersuchungen noch fehlen. Auch wenn es in Europa mehrere insektenfressende Polygamisten gibt (z.B. Trauerschnäpper, v. HAARTMAN 1956, Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus*, LEISLER 1985, CATCHPOLE et al. 1985), so scheint global gesehen Polygamie bei frucht- und samenfressenden Vogelarten häufiger zu sein, weil bei ihnen eine Emanzipation des ♂ aufgrund der Verfügbarkeit der Nahrung eher möglich ist (LACK 1968).

Eine Erklärung des Paarungssystems der Beutelmeise mit Hilfe der bekannten Modellvorstellungen für die Entstehung von Polygamie erscheint schwierig. Das Polygynie-Schwellen-Modell (VERNER 1964, VERNER & WILLSON 1966, ORIANS 1969, Anwendungen und Diskussion z.B. bei GARSON et al. 1981, GOWATY 1981, WESOLOWSKI 1987) erklärt Polygynie aufgrund der Qualitätsunterschiede verschiedener Reviere. Das Modell bezieht sich nur auf Polygynie und ist nur bei monoterritorialen Vogelarten anwendbar, also nicht bei der Beutelmeise.

Grundsätzlich geeignet, um den Geschlechterkonflikt zu erklären und damit auch die polygyn/polyandrische Struktur des Paarungssystems darzustellen, erscheint die Spieltheorie (MAYNARD SMITH 1982, 1985, HAMMERSTEIN 1985). Mit ihrer Hilfe wäre prinzipiell eine Berechnung möglich, welches die evolutionsstabilen Strategien (ESS) (z.B. MAYNARD SMITH 1985) für die Geschlechter in Konfliktsituationen (also z.B. Gelege betreuen / abwandern) sein müßten. VEHRENCAMP & BRADBURY (1984)

haben sich mit den Möglichkeiten der Brutbetreuung bzw. -nichtbetreuung durch Altvögel und dem daraus resultierenden Geschlechterkonflikt beschäftigt. Die Verhaltensmöglichkeiten der Altvögel lassen sich in einer Vierfeldertafel darstellen (vgl. ähnliche Darstellung in Tab. 7). Zusätzlich müssen die Wahrscheinlichkeiten neuer Verpaarungen, die Aufwendungen für die Produktion der Eier, die Gelegegröße und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Brut berücksichtigt werden. Hieraus wäre dann eine Berechnung der unterschiedlichen zu erwartenden Verhaltenshäufigkeiten im Sinne einer ESS möglich. Für derartige Berechnungen und damit eine Darstellung der ESS ist eine Betrachtung der Beutelmeisenindividuen durch die ganze Brutsaison erforderlich (TRILLMICH mdl. Mitt.). Deshalb scheiden solche Berechnungen bei der Beutelmeise bisher aus, da in den untersuchten Populationen die Individuen jeweils nur über einen Teil der Brutsaison verfolgt werden konnten.

Ich will deshalb versuchen, Fitness-Gewinne (flügge Jungvögel) für die verschiedenen Brutpflege-Kategorien (s. Tab. 9) allgemein zu erläutern. Außer acht gelassen werden hier sämtliche notwendigen elterlichen Leistungen und Paarungsleistungen (z.B. Nestbautätigkeit, die eigentliche Brutbetreuung etc.; KREBS & DAVIES 1984), wobei klar ist, daß der die Brut beteuende Altvogel nach der Eiablage alleine in die Brut investiert und der andere keinen Beitrag mehr leistet. WITTENBERGER (1976) führt an, daß die Produktion großer Keimzellen für das ♀ eine sehr bedeutende und energieaufwendige

Investition darstellt. Ohne genauere Untersuchungen kann aber nicht sicher angegeben werden, welcher Partner bei der Beutelmeise mehr in die Brut investiert; hierzu wäre eine Berechnung des Energieaufwandes für Nestbau, Nestverteidigung und Gelegeproduktion erforderlich. Derartige Berechnungen sind aus meinem Datenmaterial nicht möglich, da keine genauen Aktivitätsprotokolle einzelner Vögel angefertigt wurden. Beim Schneckenmilan *Rostrhamus sociabilis* fand BEISSINGER (1987), daß das ♂ mehr Energie für die Brut aufwendet als das ♀; diese Ergebnisse sind jedoch nicht auf die Beutelmeise übertragbar (s. unten).

Im Folgenden stelle ich beim ♀ jeweils die Investition für die Produktion des Vollgeleges den erzielbaren Fitnessgewinnen gegenüber, zu Investitionen beim ♂ können keine detaillierten Aussagen gemacht werden. Aufgrund des beobachteten Kalender-Effektes (s. Pkt. 4.2) reduziert sich die Gelegegröße für Vollgelege (in Illmitz) von durchschnittlich 6,1 Eiern pro Nest zu Beginn der Brutzeit (18. Pentade, Ende März) auf 3,9 Eier am Ende (42. Pentade, Ende Juli). Generell werden also jahreszeitlich späte Gelege kleiner ausfallen als frühe. Damit kommt dem bei vielen Vogelarten beobachteten Kalender-Effekt der Gelegegröße (sehr ausgeprägt z.B. bei der Kohlmeise *Parus major* (KLUYVER 1951); Übersicht bei KLOMP 1970) bei einer Erklärung des Paarungssystems der Beutelmeise eine wichtige Rolle zu: Die großen Gelege zu Beginn der Brutsaison (für die ♀ mit großen Investitionen verbunden) ermöglichen hier

Fitnessgewinne, die später im Jahr nur noch durch mehrere erfolgreiche Bruten zu erzielen sind.

Bei der Beurteilung der Situation für die einzelnen Geschlechter muß zusätzlich berücksichtigt werden, daß die Wahrscheinlichkeit für Neuverpaarungen im Verlauf der Brutsaison nicht konstant ist und in manchen Gebieten bereits Anfang Juni nahezu überhaupt keine potentiellen Partner mehr zur Verfügung stehen.

- ♀ brütet und betreut die Brut, ♂ wandert ab

Situation für ♀: Das ♀ erzielt im Verhältnis zur Investition (Produktion des Vollgeleges) die maximal mögliche Fitness, falls die Brut erfolgreich ist.

Situation für ♂: Für das ♂ ist dies die Optimalkonstellation; es hat durch Abwanderung und Neuverpaarung die Möglichkeit, einen großen Fitnessgewinn gegenüber einer einmaligen Verpaarung zu erzielen.

- ♂ brütet und betreut die Brut, ♀ wandert ab

Situation für ♀: Diese Konstellation stellt die Idealsituation für das ♀ dar (falls die Brut erfolgreich ist), bringt aber gleichzeitig hohe Investitionen (Produktion zweier Gelege) mit sich. Bei guter körperlicher Verfassung hat das ♀ aber hier die Möglichkeit, seine Fitness entscheidend zu erhöhen.

Situation für ♂: Das ♂ erzielt durch die eigene Betreuung der Brut eine gewisse Fitness, welche aber deutlich unter

derjenigen liegt, die es erzielen würde, wenn das ♀ die Brut erfolgreich betreuen und das ♂ selbst ein neues ♀ finden würde und eine weitere erfolgreiche Brut hätte.

- ♀ und ♂ wandern ab

Situation für ♀: Für das ♀ stellt diese Konstellation eine äußerst ungünstige Situation dar, da große Investitionen (Gelegeproduktion) mit keinem Fitnessgewinn verbunden sind. Beim ♀ reduziert sich aufgrund des Kalendereffekts die Eizahl für das Zweitgelege, damit kann es nach der Gelegeaufgabe mit nachfolgenden Bruten keinen der Erstbrut adäquaten Fitnessgewinn mehr erzielen, außer es verließe das Nest mit einem unvollständigem Gelege.

Situation für ♂: Das ♂ erzielt zwar keinen Fitnessgewinn, hat aber im Vergleich zum ♀ möglicherweise auch nicht viel in die Brut investiert. Auch beim ♂ wird aber die Fitness aus der neuen Verpaarung geringer sein als die Fitness, die aufgrund des ersten Geleges zu erzielen gewesen wäre.

Durch diese allgemeinen Darstellungen, basierend auf der Spieltheorie, läßt sich nun doch Licht in das Paarungssystem der Beutelmeise bringen:

Strategie ♀: Zu Beginn der Brutsaison, wenn große Gelege gezeitigt werden, sollten die ♀ ihre Bruten selbst betreuen, weil die potentiellen Investitionsverluste bei Totalaufgaben

des Geleges sehr groß wären. Hat ein ♀ aber doch die "Absicht", durch polyandrisches Verhalten eine Fitness-Steigerung zu erzielen (sofern weitere potentielle Partner zur Verfügung stehen), dann sollte es ein möglichst kleines (unvollständiges) Gelege zurücklassen, um die möglichen Investitionsverluste zu minimieren.
Dieses theoretisch zu erwartende Verhalten wurde von mir tatsächlich nachgewiesen (s. Pkt. 4.6).

Strategie ♂: Dadurch, daß die ♀ Vollgelege zu Beginn der Brutsaison selbst bebrüten sollten, haben die ♂ erhebliche Chancen, Fitnessgewinne zu erzielen, indem sie abwandern und weitere Verpaarungen anstreben. Die Bebrütung von Gelegen zu Beginn der Brutsaison erscheint nicht sinnvoll, da die Aussichten auf Fitnessgewinne recht gut sind (sofern weitere potentielle Partner zur Verfügung stehen). Gegen Ende der Brutsaison, wenn die Gelegegröße abnimmt und damit Fitnessgewinne nur noch in kleinerem Umfang zu erzielen sind, kann es für die ♂ aber durchaus sinnvoll werden, Bruten selbst zu betreuen, besonders wenn keine brutbereiten ♀ mehr zur Verfügung stehen.
Dieses theoretisch zu erwartende Verhalten wurde von mir tatsächlich nachgewiesen (s. Pkt. 4.6).

Gesamtbetrachtung: Aufgrund der erheblichen Investitionen, die das ♀ für ein Gelege aufwendet, sollte das ♀ in der Regel auch

bemüht sein, das Gelege erfolgreich aufzuziehen. Nur relativ wenige ♀ haben die Gelegenheit durch Polyandrie Fitnessgewinne zu erzielen, da die meisten vom ♀ verlassenen Gelege unbebrütet bleiben.

Insgesamt gesehen haben somit bei der Beutelmeise die ♂ den Kampf der Geschlechter gewonnen. Kein ♀ kann es sich wohl bei der kurzen Lebenserwartung (s. Pkt. 3.2) leisten, in einer Saison nur Eier zu legen und ansonsten darauf zu spekulieren, daß das ♂ die Brut betreuen wird. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein ♀ überhaupt nur eine einzige Brutsaison erlebt, ist recht hoch, und ein nicht brütendes ♀ bliebe dann in seinem Leben möglicherweise völlig ohne Nachkommen. Die ungleichen biologische Voraussetzungen (WICKLER & SEIBT 1983) ermöglichen so den ♂ einen relativ problemlosen Einstieg in die Polygamie, während für die ♀ stattdessen bei polyandrischem Verhalten erhebliche Investitionsverluste in der Regel unausweichlich bleiben.

Die Spieltheorie vermag also - auch wenn keine exakten Berechnungen möglich sind - das Verhalten der Vögel gut vorauszusagen und mit dem tatsächlich beobachteten Verhalten auf einen Nenner zu bringen.

Die "Sexy Son Hypothese" (WATERHEAD & ROBERTSON 1979, 1981, HEISLER 1981) kann, obwohl gelegentlich als "unschlüssig" bezeichnet (WITTENBERGER 1981), offensichtlich auch zur Erklärung der Polygamie herangezogen werden. Während die Brutbetreuung und der daraus resultierende Geschlechterkonflikt mit Hilfe der

Spieltheorie interpretiert werden kann, könnte die Verpaarung von ♀ mit bestimmten ♂ durchaus im Sinne der "Sexy Son Hypothese" erfolgen. Zwar zeigen Beutelmeisen-♀ aggressives Verhalten gegenüber anderen ♀, wenn diese sich dem Nest und dem eigenen ♂ nähern (eigene Beobachtungen, vgl. für andere Arten z.B. YASUKAWA & SEARCY 1982), doch wird es auch den Erst-♀ durch das Abwandern der ♂ meistens unmöglich gemacht, weitere Verpaarungen festzustellen bzw. zu verhindern. Umgekehrt kann auch das ♀ bei der Verpaarung mit einem ♂ nur selten feststellen, welchen "Verpaarungsstatus" das ♂ in der Brutsaison bereits hat. In den wenigen Fällen, wo diese Möglichkeit aber besteht und das ♀ trotzdem das verpaarte ♂ wählt, könnte entweder das Polygynieschranken-Modell (siehe oben) oder aber die "Sexy Son Hypothese" zur Erklärung herangezogen werden. Diese Hypothese besagt, daß ♂-Qualitäten nicht unbedingt mit Revierqualitäten korrelieren müssen. ♀ sollten nach dieser Hypothese bemüht sein, besondere ♂-Qualitäten über ihren Nachwuchs an die nächste Generation weiterzugeben in der Hoffnung, daß die hierbei entstehenden attraktiven Söhne ("Sexy Sons") für eine erfolgreiche Weitergabe auch der weiblichen Gene sorgen. Um dies zu erreichen, sollten die ♀ geringere Bruterfolge mit bereits verpaarten ♂ auch in suboptimalen Revieren in Kauf nehmen (WATERHEAD & ROBERTSON 1979).

Da die Beutelmeisen keine echten Reviere, sondern nur den eigentlichen Nestbereich verteidigen (siehe z.B. FRANZ & THEIß

1983) und somit keine besonderen Revierqualitäten festgestellt werden können (auch wenn bestimmte Qualitäten wie z.B. gute Neststandorte sicher vorhanden sind), ist eine Entscheidung nicht möglich, ob das Polygynieschrankenmodell oder die Sexy Son Hypothese die bessere Erklärung bietet. Zudem besteht die Möglichkeit, daß reine "♂-Merkmale" (z.B. Flügellänge, Gewicht, Gefiederfärbung) unmittelbar mit den Qualitätsmerkmalen des Reviers (oder auch des Neststandortes) korreliert sein können (z.B. CATCHPOLE et al. 1985 für den Drosselrohrsänger). Daß große Beutelmeisen-♂ häufiger polygam sind als kleinere, läßt eine Auswahl seitens der ♀ im Sinne dieser Theorien als wahrscheinlich erscheinen.

Daß sowohl ♂ als auch ♀ in der Lage sind, ihren Partner und ihre Brut/Jungen zu verlassen, scheint bei Vögeln bisher nur für den nordamerikanischen Schneckenmilan beschrieben zu sein (BEISSINGER 1986). Ich will deshalb das Verhalten und die Rahmenbedingungen, die beim Schneckenmilan zum Verlassen der Brut führen, dem der Beutelmeise gegenüberstellen und die sich hieraus ergebenden offenen Fragen anreißen (alle Informationen zum Schneckenmilan nach BEISSINGER 1986, 1987 und BEISSINGER & SNYDER 1987):

1. Gelegegröße und Investitionen

Der Schneckenmilan produziert kleine Gelege (1 - 3 Eier), ein Kalender-Effekt wie bei der Beutelmeise ist nicht bekannt. Die geringe Gelegegröße wird als Voraussetzung dafür angesehen, daß das ♀ sehr schnell ein zweites bzw. ein Ersatzgelege

produzieren kann. Über die ganze Brutzeit hinweg investiert das ♂ mehr Energie in die Brut als das ♀, weil das ♂ die Hauptaufgaben des Nestbaus, der Revierverteidigung und der Nahrungssuche übernimmt, während sich das ♀ füttern läßt und oftmals lange Zeit inaktiv ist. Ob es zur Eiablage kommt und wie groß das Gelege ausfällt, scheint davon abzuhängen, wieviel Nahrung das ♂ dem ♀ bringen kann. Insgesamt ist der Energieaufwand des ♂ rund doppelt so groß wie der des ♀. Energetische Berechnungen wie beim Schneckenmilan sind bei der Beutelmeise bisher nicht möglich. Wünschenswert wäre deshalb, genaue Aktivitätsprotokolle der Vögel an Beutelmeisennestern (vom ersten Bautag an!) zu erstellen, um die energetischen Investitionen geschlechtsspezifisch quantitativ erarbeiten zu können. Balzfütterungen wurden bei der Beutelmeise meines Wissens noch nie beobachtet. Eine Inaktivität des ♀ während der Nestbauphase (analog zum Schneckenmilan) habe ich zwar gelegentlich festgestellt, quantifizierbare Aussagen sind jedoch nicht möglich. Das ♀ beteiligt sich zwar immer am Nestbau, doch sollten die möglicherweise doch (zumindest phasenweise) vorhandenen Unterschiede einer genaueren Beobachtung unterzogen werden. Der große Aktionsradius der Beutelmeisen dürfte eine derartige Untersuchung erschweren, ebenso dürfte eine nahezu exakte Messung der verfügbaren und aufgenommenen Nahrungsmenge (wie beim Schneckenmilan) nur schwer möglich sein. Da bisher bei der Beutelmeise keine derart gravierenden Aktivitätsunterschiede wie beim Schneckenmilan

festgestellt wurden, kann m. E. vermutet werden, daß das ♀ der Beutelmeise aufgrund der Gelegeproduktion mehr in die Brut investiert als das ♂ (s. oben). Genauere Untersuchungen hierzu erscheinen jedoch wünschenswert, besonders vor dem Hintergrund, daß TRIVERS (1972) Theorie, wonach derjenige Partner, der weniger in die Brut investiert hat, am ehesten abwandern sollte, heute nicht mehr unwidersprochen ist (DAWKINS & CARLISLE 1976, BOUCHER 1977).

2. Umweltfaktoren und Zeitpunkt der Abwanderung

Beim Schneckenmilan bestimmt offensichtlich das Nahrungsangebot, ob einer der Altvögel abwandert oder nicht. Da bei der Beutelmeise eine Brutbetreuung durch beide Altvögel zusammen nicht stattfindet, scheinen hier andere Mechanismen für die Abwanderung verantwortlich zu sein, und/oder das Nahrungsangebot in den bisher untersuchten Populationen liegt generell über einer kritischen Schwelle, unter der die Partner zusammen bleiben würden. Schneckenmilane betreuen auch regelmäßig gemeinsam die Brut, bis die Jungen durchschnittlich ca. 4 Wochen alt sind, erst dann wandert einer der Altvögel ab. Die Abwanderung zu diesem Zeitpunkt scheint beim Schneckenmilan mit keinen Brutverlusten verbunden zu sein.

Der Schneckenmilan weist sehr unstabile Populationen mit sehr hohen Nesttotalverusten auf. Die Wahrscheinlichkeit für einen abwandernden Altvogel, aus einer neuen Brut Fitnessgewinne zu erzielen, ist deshalb gering. Es wird vermutet, daß deshalb die Abwanderung erst dann stattfindet, wenn der erfolgreiche

Verlauf der ersten Brut gesichert erscheint. Das Abwandern wird somit als Antwort auf sich verändernde Umweltverhältnisse angesehen. Die Abwanderung bei der Beutelmeise, verbunden mit den großräumigen Wanderungen während der Brutperiode, läßt eine ähnliche Interpretation zu, wobei der verlassene und die Brut betreuende Altvogel bei ungünstigen Witterungsbedingungen nicht in der Lage ist, die Brut alleine großzuziehen.

Beim Schneckenmilan ist noch unklar, ob nicht vereinzelt doch beide Altvögel abwandern und die Brut verloren geht, da gelegentlich Nester mit Eiern und einmal mit einem Jungvogel aufgegeben wurden. Die Gründe hierfür müssen jedoch nicht unbedingt das Abwandern beider Altvögel gewesen sein.

Beide Arten weisen sehr lange Brutperioden auf (beim Schneckenmilan bis zu 10 Monate), was aufgrund der gegebenen Umweltfaktoren die Aufzucht mehrerer Bruten hintereinander ermöglicht. Schneckenmilane können in dieser Zeit zwei (eventuell drei) Bruten haben, Beutelmeisen in ihrer fünf Monate dauernden Brutperiode sogar noch mehr. Angaben, ob Schneckenmilane (wie Beutelmeisen) nacheinander verschiedene Ökosysteme zum Brüten aufsuchen, gibt es bisher offensichtlich nicht.

3. Haben abwandernde Altvögel Vorteile?

Während bei der Beutelmeise erwiesenermaßen abwandernde ♂ Fitnessgewinne gegenüber den übrigen erzielen, fehlen beim Schneckenmilan exakte Nachweise hierfür. Allerdings wird vermutet, daß der abwandernde Altvogel trotz nur geringer

Wahrscheinlichkeit für eine weitere erfolgreiche Brut gegenüber dem verbleibenden Fitnessgewinne erzielen kann. Während das dann gleichermaßen für beide Geschlechter gilt, scheint dies bei der Beutelmeise nicht so zu sein. Eine abgesicherte Beurteilung der Situation für abwandernde Beutelmeisen-♀ bedarf jedoch eines noch größeren Stichprobenumfanges.

4. Wer wandert ab?

Während beim Schneckenmilan beide Geschlechter mit etwa gleicher Häufigkeit abwandern, überwiegt bei der Beutelmeise das Abwandern der ♂. Genauere Untersuchungen darüber, ob es bestimmte Verhaltensweisen bei der Beutelmeise gibt, die das Abwandern eines Altvogels ankündigen bzw. was genau zum Zeitpunkt der Abwanderung an den Nestern passiert, sind sicherlich wünschenswert. Geeignet, um hier Ergebnisse zu erzielen, erscheinen mir Beobachtungen in großen Volieren. Beutelmeisen können relativ einfach gehalten werden und brüten auch in Gefangenschaft (LÖHRL mdl. Mitt.). Ab dem Zeitpunkt des Nestbaubeginns könnte dann die Voliere geöffnet werden, so daß jeder der Partner die Möglichkeit hätte, abzuwandern. Die Schwierigkeit bestünde darin, daß keine freie Partnerwahl wie in der Natur stattfinden könnte, sondern daß man nur Paare untersuchen könnte, die sich eventuell nur mangels anderer Partner zum gemeinsamen Nestbau entschlossen haben. Der Vorteil gegenüber Freilandbeobachtungen wäre, daß man besser die Möglichkeit hat, den Nestbau wirklich vom ersten Tag an zu verfolgen.

Beutelmeisen mittels Telemetrie eine ganze Brutsaison hindurch lückenlos zu verfolgen, wäre wohl die ideale Methode, um exakte weiterführende Aussagen zum Fortpflanzungsverhalten der Art machen zu können. Die Entwicklung geeigneter Sender würde hier das Tor zur Beantwortung manch offener Frage sicherlich weit aufstoßen.

6. L I T E R A T U R

ALATALO, R.V., A. CARLSON, A. LUNDBERG & S. ULFSTRAND (1981): The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Am. Nat. 117: 738 - 753.

ALATALO, R.V., A. LUNDBERG & STAHLBRANDT (1982): Why do Pied Flycatcher females mate with already-mated males? Anim. Behav. 30: 585 - 593.

ALATALO, R.V., A. LUNDBERG & STAHLBRANDT (1984): Female mate choice in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 253 - 261.

ALTMANN, St. A., S.S. WAGNER & S. LIVINGTON (1977): Two Models for the Evolution of Polygyny. Behav. Ecol. Sociobiol. 2: 397 - 410.

ARMSTRONG, E.A. (1955): The Wren. Collins, London.

BAIRLEIN, F. (1978): Über die Biologie einer südwestdeutschen Population der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). J. Orn. 119: 14 - 51.

BANDORF, H. & H. LAUBENDER (1982): Die Vogelwelt zwischen Steigerwald und Rhön. Bd. 2. Schriftenreihe des Landesbunds für Vogelschutz in Bayern. Münnerstadt und Schweinfurt.

BARBACSY, Z. (1975): Adatok a függöcinege (*Remiz pendulinus*) ökólogiájához a Rába Arterében. Aquila 82: 195 - 199.

BARNICKEL, W., P. BECK u.a. (1978): Die Vogelwelt des Coburger Landes III. Jb. Coburger Ld. Stiftung 23: 165 - 230.

BAUER, K., B. HUFNAGEL & Th. SAMWALD (1961): Vom Zug der Beutelmeise *Remiz pendulinus*. Vogelwarte 21: 122 - 128.

BEISSINGER, S.R. (1986): Demography, environmental uncertainty, and the evolution of mate desertion in the Snail Kite. Ecology 67: 1445 - 1459.

BEISSINGER, S.R. (1987): Anisogamy overcome: Female strategies in Snail Kites. Am. Nat. 129: 486 - 500.

BEISSINGER, S.R. & N.F.R. SNYDER (1987): Mate desertion in the snail kite. Anm. Behav. 35: 477 - 487.

BEITZ, W. (1969): Die Ausbreitung der Beutelmeise in Mecklenburg. Falke 16: 264 - 267.

BEITZ, W. (1983): Beobachtungen an Nistplätzen der Beutelmeise *Remiz pendulinus* im Raum Neubrandenburg. Beitr. Vogelk. 29: 279 - 292.

BELUSOV, E.M. (1983): Ein Fanggerät zum Fang von Beutelmeisen. In: Migracii ptic v Azii. Vyp. 8: 215 - 216. Alma-Ata. (Übersetzung aus dem Russischen).

BÖCK, F. (1979): Birds of Neusiedlersee. In: LÖFFLER, H. (ed.): Neusiedlersee: The limnology of a shallow lake in central Europe, pp 439 - 479. Monographiae Biologicae. The Hague, Boston, London.

BÖHME, F. (1966): Die Beutelmeise, *Remiz pendulinus* (L.), in der Elbniederung bei Wittenberg Lutherstadt. Beitr. Vogelk. 11: 302 - 312.

BOUCHER, D.H. (1977): On wasting parental investment. Am Nat. 111: 786 - 788.

BURCKHARDT, D. (1948): Zur Brutbiologie der Beutelmeise *Remiz pendulinus*. Orn. Beob. 45: 7 - 31.

CAREY, M. & V. NOLAN JR. (1979): Population dynamics of Indigo Buntings and the Evolution of Avian Polygyny. Evolution 33: 1180 - 1192.

CATCHPOLE, C., B. LEISLER & H. WINKLER (1985): Polygyny in the great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 285 - 291.

CODY, M.L. (1971): Ecological aspects of reproduktion. In: D.S. FARNER & J.R. KING (eds.): Avian Biology I: 461 - 512. Academic Press, New York & London.

CREUTZ, G. (1965): Die Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) in der Oberlausitz. Abh. u. Ber. Museum Görlitz 40: 1 - 18.

CROHERT, H. & A. SVENSSON (1973): Iattagelser fran en häckning av pungmes *Remiz pendulinus* i Sverige. Var Fagelvärld 32: 111 - 114.

CROOK, J.H. (1964): The evolution of social organisation and visual communication in the weaver bird (Ploceinae). Behav. Suppl. 10: 1 - 178.

DANILOWITSCH, A.P. (1933): Zur Brutbiologie der Beutelmeise. Beitr. Fortpfl.Biol. Vögel 9: 201 - 202.

DAWKINS, R. & T.R. CARLISLE (1976): Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature 262: 131 - 132.

DIEN, J. (1966): Das Vorkommen der Beutelmeise, *Remiz pendulinus*, im Hamburger Raum. Corax 1: 145 - 148.

DOLGUSCHIN, I.A., M.N. KORELOW, M.A. KUSMINA et al. (1972): Ptizy Kasachstana. Akad. Nauk. Kasach. SSR, Alma-Ata.

EMLEN, S.T. & L.W. ORING (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215 - 223.

ERLEMANN, P. (1984): Beobachtungen an Beutelmeisen (*Remiz pendulinus*) bei Mörbisch am Neusiedlersee, Burgenland. Orn. Mitt. 36: 297 - 300.

FERGUSON - LEES, J. & I. WILLIS (1987): Vögel Mitteleuropas. BLV - Verlag München.

FLADE, M., D. FRANZ & A. HELBIG (1986): Die Ausbreitung der Beutelmeise *Remiz pendulinus* an ihrer nordwestlichen Verbreitungsgrenze bis 1985. J. Orn. 127: 261 - 287.

FLADE, M. & G. LATZEL (1976): Brutnachweise der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) bei Wolfsburg. Vogelk. Ber. Nieders. 8: 76 - 80.

FLINT, P.R. & P.F. STEWART (1983): The Birds of Cyprus. Brit. Orn. Union, London.

FORD, N.L. (1983): Variation in mate fidelity in monogamous birds. Current Orn. 1: 329 - 356. Plenum Press, New York.

FRANKE, H. (1937): Aus dem Leben der Beutelmeise. Beitr. FortpflBiol. Vögel 13: 85 - 94.

FRANKE, H. (1938a): Vom Nestbau der Beutelmeise. Photographie und Fortschritt 8: 233 - 241.

FRANKE, H. (1938b): Zi-i-h - die Beutelmeise. Franz Deuticke Verlag, Wien und Leipzig.

FRANKE, H. (1954) Die Beutelmeisen am Neusiedler See. Orn. Mitt. 6: 159 - 161.

FRANKE, H. (1955): Die Beutelmeisen am Neusiedler See. Orn. Mitt. 7: 101 - 104.

FRANZ, D. (1983): Brutbiologie und Revierstruktur einer oberfränkischen Population des Sumpfrohrsängers *Acrocephalus palustris*. Staatsexamensarbeit, Univ. Würzburg.

FRANZ, D. (1987): Besonderheiten der Brutbiologie der Neusiedlersee - Population der Beutelmeise *Remiz pendulinus*. Ber. biol. Forsch. Inst. Burgenland 63: 103 - 108.

FRANZ, D. (1988a): Das Paarungssystem der Beutelmeise *Remiz pendulinus* - ein Kampf der Geschlechter. J. Orn. 129: 107 - 111.

FRANZ, D. (1988b): Eine Kronenbeutelmeise *Remiz pendulinus coronatus* am Neusiedlersee. Limicola 2: 147 - 152.

FRANZ, D. (1988c): Wanderungen der Beutelmeise *Remiz pendulinus* während der Brutperiode - Ausdehnung, Häufigkeit und ökologische Bedeutung. Vogelwelt 109: 188 - 206.

FRANZ, D. & N. THEIß (1983): Brutbiologie und Bestandsentwicklung einer farbberingten Population der Beutelmeise *Remiz pendulinus*. Verh. orn. Ges. Bayern 23: 393 - 442.

FRANZ, D. & N. THEIß (1985): Herkunft und Verbleib der nordbayerischen Beutelmeisen *Remiz pendulinus*. Anz. orn. Ges. Bayern 24: 67 - 74.

FRANZ, D. & N. THEIß (1987a): Lebensraumanalyse und Bestandsentwicklung des Weißsternigen Blaukehlchens *Luscinia svecica cyanecula* im Oberen Maintal von 1971 - 1986. Anz. Orn. Ges. Bayern 26: 181 - 197.

FRANZ, D. & N. THEIß (1987b): Herkunft und Verbleib der nordbayerischen Beutelmeisen *Remiz pendulinus* - Ergänzungsbericht. Anz. orn. Ges. Bayern 26: 115 - 128.

FRANZ, D., W. KORTNER & N. THEIß (1979): Invasionsartiges Auftreten der Beutelmeise *Remiz pendulinus* im Oberen Maintal und ihre Brutbiologie. Anz. orn. Ges. Bayern 18: 1 - 21.

FRANZ, D., N. THEIß & H. GRAFF (1987): Weibchen der Beutelmeise *Remiz pendulinus* brütet in einer Saison zweimal erfolgreich an zwei mehr als 200 km voneinander entfernten Brutplätzen. J. Orn. 128: 241 - 242.

GARSON, P.J., W.K. PLESZCZYNSKA & C.H. HOLM (1981): The polygyny threshold model: a reassessment. Can. J. Zool. 59: 902 - 910.

GLUTZ V. BLOTZHEIM, U.N., K.M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5. Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt.

GÖRANSSON, G. & J. KARLSSON (1973): Pungmesens *Remiz pendulinus* expansion i Europa och dess förekomst i Sverige. Var Fagelvärld 32: 107 - 110.

GOWATY, P.A. (1981): An Extension of the Orians-Verner-Willson modell to account for mating systems besides polygyny. Am. Nat. 118: 851 - 859.

GRAUL, W.D., S.R. DERRICKSON & D.W. MOCK (1977): The Evolution of Avian Polyandry. Am. Nat. 111: 812 - 816.

GREENLAW, J.S. (im Druck): On Mating Systems in Passerine Birds of American Marshlands. Acta 19 Congr. Intern. Orn.

HAARTMAN, L.v. (1954): Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie. Acta Zool. Fenn. 83: 1 - 96.

HAARTMAN, L.v. (1956): Territory in the Pied Flycatcher (*Muscicapa hypoleuca*). Ibis 98: 460 - 475.

HAARTMAN, L.v. (1957): Adaptation in hole-nesting birds. Evolution 11: 339 - 347.

HAARTMAN, L.v. (1969): Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds. Ornis Fenn. 46: 1 - 12.

HAAS, V. (1982): Beitrag zur Biologie und Ökologie der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris* L.). Ökol. Vögel 4: 17 - 58.

HAGEMANN, J. & F. ROST (1985): Die Beutelmeise, *Remiz pendulinus* (L.) im Raum südlich Leipzig. Abh. Ber. Nat.kd. Mus. Mauritianum Altenburg 11: 283 - 299.

HAMMERSTEIN, P. (1985): Spieltheorie und Kampfverhalten von Tieren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 78: 83 - 99.

HARRISON, C. (1975): Jungvögel, Eier und Nester aller Vögel Europas, Nordafrikas und des Mittleren Orients. Verlag Paul Parey, Hamburg.

HASSE, H. (1969): Beobachtungen an zwei beringten Männchen der Beutelmeise. Falke 16: 400 - 403.

HEINZEL, H., R. FITTER & J. PARSLOW (1983): Pareys Vogelbuch. 4. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.

HEISLER, I.L. (1981): Offspring Quality and the polygyny threshold: A new model for the "Sexy son hypothesis". Am Nat. 117: 316 - 328.

HINDE, R.A. (1952): The behaviour in the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. Behaviour Suppl. 2.

HOERNER, S. (1972): Gelege der Vögel Mitteleuropas. Neumann Verlag, Radebeul.

HUXLEY, J.S. (1934): A natural experiment on territorial instinct. Brit. Birds 27: 270 - 277.

ISENMANN, P. (1987): Zur Ausbreitung der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) in Westeuropa: Die Lage an der südwestlichen Verbreitungsgrenze. J. Orn. 128: 110 - 111.

JENNI, D.A. (1974): Evolution of Polyandry in Birds. Amer. Zool. 14: 129 - 144.

KELM, H. (1970): Beitrag zur Methode des Flügelmessens. J. Orn. 111: 482 - 494.

KLOMP, H. (1970): The determination of clutch-size in birds. A review. Ardea 58: 1 - 124.

KLUIJVER, H.N., J. LIGHTVOET, C. VAN DEN OUWELANDT & F. ZEGWAARD (1940): De levenswijze ven den winterkoning *Troglodytes tr. troglodytes* (L.). Limosa 13: 1 - 51.

KLUYVER, H.N. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Ardea 39: 1 - 135.

KOENIG, O. (1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlersee-Schilfgürtels. J. Orn. 93: 207 - 289.

KORTNER, W. (1980): Der Frühjahrsdurchzug der Beutelmeise *Remiz pendulinus* im Oberen Maintal 1979. Anz. Orn. Ges. Bayern 19: 186 - 187.

KORTNER, W. (1981a): Zum Frühjahrsdurchzug der Beutelmeise *Remiz pendulinus* am Obermain 1981. Ber. Naturf. Ges. Bamberg 56: 1-2.

KORTNER, W. (1981b): Großes Brutvorkommen der Beutelmeise *Remiz pendulinus* im Maindurchbruchstal zwischen Haßbergen und Steigerwald. Anz. orn. Ges. Bayern 20: 73 - 81.

KORTNER, W. (1982): Ergänzung zu den Brutvorkommen der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) im Maintal. Anz. Orn. Ges. Bayern 21: 104 - 106.

KORTNER, W. (1983): Nest der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) mit abnormer Zweigaufhängung. Orn. Mitt. 35: 104.

KREBS, J.R. & N.B. DAVIES (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York.

LACK, D. (1948): The significance of clutch size. III. Some interspecific comparisons. Ibis 90: 25 - 45.

LACK, D. (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.

LEISLER, B. (1979): Vielweiberei (Polygynie). Ökol. Vögel 1: 13 - 15.

LEISLER, B. (1985): Öko-etologische Vorraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängern (*Acrocephalus*). J. Orn. 126: 357 - 381.

LIPPERT, W. (1964): Über eine Zweitbrut der Beutelmeise *Remiz pendulinus* und die dabei beobachtete Nestfolge. Beitr. Vogelk. 10: 193 - 198.

LITZBARSKI, B. & H. LITZBARSKI (1966): Zum Vorkommen der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) im Zehdenicker Ziegeleigebiet. Beitr. Tierwelt der Mark 3: 137 - 152.

LÖHRL, H. (1959): Weitere Fälle von Polygynie und Adoption beim Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis*. Vogelwarte 20: 33 - 34.

MAKATSCH, W. (1965): Der Vogel und sein Nest. 4. Aufl. Ziemsen Verlag, Lutherstadt.

MAKATSCH, W. (1976): Die Eier der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2. Verlag Neumann-Neudamm, Melsungen, Berlin, Basel, Wien.

MARTENS, J. (1965): Der Einflug der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) nach Mitteleuropa im Herbst 1961. Vogelwarte 23: 12 - 19.

MARTIN, F. (1967): Brutversuch der Beutelmeise, *Remiz pendulinus* (L.), am Großen Teich bei Torgau. Beitr. Vogelk. 12: 374 - 375.

MAYNARD SMITH, J. (1982): Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press, Cambridge.

MAYNARD SMITH, J. (1985): Evolution and the Theory of Games. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 78: 77 - 82.

MERKEL, F.W. (1929): Zur Biologie von *Remiz pendulinus pendulinus* (L.) in Schlesien. Ber. Ver. Schles. Orn. 15: 90 - 103.

MERKEL, F.W. (1932): Zur Brutbiologie der Beutelmeise *Remiz pendulinus* L. in Schlesien. J. Orn. 80: 275 - 284.

MERKEL, F.W. (1935): Zur Fortpflanzungsbiologie der Beutelmeise *Remiz pendulinus* in Schlesien. Ber. Ver. Schles. Orn. 20: 1 - 9.

MOCK, D.W. (1983): On the study of avian mating systems. In: A.H. BRUSH & G.A. CLARK JR. (eds.): Perspectives in ornithology. Cambrige Univ. Press 55 - 84.

MOLLER, A.P. (1986): Mating Systems among European passerines: a review. Ibis 128: 234 - 250.

MÜLLER, J. (1968): Beutelmeisennestfunde bei Unseburg (Magdeburger Börde). Naturk. Jahresber. Mus. Heineaneum 3: 119 - 122.

MÜLLER, J. (1969): Gedanken zum Vorkommen der Beutelmeise, *Remiz pendulinus* (L.), im mitteleuropäischen Raum. Naturschutz und naturkdl. Heimatforsch. Bez. Halle und Magdeburg 6: 42 - 45.

NICE, M.M. (1957): Nesting success in altricial birds. Auk 74: 305 - 321.

NIETHAMMER, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. I. Leipzig.

NOBLE, G.K. (1939): The role of dominance in the social life of birds. The Auk 56: 263 - 273.

ÖHRSTRÖM, P. (1974): Iakttagelser vid en Häckningsplats för pungmes (*Remiz pendulinus*) i Västskane 1972 - 1973. Anser 13: 157 - 166.

ORIANS, G.H. (1969): On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am. Nat. 103: 589 - 603.

ORING, L.W. (1982): Avian mating systems. In: D.S. FARNER, J.R. KING & K.C. PARKER (eds.): Avian Biology Vol. 6: 1 - 92. Academic Press, New York.

ORING, L.W. (1986): Avian polyandry. In: R.F. JOHNSTON (ed.): Current ornithology. Plenum Press, New York , London.

ORTALI, A. (1978): Il Pendolino - *Remiz pendulinus* (L.) - e i suoi due modi di fare il indo. Rviista Italiana Di Ornithologia 48: 1 - 8.

PAWLOWSKI, W. (1970): Notes about Behaviour of Nesting of Penduline Tit, *Remiz pendulinus* (L.). Przeglad Zoologiczny 14: 274 - 387.

PAYNTER, R.A. (1967): Check-List of the Birds of the World. Vol. XII. Cambridge, Massachusetts.

PERSSON, O. (1978): Invandring och häckningsbiologi hos pungmesen i Skandinavien. Anser Suppl. 3: 213 - 215.

PERSSON, O. & P. ÖHRSTRÖM (1980): Skanska faglar: Pungmesen. Anser 19: 219 - 226.

PERSSON, O. & P. ÖHRSTRÖM (1985): Finns det nagra regler i pungmesens *Remiz pendulinus* parbildning? Var Fagelvärld 44: 135 - 144.

PETERSON, R., G. MOUNTFORT & P.A.D. HOLLOM (1985): Die Vögel Mitteleuropas, 14. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

PFEIFER, V. (1970): Plazica vuga, *Remiz pendulinus*, gnjezdarica okolice Zagreba. Larus 21 - 22: 115 - 120.

PIEROTTI, R. (1981): Male and female parental roles in the Western Gull under different environmental conditions. Auk 98: 532 - 549.

PORTENKO, L.A. (1955): Übersicht über die Formen der *Remiz pendulinus* und ihre taxonomische Bewertung (Übersetzung aus dem Russischen). Arbeiten zool. Inst. Akad. Wiss. Sowjetunion 18: 459 - 492.

RAGHI - ATRI, F. (1976): Einfluß der Eutrophierung auf den Befall von *Phragmites communis* Trin durch die Mehlige Pflaumenblattlaus (*Hyalopterus pruni* Geoffr.) in Berlin. Z. Angew. Zool. 63: 365 - 374.

RAINES, R.J. & A.A. BELL (1967): Penduline Tit in Yorkshire: a species new to Britain and Ireland. Brit. Birds 60: 517 - 520.

REICHHOLF, J.H. (1982): Nester der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) mit zwei Einflugröhren. Orn. Mitt. 34: 237 - 238.

REICHHOLF-RIEHM, H. & H. UTSCHICK (1974): Die Beutelmeise, *Remiz pendulinus*, am unteren Inn und ihr Vorkommen in Mitteleuropa. Anz. Orn. Ges. Bayern 13: 280 - 292.

RICKLEFS, R.E. (1973): Fecundity, mortality an avian demography. In: D.S. FARNER (ed.): Breeding Biology of Birds: 366 - 435. Nat. Acad. Sci., Washington.

SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

SCHÖNAU, O. (1973): Das Vorkommen der Beutelmeise im Teichgebiet Elsnigk (Kr. Köthen). Apus 3: 23 - 27.

SCHÖNFELD, M. (1982): Der Fitislaubsänger. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

SCHÖNFELD, M. & U. ZUPPKE (1980): Ausbreitung und Vorkommen der Beutelmeise im Wittenberger Gebiet. Apus 4: 176 - 186.

SCHWARZENBERG, H. (1960): Beutelmeisen im Brutrevier der Mittelelbe. Falke 7: 58.

SEITZ, A. (1934): Ein Beitrag zur Singvogelwelt des Neusiedler Sees: Die Brutvögel der Sumpflandschaft. Beitr. FortpflBiol. Vögel 19: 1 - 9.

SIMEONOW, S. & B. IWANOW (1971): Über Verbreitung und Brutbiologie der Beutelmeise in Bulgarien. Falke 18: 184 - 189.

SKUTCH, A.F. (1967): Adaptive limitation of the reproductive rate of birds. Ibis 109: 579 - 599.

STEFANSKI, R.A. (1967): Utilisation of the breeding territory in the Black-capped Chickadee. Condor 69: 259 - 267.

STEINFATT, O. (1934): Zur Paarungs- und Brutbiologie der Beutelmeise (*Remiz pendulinus pendulinus*). Beitr. FortPflBiol. Vögel 10: 7 - 17.

STENGER, J. & J.B. FALLS (1959): The utilized territory of the Ovenbird. Wilson Bull. 71: 125 - 140.

STEPHAN, B. (1976): Die evolutive Bedeutung der Territorialität bei Vögeln. Falke 23: 297 - 305.

SVENSSON, L. (1984): Identifcation Guide to European Passerines. 3. Aufl. Stockholm.

THEIß, N. (1972): Brutversuch der Beutelmeise im Coburger Land. Orn. Mitt. 24: 218.

TODTE, I. (1987): Ungewöhnliches Doppelnest bei der Beutelmeise, *Remiz pendulinus* (L.). Beitr. Vogelk. 33: 225 - 227.

TRIVERS, R.L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: B. CAMBELL (ed.): Sexual selection and the descent of man 1871 - 1971, pp. 136 - 179, Chicago, Aldine.

VAURIE, Ch. (1950): Notes on some Asiatic Titmice. American Museum Novitates 1459.

VAURIE, Ch. (1957): Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 28, The Families *Remizidae* and *Aegithalidae*. American Museum Novitates 1853.

VAURIE, Ch. (1959): The Birds of the Palearctic Fauna. London.

VEHRENCAMP, S.L. & J.W. BRADBURY (1984): Mating systems and ecology. In J.R. KREBS & N.B. DAVIES (eds.): Behavioural ecology. Oxford.

VERNER, J. (1964): Evolution of polygyny in the long-billed marsh wren. Evolution 18: 252 - 261.

VERNER, J. & M.F. WILLSON (1966): The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. Ecology 47: 143 - 147.

VERNER, J. & M.F. WILLSON (1969): Mating systems, sexual dimorphism, and the role of male North American passerine birds in the nesting cycle. Orn. Monogr. 9: 1 - 76.

VOOUS, K.H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg und Berlin.

WALSBERG, G.E. (1977): Ecology and energetics of contrasting social systems in *Phainopepla nitens* (*Aves*: *Ptilogonatidae*). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.

WEATHERHEAD, P.J. (1979): Ecological correlations of monogamy in tundra-breeding Savannah Sparrows. Auk 96: 391 - 401.

WEATHERHEAD, P.J. & R.J. ROBERTSON (1979): Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis". Am. Nat. 113: 201 - 208.

WEATHERHEAD, P.J. & R.J. ROBERTSON (1981): In defense of the "sexy son hypothesis". Am. Nat. 117: 349 - 356.

WESOLOWSKI, T. (1987): Polygyny in three temperate *Passerines* (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny). Acta Orn. 23: 273 - 301.

WICKLER, W. & U. SEIBT (1983): männlich weiblich. Piper Verlag, München.

WINKEL, W. & D. WINKEL (1984): Polygynie des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) am Westrand seines Areals in Mitteleuropa. J. Orn. 125: 1 - 14.

WITTENBERGER, J.F. (1976): The ecological factors selecting for polygyny in altricial birds. Am Nat. 110: 779 - 799.

WITTENBERGER, J.F. (1979): The evolution of mating systems in birds and mammals. In: P. MARLER & J. VANDENBERGH (eds.): Handbook of Behavioural Neurobiology 3. Social Behaviour and Communication. Plenum Press, New York.

WITTENBERGER, J.F. (1981): Male quality and polygyny: The sexy son hypothesis revisited. Am. Nat. 117: 329 - 342.

WITTENBERGER, J.F. & R.L. TILSON (1980): The evolution of monogamy: Hypothesis and evidence. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 197 - 232.

WOLTERS, H.E. (1975 - 1982): Die Vogelarten der Erde. Verlag Paul Parey, Hamburg.

YASUKAWA, K. & W.A. SEARCY (1982): Aggression in Female Red-Winged Blackbirds: A Strategy to Ensure Male Parental Investment. Behav. Ecol. Sociobiol. 11: 13 - 17.

ZIMMERMANN, R. (1935): Die Beutelmeise, *Remiz p. pendulinus* (L.), auch für Sachsen nachgewiesen. Mitt. Ver. sächs. Orn. 4: 278 - 291.

ZINK, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel. Vogelwarte Radolfzell.