

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Der Bruterfolg des Turmfalken *Falco tinnunculus*: Resultate und Erkenntnisse aus fünf Jahren integriertem Populationsmonitoring

Judith Zellweger-Fischer, Michael Schaub, Claudia Müller, Markus Rudin †, Martin Spiess und Lukas Jenni



ZELLWEGER-FISCHER, J., M. SCHAUB, C. MÜLLER, M. RUDIN †, M. SPIESS & L. JENNI (2011): Reproductive success in Common Kestrels *Falco tinnunculus*: results from integrated population monitoring over five years. Ornithol. Beob. 108: 37–54.

Reproductive output is a key component in population dynamics. We studied temporal and spatial variation of laying date, clutch size, brood size and nestling body mass of Common Kestrels from several regions of Switzerland from 2002 to 2006. Based on 968 successful broods, the mean laying date was 24 April, the mean clutch size was 4.9 eggs and the mean brood size was 4.2 nestlings. These components of the reproductive output varied from year to year and from population to population. The spatial variation could partially be explained by altitude, but not by the proportion of arable land. Clutch size, brood size and nestling body mass increased with an early egg-laying date. The egg-laying date itself was presumably affected by varying weather conditions and food supply. Brood size did not vary much between years, which is likely a result of the Kestrel's flexibility in prey selection. Conservation actions that improve food supply in spring are likely to have a positive effect on the egg-laying date, which in turn might result in increased overall reproductive output.

Judith Zellweger-Fischer, Michael Schaub, Claudia Müller, Martin Spiess und Lukas Jenni, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH-6204 Sempach; Kontakt: M. Schaub, E-Mail michael.schaub@vogelwarte.ch

Die Gelegegrösse, die Zahl der Flügglinge und die Kondition der Nestlinge spielen für die Dynamik einer Population eine wichtige Rolle. Die Bestimmung von Faktoren, die diese Komponenten des Bruterfolgs beeinflussen, ist deshalb zentral, um die Gründe für die Zu- und Abnahme von Populationen zu verstehen. Verschiedene Umweltfaktoren können einen Einfluss auf den Bruterfolg haben, wobei das Nahrungsangebot häufig der wichtigste Einflussfaktor ist (Martin 1987, Naef-Daenzer & Keller 1999, Hakkarainen et al. 2003). Ist das Nahrungsangebot in einem Jahr schlecht, so sind in

der Regel die Gelegegrösse und die Brutgrösse geringer; im Extremfall wird gar nicht erst mit einer Brut begonnen. Das Nahrungsangebot ändert sich aber typischerweise nicht nur zeitlich, sondern auch räumlich. Gebiete mit geringem Nahrungsangebot werden in der Regel später und nur bei hoher Populationsdichte besetzt, und der Bruterfolg ist geringer als in Gebieten mit gutem Nahrungsangebot (Zajac et al. 2008, Mermod et al. 2009).

Innerhalb des integrierten Populationsmonitorings des Turmfalken *Falco tinnunculus*, einem von der Schweizerischen Vogelwarte

koordinierten Projekt, untersuchten wir mehrere Populationen in der Schweiz bezüglich verschiedener Komponenten des Bruterfolgs. Unser Interesse galt vor allem der zeitlichen und räumlichen Variation von Legebeginn, Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht und den Faktoren, die sie beeinflussen können.

Der Turmfalke bewohnt offene Landschaften, wo er meist Wühlmäuse, aber auch andere kleine Wirbeltiere und Grossinsekten jagt. In der Regel gibt es eine Jahresbrut (bei Gelegeverlust evtl. eine Ersatzbrut) mit 3–7 Eiern, die 27–31 Tage lang bebrütet werden (Glutz von Blotzheim et al. 1971). Die Jungen bleiben einen Monat lang im Nest, bevor sie flügge werden (Piechocki 1982).

Das Nahrungsangebot des Turmfalken ist von der Landbewirtschaftung abhängig. Extensive Strukturen wie Brachen und Krautsäume enthalten generell höhere Wühlmausdichten als Wiesen und deutlich höhere als Ackerflächen (Aschwanden et al. 2007, Arlettaz et al. 2010). Die Erreichbarkeit der Wühlmäuse ist um so besser, je niedriger und lückiger die Vegetation ist (Aschwanden et al. 2005). Die für Turmfalken zur Verfügung stehende Nahrung ist deshalb in einem Mosaik von regelmässig, aber zu unterschiedlichen Zeitpunkten gemähten Wiesen und offenen Ackerflächen besser erreichbar als in Brachen oder Krautsäumen, obwohl dort die Wühlmausdichte höher ist. So ist zu erwarten, dass die Nutzung der landwirtschaftlichen Flächen einen starken Einfluss auf das Nahrungsangebot und somit auf den Bruterfolg des Turmfalken hat. Der Anteil an Ackerflächen beschreibt den Charakter der landwirtschaftlichen Nutzfläche recht gut. Wir untersuchten, ob Legebeginn, Gelege- und Brutgrösse sowie das Gewicht der Nestlinge mit dem Ackeranteil korreliert sind. Aufgrund der höheren Wühlmausdichten in von Grünland dominierten Regionen (Aschwanden et al. 2007) erwarteten wir einerseits, dass der Bruterfolg mit steigendem Grünlandanteil zunimmt. Andererseits vermuteten wir, dass auch ein höherer Ackeranteil positiv mit dem Bruterfolg korreliert ist, da der Ackeranteil in klimatisch günstigen, ausgeglicheneren Regionen höher ist.

Wegen der späteren Entwicklung der Vegetation verzögert sich der Legebeginn bei vielen

Vogelarten mit zunehmender Höhe, so auch beim Turmfalken (Glutz von Blotzheim 1962). Damit verringert sich zumeist auch die Gelege- und die Brutgrösse. Allerdings war die Intensivierung der Landwirtschaft in tiefen Lagen besonders stark, was zu einer Verschlechterung der Nahrungsgrundlage geführt und schliesslich den Bruterfolg negativ beeinflusst haben könnte. Damit könnten die Gelegegrösse, die Brutgrösse und das Nestlingsgewicht nicht linear mit zunehmender Höhe ab- oder zunehmen, sondern in mittleren Höhenlagen tiefer sein als in besonders tief oder hoch gelegenen Untersuchungsgebieten.

Wühlmäuse zeigen in der borealen Zone ausgeprägte Populationszyklen (Korpimäki et al. 2004), was zu starken Schwankungen in der Siedlungsdichte des Turmfalken führen kann (Korpimäki & Norrdahl 1991, Korpimäki 1994, Korpimäki et al. 2004). Ist das Angebot an Wühlmäusen hoch, so beginnen die Turmfalken früher mit der Eiablage, was zu grösseren Gelegen und Bruten führt (Cavé 1968). In gemässigten Zonen, so auch in der Schweiz, zeigen Wühlmäuse ebenfalls Zyklen, diese sind aber weniger stark ausgeprägt als in Nordeuropa (Hausser 1995). Somit erwarteten wir, dass Legebeginn, Gelege- und Brutgrösse des Turmfalken in der Schweiz keine ausgeprägten jährlichen Schwankungen zeigen.

In der Schweiz gibt es aus der Region Rheinfelden (Kanton Aargau) und der Broye-Ebene (Kanton Waadt) Auswertungen zu Komponenten des Bruterfolgs beim Turmfalken (Kaeser & Schmid 1989, Jeanmonod & Broch 2001). Kaeser & Schmid (1989) dokumentierten einen Rückgang an grossen Gelegen (5–7 Eier) in den Achtzigerjahren, was sie auf die Zersiedlung und Überbauung der Landschaft sowie die Intensivierung der Landwirtschaft zurückführten. Jeanmonod & Broch (2001) vermuteten als negativen Einfluss auf den Bruterfolg eine Verschlechterung und Verminderung des Nahrungsangebotes, vor allem der Grossinsekten, als Folge flächiger Pestizideinsätze.

Bis jetzt fehlte eine grossräumige Übersicht über den Bruterfolg des Turmfalken in der Schweiz. Die vorliegende Studie soll diese Lücke für das Mittelland und Teile des Juras füllen.

1. Untersuchungsgebiete und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet und Datenerhebung

Im Rahmen des Integrierten Populationsmonitorings für Turmfalken kontrollierten 20 Beringergruppen die von ihnen montierten Kästen auf Turmfalkenbruten. Die Untersuchungsgebiete erstrecken sich über weite Teile des Mittellandes, des Juras und der Voralpen (Abb. 1) und decken einen Grossteil des ausseralpinen Verbreitungsgebiets des Turmfalken in der Schweiz ab.

Insgesamt wurden von 2215 Nistkästen Daten zu Turmfalkenbruten aus den Jahren 2002–2006 in der Datenbank erfasst. Das Datenmaterial gibt Aufschluss über die in diesen Kästen stattfindenden Bruten; andere Neststandorte wurden zwar vereinzelt notiert, waren aber zu

selten, um hier einbezogen zu werden. Während der Brutzeit wurden die meisten Bruten einmal kontrolliert, die Nestlinge beringt und die Parameter Gewicht, Flügel- und Federlänge (8. Handschwinge von innen) der Nestlinge, Anzahl Eier und Anzahl Nestlinge (Brutgrösse) erhoben. Wenn Bruten mehr als einmal kontrolliert wurden, verwendeten wir für die Auswertungen die Daten der letzten Kontrolle.

1.2. Einteilung der Untersuchungsgebiete

Um regionale Unterschiede in den Komponenten des Bruterfolgs zu untersuchen, wurden die Regionen so definiert, dass sie bezüglich der Landschaft eine Einheit bildeten. Es wurden folgende Untersuchungsregionen festgelegt: Genferseegebiet (GE), westlicher Jura (WJ),

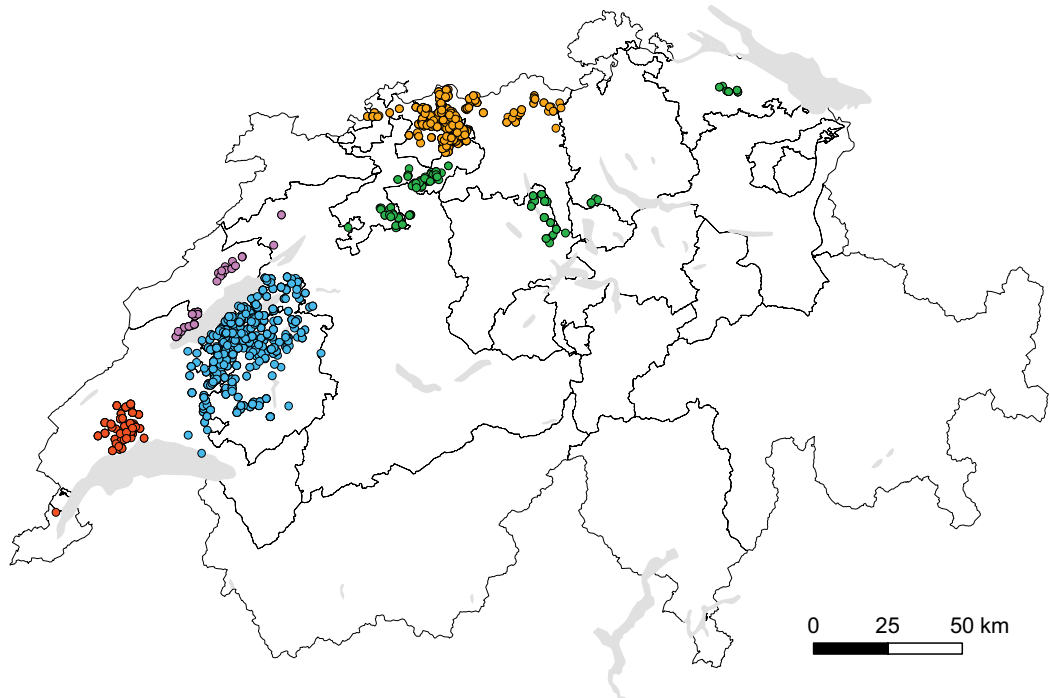


Abb. 1. Standorte, an denen Daten zum Bruterfolg erhoben wurde, innerhalb der fünf Untersuchungsregionen Genferseegebiet (rot), westlicher Jura (lila), nördlicher Jura (orange), westliches Mittelland (blau) und zentrales Mittelland (grün). – Location of sites where data on components of reproductive output were sampled within the five study regions Lake Geneva Basin (red), Western Jura Mountains (lilac), Northern Jura Mountains (orange), Western Plateau (blue) and Eastern Plateau (green).

nördlicher Jura (NJ), westliches Mittelland (WM) und zentrales Mittelland (ZM, Abb. 1).

1.3. Brutvariablen

1.3.1. Schlüpfbeginn und Legebeginn

Für saisonale Vergleiche des Brutgeschäftes wurde für jede Brut ein Schlüpfbeginn berechnet. Mit einer Referenztabelle wurde das Alter des grössten Nestlings jeder Brut aus seiner Flügellänge bestimmt (Bijlsma 1997). Vom Kontrolldatum wurde das Alter dieses grössten Nestlings in Tagen subtrahiert, um sein Schlüpfdatum zu berechnen.

Bei einer einmaligen Kontrolle einer Brut ist der genaue Legebeginn meist unbekannt und wurde deshalb ebenfalls errechnet. Ausgegangen wurde vom Schlüpfdatum des ältesten Nestlings. Von diesem Datum wurde eine Bebrütungsdauer von 29 Tagen subtrahiert (Schmid 1990). Durchschnittlich erfolgt alle zwei Tage eine Eiablage, und das ♀ beginnt etwa nach Ablage des 3. Eies mit dem Brüten. Deshalb wurden vom Beginn der Bebrütung noch $2 \times (\text{Gelegegrösse} - 1)$ abgezogen, um den Legebeginn zu ermitteln.

1.3.2. Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht

Das durchschnittliche Alter der Nestlinge bei ihrer Beringung betrug $16,8 \pm 5,70$ Tage ($n = 3929$). Somit blieben die Jungen nach der Beringung, und damit nach der Ermittlung der Brutgrösse, noch gut 10 Tage lang im Nest. Der grösste Teil der Nestlinge, die dieses Alter erreichten, fliegen aus (eigene Beob.). Die Brutgrösse sollte deshalb sehr ähnlich sein wie die Anzahl ausgeflogener Junger. Bruten, bei denen die Anzahl Junge nicht genau bestimmt war oder deren Angaben unvollständig waren, wurden von der Analyse ausgeschlossen.

Die Gelegegrösse wurde aus der Brutgrösse und, falls bekannt, den Verlusten vor der Beringung berechnet. Zur Berechnung der Gelegegrösse wurden nur Bruten berücksichtigt, in denen mindestens ein Junges geschlüpft war, weil wir nur in solchen Fällen mit Sicherheit von einem Vollgelege ausgehen konnten.

Bei der Beringung wurden die Nestlinge gewogen und die Flügellänge gemessen. Allerdings waren nicht alle Nestlinge gleich alt, als sie gewogen und vermessen wurden. Bei der Auswertung des Gewichtes war es deshalb unerlässlich, für das Alter der Nestlinge zu korrigieren. Deshalb wurde für die Auswertung der Nestlingsgewichte deren Abweichung (Residuum) vom erwarteten Gewicht für ein bestimmtes Alter verwendet. Negative Residuen bedeuteten demnach, dass das Gewicht unterdurchschnittlich, positive, dass es überdurchschnittlich war.

1.4. Bestimmung des Ackeranteils

Die Bestimmung des Ackerlandanteils in der Umgebung einer Brut erfolgte mit den vom Bundesamt für Statistik auf Gemeindeebene erhobenen Daten aus dem Jahr 2003 (BFS 2003). Jeder Brut wurde eine politische Gemeinde und damit der dazugehörige Acker- und Grünlandanteil (Dauergrünland und Kunstwiesen) zugeordnet.

1.5. Statistische Auswertungen

Die möglichen Einflüsse auf die verschiedenen Komponenten des Bruterfolges wurden mit linearen Modellen bestimmt, die sowohl fixe als auch sog. zufällige Variablen enthalten (engl. mixed models). Zufällige Variablen werden integriert, um Pseudoreplikationen zu verhindern. Die 20 Beringergruppen wurden deshalb als ein solcher zufälliger Faktor in die Modelle integriert, da die Bruten der einzelnen Beringergruppen räumlichen Korrelationen unterworfen sind und nicht als völlig unabhängig voneinander betrachtet werden können. Bei der Körperkondition wurde die Brut als zufällige Variable gewählt, da davon auszugehen ist, dass das Gewicht von Nestlingen aus derselben Brut ähnlicher ist als das von Jungen aus verschiedenen Bruten.

Für die Auswertung des Legebeginns, der Gelege- und Brutgrösse wurden folgende erklärende Variablen verwendet: Jahr, Untersuchungsregion, Höhe (in m ü.M.) und Anteil Ackerland (in %). Um einen möglichen nicht-linearen Zusammenhang mit der Höhe zu un-

Tab. 1. Untersuchte Interaktionen in den Modellen für den Legebeginn, die Gelegegrösse, die Brutgrösse und das Gewicht der Nestlinge (Residuen). – *Studied interactions in the models for egg-laying date, clutch size, brood size and body mass of nestlings (residuals).*

2-fach Interaktion	Legebeginn	Gelegegrösse	Brutgrösse	Nestlingsgewicht
Jahr × Höhe	×	×	×	×
Jahr × Höhe ²	×	×	×	×
Region × Höhe	×	×	×	×
Region × Höhe ²	×	×	×	×
Jahr × Legebeginn		×	×	×
Legebeginn × Höhe		×	×	×
Legebeginn × Höhe ²		×	×	×
Legebeginn × Region		×	×	×
Legebeginn × Ackeranteil		×	×	×

tersuchen, wurde auch das Quadrat der Höhe (Höhe²) eingeschlossen. In den Auswertungen zur Gelege- und Brutgrösse wurde ausserdem der Legebeginn respektive der Schlüpfbeginn berücksichtigt, in der Auswertung zum Nestlingsgewicht zusätzlich die Brutgrösse. Die Alterskorrektur des Gewichtes erfolgte mit einem additiven Modell (GAM) und einer Spline-Funktion. Diese flexible Funktion beschreibt die nicht lineare, durchschnittliche Veränderung des Gewichtes mit zunehmendem Alter gut. Die Abweichung des gemessenen Gewichtes von dieser Kurve (Residuen) wurden danach für die Auswertung verwendet.

Mit diesen erklärenden Variablen wurde für jede der vier Komponenten des Bruterfolges eine Modellwahl mit dem Akaike's Information Criterion (AIC) durchgeführt. In einem ersten Schritt wurden Modelle mit allen Haupteffekten und jeweils einer Zweifach-Interaktion miteinander verglichen (Tab. 1). Für den zweiten Schritt wurden die besten Modelle des ersten Schrittes (definiert als $dAIC \leq 2$; Burnham & Anderson 2002) weiterverwendet. Danach wurden alle Haupteffekte ausser jenen, die in einer Interaktion eingeschlossen waren, auf alle möglichen Arten miteinander kombiniert.

Um die Parameterschätzwerte darzustellen, wurde ein gewichteter Mittelwert aus den Schätzwerten aller Modelle des zweiten Schrittes berechnet. Der Gewichtungsfaktor war das Akaike-Gewicht (Burnham & Anderson 2002), welches der Wahrscheinlichkeit entspricht, dass ein Modell das beste aller berücksichtig-

ten Modelle ist. Dies hat den Vorteil, dass die Unsicherheit bei der Wahl der Modelle explizit berücksichtigt wird (Burnham & Anderson 2002). Soweit nicht anders vermerkt, werden in den Abbildungen die gemittelten Schätzwerte, die Stichprobengrössen und die Vertrauensintervalle (CI, 95 %) gezeigt. Solche Schätzwerte haben den Vorteil, dass sie nach den anderen Einflussfaktoren korrigiert sind. So zeigt etwa die regionale Darstellung der Gelegegrösse diejenige Gelegegrösse, die entstanden wäre, wenn alle Vögel zur gleichen Zeit mit der Eiablage begonnen hätten. Auf diese Weise werden regionale Unterschiede deutlich gemacht, die nicht auf unterschiedliches Eiablagedatum zurückzuführen sind. In allen Modellen wurde eine Normalverteilung der Fehler angenommen. Alle Auswertungen erfolgten mit dem Statistikprogramm R 2.5.0 (R Development Core Team 2004).

2. Ergebnisse

Insgesamt wurden 1209 erfolgreiche Bruten erfasst. Von 968 dieser Bruten mit total 3931 Nestlingen waren sämtliche benötigten Messungen und Angaben vorhanden. Diese bildeten die Grundlage für die Auswertungen. Die Bruten fanden in Höhen zwischen 275 und 920 m ü.M. (Mittel 534 m) statt. Der Ackeranteil schwankte zwischen 0 und 86,7 %, im Mittel betrug er 49,5 %.

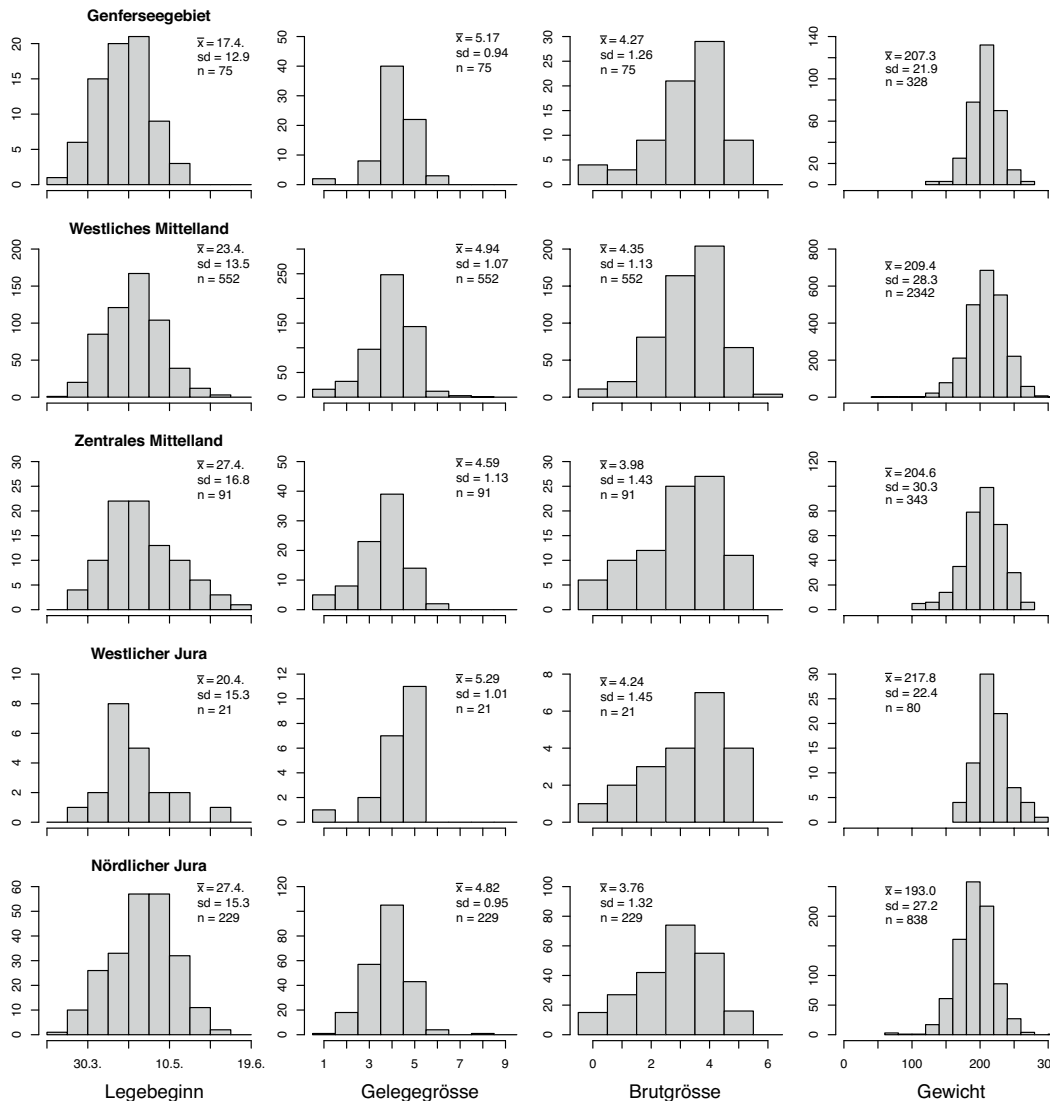


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der analysierten abhängigen Variablen Legebeginn, Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht aufgeteilt nach den Regionen Genferseegebiet, westliches Mittelland, zentrales Mittelland, westlicher Jura und nördlicher Jura. Das Nestlingsgewicht wurde auf das Alter von 20 Tagen umgerechnet. – Histograms of egg-laying date, clutch size, brood size and nestling body mass in the five study regions. The nestling body mass was calculated for a nestling age of 20 days.

2.1. Beschreibung der Rohdaten

Die meisten Brutpaare begannen im April und in der ersten Maidekade mit der Eiablage (Abb. 2). Der mittlere Legebeginn lag zwischen dem 17. und dem 27. April, in den westlichen Lan-

desteilen war er tendenziell früher als in den zentralen. Als frühester Eiablagetermin wurde der 18. März berechnet (2002 in Mézières, Kanton Freiburg), die späteste Eiablage fand am 12. Juni statt (2004 in Eschenbach, Kanton Luzern). Der mittlere Legebeginn aller Bruten

Tab. 2. Resultate der Modellwahl für Legebeginn (a), Gelegegrösse (b), Brutgrösse (c) und Nestlingsgewicht (d). Angegeben sind Devianz (DEV), AIC-Gewicht, AIC-Differenz zum kleinsten AIC (dAIC) und die Anzahl geschätzter Parameter (n_p). Dargestellt sind die Modelle, die anschliessend für die gewichteten Mittelwerte verwendet wurden. Die besten Modelle für den Legebeginn enthielten alle Haupteffekte ohne Interaktionen. – *Modelling egg-laying date (a), clutch size (b), brood size (c), and body mass of nestlings (d). Given are the deviance (DEV), the Akaike's weight, the difference of the Akaike's Information Criterion between the current and the best model (dAIC) and the number of estimated parameters (n_p). Models that were used for the calculation of the model averaged means are shown. The best models for the egg-laying date did not contain any interactions.*

	DEV	AIC- Gewicht	dAIC	n_p
<i>a) Legebeginn (n = 968)</i>				
Jahr + Höhe + Höhe ² + Ackeranteil + Region	7808,92	0,291	0,000	14
Jahr + Ackeranteil + Region	7814,26	0,149	1,339	12
Jahr + Ackeranteil	7822,37	0,142	1,441	8
Jahr + Höhe + Ackeranteil + Region	7812,94	0,107	2,010	13
Jahr + Höhe + Ackeranteil	7821,58	0,077	2,653	9
Jahr + Höhe	7824,23	0,056	3,302	8
Jahr + Höhe + Höhe ² + Ackeranteil	7820,29	0,054	3,360	10
Jahr + Höhe + Region	7816,98	0,038	4,057	12
Jahr + Höhe + Höhe ² + Region	7815,58	0,028	4,657	13
Jahr	7827,64	0,028	4,718	7
Jahr + Höhe + Höhe ²	7823,93	0,024	5,003	9
Jahr + Region	7822,68	0,006	7,759	11
<i>b) Gelegegrösse (n = 968)</i>				
Jahr + Höhe + Höhe ² + Legebeginn + Ackeranteil + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5445,62	0,592	0,000	19
Jahr + Höhe + Höhe ² + Legebeginn + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5441,13	0,159	2,629	18
Jahr + Höhe + Höhe ² + Legebeginn + Region + Ackeranteil + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5490,26	0,145	2,818	23
Jahr + Höhe + Höhe ² + Legebeginn + Region + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5481,82	0,104	3,471	22
Jahr + Höhe + Höhe ² + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5722,70	0,000	148,288	17
Jahr + Höhe + Höhe ² + Ackeranteil + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5732,59	0,000	148,357	18
Jahr + Höhe + Höhe ² + Region + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5762,78	0,000	148,826	21
Jahr + Höhe + Höhe ² + Region + Ackeranteil + Jahr × Höhe + Jahr × Höhe ²	-5774,98	0,000	150,051	22
<i>c) Brutgrösse (n = 968)</i>				
Jahr + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Region + Höhe × Region + Höhe ² × Region	2980,13	0,610	0,000	22
Jahr + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Region + Ackeranteil + Höhe × Region + Höhe ² × Region	2979,96	0,245	1,826	23
Höhe + Höhe ² + Region + Schlüpfbeginn + Höhe × Region + Höhe ² × Region	2991,64	0,106	3,508	18
Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Region + Ackeranteil + Höhe × Region + Höhe ² × Region	2991,57	0,040	5,436	19
Jahr + Höhe + Höhe ² + Region + Höhe × Region + Höhe ² × Region	3052,89	0,000	70,761	21
Jahr + Höhe + Höhe ² + Region + Ackeranteil + Höhe × Region + Höhe ² × Region	3051,80	0,000	71,661	22
Höhe + Höhe ² + Region + Höhe × Region + Höhe ² × Region	3075,87	0,000	85,733	17
Höhe + Höhe ² + Region + Ackeranteil + Höhe × Region + Höhe ² × Region	3075,01	0,000	86,877	18

Tab. 2. (Fortsetzung).

	DEV	AIC Gewicht	dAIC	n_p
<i>d) Nestlingsgewicht (n = 3931)</i>				
Jahr + Region + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Ackeranteil + Schlüpfbeginn × Ackeranteil	35028,28	0,387	0,000	16
Jahr + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Ackeranteil + Schlüpfbeginn × Ackeranteil	35037,42	0,219	1,143	12
Jahr + Höhe + Höhe ² + Nestlinge + Schlüpfbeginn + Ackeranteil + Schlüpfbeginn × Ackeranteil	35036,42	0,132	2,441	13
Jahr + Region + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn	35034,08	0,658	3,801	15
Jahr + Region + Höhe + Höhe ² + Nestlinge + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn	35032,70	0,042	4,423	16
Jahr + Region + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn + Höhe ² × Schlüpfbeginn	35032,84	0,040	4,562	16
Jahr + Ackeranteil + Region + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn	35032,86	0,039	4,588	16
Jahr + Region + Höhe + Höhe ² + Nestlinge + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn + Höhe ² × Schlüpfbeginn	35031,46	0,029	5,186	17
Jahr + Ackeranteil + Region + Höhe + Höhe ² + Nestlinge + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn	35031,54	0,027	5,262	17
Jahr + Ackeranteil + Region + Höhe + Höhe ² + Schlüpfbeginn + Höhe × Schlüpfbeginn + Höhe ² × Schlüpfbeginn	35031,66	0,026	5,385	17

fiel auf den 24. April (sd = 14,5 Tage, n = 968). Die Gelegegröße schwankte zwischen 1 (n = 7) und 9 (n = 2), die häufigsten Gelegegrößen waren 5 (n = 439), 6 (n = 233) und 4 (n = 187). Gemittelt über alle Bruten betrug die Gelegegröße 4,90 Eier (sd = 1,05, n = 968). Die Brutgröße schwankte zwischen 1 (n = 35) und 7 (n = 4), die meisten Bruten enthielten 5 (n = 322) Nestlinge.

Die Häufigkeit der übrigen Brutgrößen waren 63 (2 Nestlinge), 147 (3 Nestlinge), 288 (4 Nestlinge) und 107 (6 Nestlinge). Die regionalen Mittelwerte lagen zwischen 4,1 und 4,7, der Mittelwert aller Bruten betrug 4,17 Nestlinge (sd = 1,25, n = 968). Das berechnete Gewicht der Nestlinge im Alter von 20 Tagen betrug im Mittel 205,5 g (sd = 28,5, n = 3930) und schwankte zwischen den Regionen im Bereich von 193 bis 218 g.

2.2. Ergebnisse der Modellwahl

In einem ersten Schritt wurde untersucht, ob die Interaktionen für die verschiedenen Brut-

parameter wichtig waren. Für den Legebeginn war keine der Interaktionen wichtig. Hingegen waren für die Gelegegröße die Interaktionen Jahr × Höhe sowie Jahr × Höhe², für die Brutgröße die Interaktionen Region × Höhe und Region × Höhe² wichtig. Beim Nestlingsgewicht (Residuen) waren drei Modelle ähnlich gut. Zwei enthielten die Interaktion Höhe × Schlüpfbeginn und eines die Interaktion Acker × Schlüpfbeginn.

In einem zweiten Schritt wurden die Hauptfaktoren modelliert (Tab. 2). Die besten Modelle bildeten die Grundlage zur Berechnung der gewichteten Mittelwerte, die im folgenden besprochen werden.

2.3. Gewichtete Mittelwerte

2.3.1. Lege- und Schlüpfbeginn

Im Genferseegebiet und im westlichen Jura begannen die Turmfalken tendenziell früher mit der Eiablage (Abb. 3a). Im Genferseegebiet wurde im Mittel am 17. April mit der Eiabla-

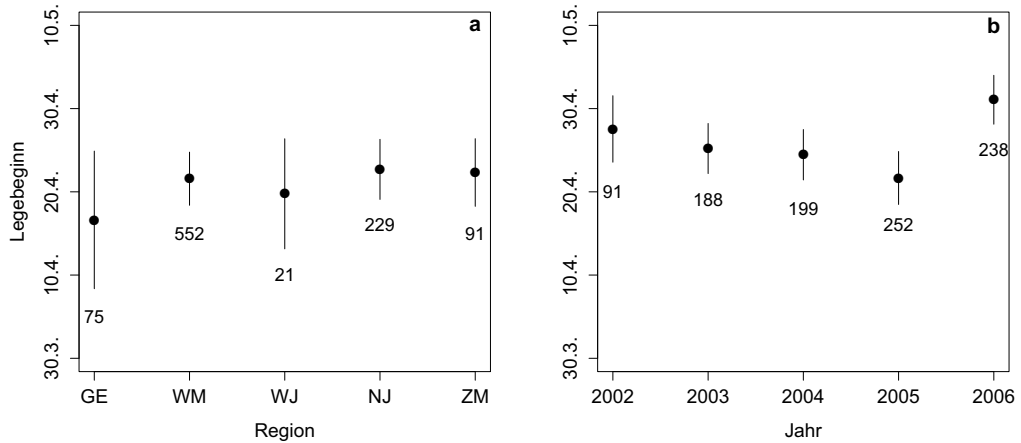


Abb. 3. Modellschätzwerte des Legebeginns in den untersuchten Regionen ($\pm 95\%$ CI) Genferseegebiet (GE), westliches Mittelland (WM), westlicher Jura (WJ), nördlicher Jura (NJ) und zentrales Mittelland (ZM) im Jahr 2005 (a) und in den untersuchten Jahren der Region westliches Mittelland (b). – *Predicted mean egg-laying date ($\pm 95\%$ CI) in the five study regions Lake Geneva Basin (GE), Western Plateau (WM), Western Jura Mountains (WJ), Northern Jura Mountains (NJ) and Eastern Plateau (ZM) in 2005 (a), and in the study years in the region Western Plateau (b).*

ge begonnen, im westlichen Jura 3 Tage später, im westlichen Mittelland 6 Tage und im nördlichen Jura und im zentralen Mittelland sogar 10 Tage später. Die Schwankungen zwischen den Jahren waren allerdings noch grösser als

jene zwischen den Regionen. So wurde zum Beispiel im westlichen Mittelland im Jahr 2005 durchschnittlich am 22. April mit der Eiablage begonnen, im Jahr 2006 jedoch erst am 1. Mai (Abb. 3b).

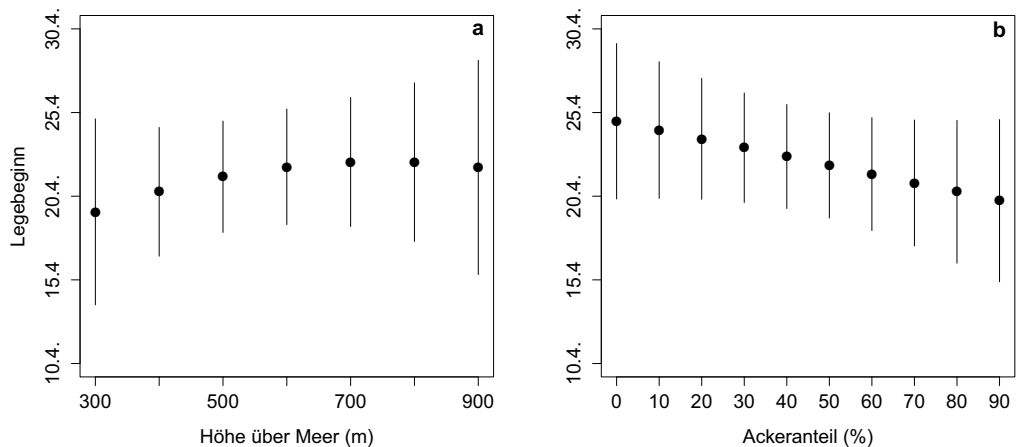


Abb. 4. Modellschätzwerte für den Einfluss von Höhe (m ü.M.) (a) und Ackeranteil (%) (b) auf den Legebeginn ($\pm 95\%$ CI). Die Schätzwerte sind berechnet für das Jahr 2005 und die Region westliches Mittelland. – *Predicted impact of altitude (a) and amount of arable land (b) on egg-laying date ($\pm 95\%$ CI). The predictions are produced for 2005 and for the region Western Plateau.*

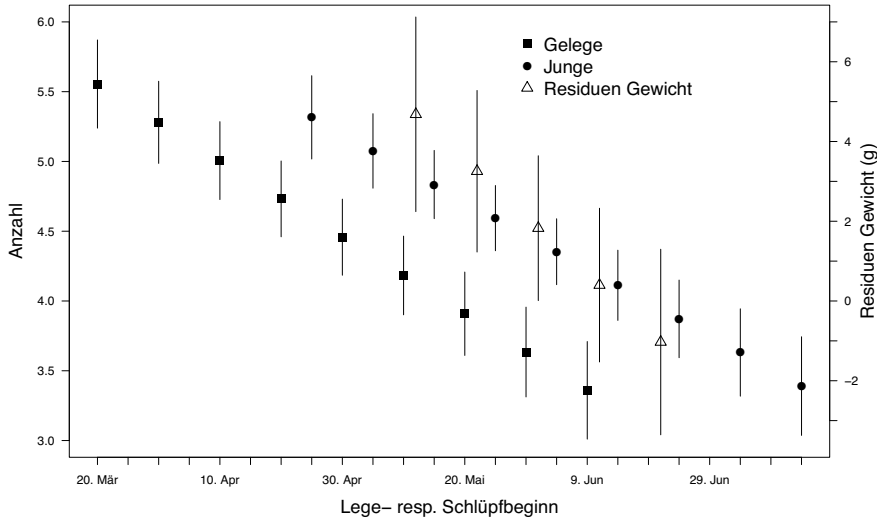


Abb. 5. Abhängigkeit von Gelegegröße, Brutgröße sowie Nestlingsgewicht vom Lege- respektive Schlüpfbeginn ($\pm 95\%$ CI). Die Schätzwerte sind berechnet für das Jahr 2005, die Region westliches Mittelland und die mittlere Höhe (527,2 m für Junge und Gelege; 534,1 m für das Nestlingsgewicht). Vom Nestlingsgewicht sind jeweils die Residuen abgebildet. Sie zeigen die Abweichung zum erwarteten Gewicht, welche das Alter der Nestlinge zum Messzeitpunkt berücksichtigt. Aus den Darstellungen kann man somit lesen, ob die Jungen leichter oder schwerer waren als man das aufgrund ihres Alter erwartet. – *Predicted impact of egg-laying and hatching date on clutch size, brood size and nestling body mass ($\pm 95\%$ CI). The predictions are produced for 2005, the region Western Plateau and a mean altitude of 527.2 m (for clutch and brood size) and 534.1 m (for nestling body mass). Instead of nestling body mass, age-corrected residuals are shown.*

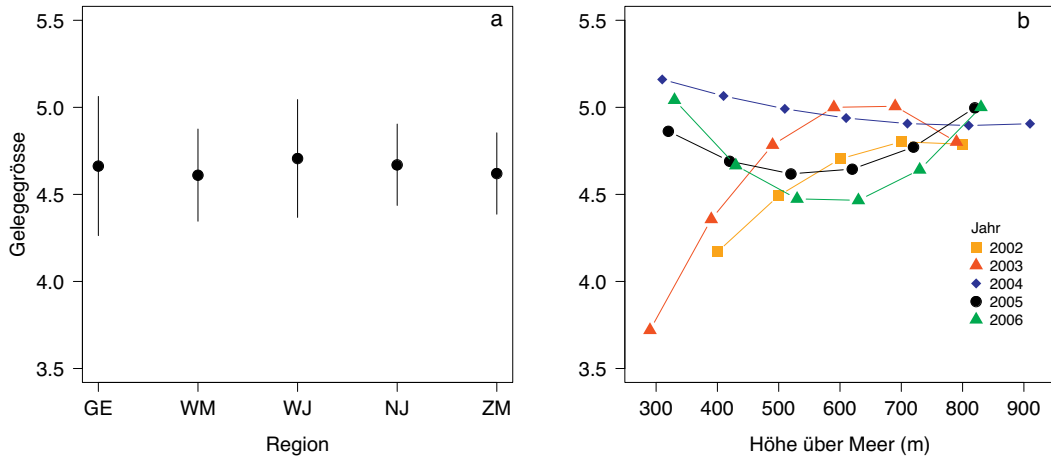


Abb. 6. Modellschätzwerte für (a) den Einfluss der Region (Genferseegebiet (GE), Westliches Mittelland (WM), Westlicher Jura (WJ), Nördlicher Jura (NJ) und Zentrales Mittelland (ZM)) und (b) der Höhe (m ü.M.) auf die Gelegegröße ($\pm 95\%$ CI). Der Einfluss der Meereshöhe ist nicht in jedem Jahr derselbe. Die Schätzwerte sind berechnet für das Jahr 2005, die Region westliches Mittelland und das mittlere Legedatum (24. April). – *Predicted mean clutch size ($\pm 95\%$ CI) in the different study areas (Lake Geneva Basin (GE), Western Plateau (WM), Western Jura Mountains (WJ), Northern Jura Mountains (NJ), Eastern Plateau (ZM), (a) and in relation to altitude (b). The impact of altitude changed between years. The graph shows the predictions for the year 2005, the region Western Plateau and an egg-laying date of 24 April.*

Der Legebeginn war nur schwach mit der Höhe korreliert (Abb. 4a). In tieferen Lagen (300–500 m) begannen Turmfalken etwas früher mit der Eiablage. Der Legebeginn war auch mit dem Ackeranteil korreliert. Tendenziell erfolgte er um so früher, je höher der Ackeranteil war (Abb. 4b).

2.3.2. Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht

Die Gelegegrösse war stark vom Datum des Legebeginns beeinflusst: Je später ein Gelege begonnen wurde, desto kleiner war es im Durchschnitt (Abb. 5). Die Gelegegrösse zeigte eine geringe Variation zwischen den Regionen (Abb. 2). Wenn sie nach Einflussfaktoren wie

dem Legedatum korrigiert wurde, gab es praktisch keine Unterschiede mehr zwischen den Regionen (Abb. 6). Jahresunterschiede waren vorhanden, jedoch waren sie nicht in allen Höhenlagen gleich ausgeprägt. Die Gelegegrösse schwankte vor allem in tiefen Lagen zwischen den Jahren, während in höheren Lagen kaum Jahresunterschiede feststellbar waren (Abb. 6b). Der Ackeranteil hatte auch kaum einen Effekt auf die Gelegegrösse, tendenziell nahm sie mit zunehmendem Ackeranteil ab (von durchschnittlich 4,8 auf 4,6 Eier pro Gelege; Abb. 7).

Im Gegensatz zur Gelegegrösse schwankte die Brutgrösse kaum zwischen den Jahren (Abb. 8a). Trotzdem ist erkennbar, dass die Brutgrösse in Jahren mit ungünstiger Witterung etwas kleiner war (2003 und 2004: 4,3 Jun-

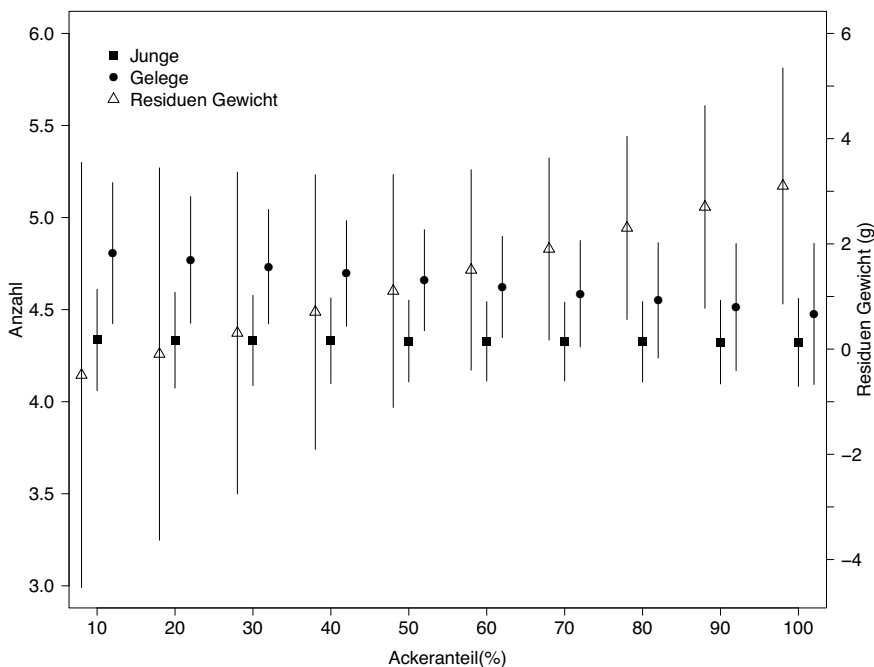


Abb. 7. Modellschätzwerte für den Einfluss des Ackeranteils (%) auf Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht ($\pm 95\%$ CI). Die Schätzwerte sind berechnet für das Jahr 2005, die Region westliches Mittelland, die mittlere Höhe (527,2 m) und den mittleren Lege- resp. Schlüpfbeginn (24. April und 31. Mai). Vom Nestlingsgewicht sind jeweils die Residuen abgebildet. Sie zeigen die Abweichung zum erwarteten Gewicht, welche das Alter der Nestlinge zum Messzeitpunkt berücksichtigt. Aus den Darstellungen kann man somit lesen, ob die Jungen leichter oder schwerer waren als man das aufgrund ihres Alter erwartet. – *Predicted impact of the proportion of arable land on clutch size, brood size and nestling body mass ($\pm 95\%$ CI). The predictions were produced for the year 2005, the region Western Plateau, an altitude of 527.2 m, a mean egg-laying date of 24 April and a mean hatching date of 31 May. Instead of nestling body mass, age-corrected residuals are shown.*

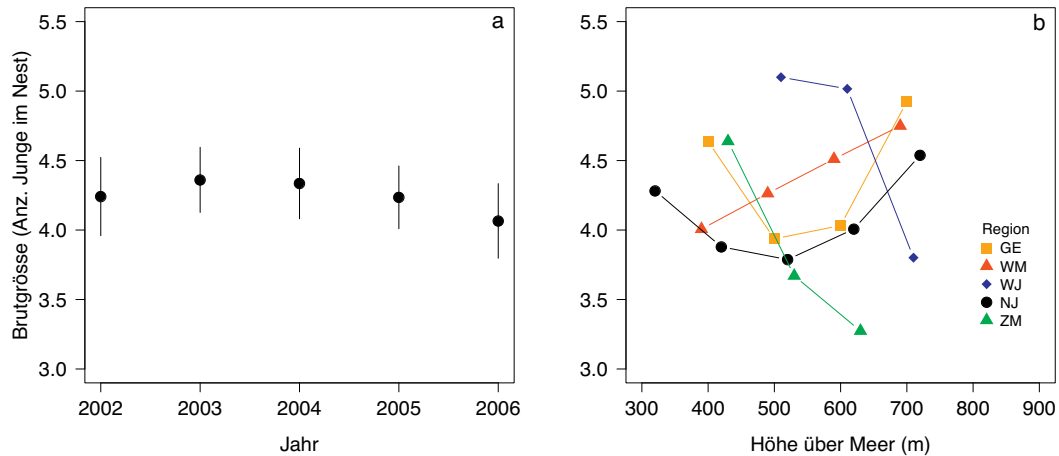


Abb. 8. Modellschätzwerte für den Einfluss des Jahres (a) und der Höhe (m ü.M.) in den einzelnen Regionen (b) auf die Brutgrösse ($\pm 95\%$ CI). Die Schätzwerte für (a) sind berechnet für das Jahr 2005 und die Region westliches Mittelland; die Schätzwerte für (b) für das Jahr 2005. – Predicted mean brood size ($\pm 95\%$ CI) in the different study years (a) and in relation to altitude in the different study regions (b). Predictions for (a) were calculated for the year 2005 and the region Western Plateau, predictions for (b) for year 2005.

ge; 2006: 4,1 Junge). Die Brutgrösse wurde von der Höhe beeinflusst, aber in den verschiedenen Regionen auf eine unterschiedliche Weise. Im westlichen Mittelland nahm sie mit zunehmender Höhe zu, während sie im westlichen Jura und im zentralen Mittelland tendenziell abnahm und im Genferseegebiet sowie im nördlichen Jura ein Minimum auf 500–600 m aufwies. Bei einer mittleren Höhe von 500 bis 600 m ist auch ein deutlicher Unterschied zwischen den Regionen erkennbar. Im westlichen Jura war die Brutgrösse in dieser Höhenlage am grössten, im westlichen Mittelland am niedrigsten. Die Brutgrösse war nicht mit dem Ackeranteil korreliert (Abb. 7), wurde aber kleiner, je später die Brut begonnen wurde (Abb. 5).

Das Gewicht der Nestlinge schwankte sowohl zwischen den Regionen als auch zwischen den Jahren stark (Abb. 9). Im westlichen Mittelland und im westlichen Jura waren die Nestlinge tendenziell schwerer als in den anderen Regionen. In den Jahren 2004 und 2005 waren die Nestlinge besonders schwer, in den Jahren 2003 und 2006 hingegen besonders leicht. Das durchschnittliche Gewicht der Nestlinge hing nicht von der Brutgrösse ab. Nestlinge aus tiefen und hohen Lagen waren schwerer

als Nestlinge aus mittleren Lagen. Das Gewicht nahm mit fortschreitendem Schlüpfdatum ab (Abb. 5) und mit steigendem Ackeranteil zu (Abb. 7).

3. Diskussion

Die Ergebnisse unsere Untersuchungen zeigen, dass die verschiedenen Komponenten des Bruterfolges von Turmfalken jährlichen Schwankungen unterlagen und es regionale Unterschiede gab, die teilweise mit der Höhe, aber kaum mit dem Ackeranteil erklärt werden konnten.

Die Untersuchung fand im Rahmen eines integrierten Populationsmonitorings statt. Ein solches integriertes Populationsmonitoring schliesst neben der Überwachung der Bestandsentwicklung auch die Überwachung von demographischen Parametern wie Bruterfolg und Überlebensraten ein. Dank der grossen räumlichen Abdeckung können Daten aus verschiedenen Regionen vergleichend ausgewertet werden. Ein Vorteil dieses Ansatzes besteht darin, dass die Stichprobe sehr gross ist. Dies erlaubt generellere Einblicke in die ökologischen Mechanismen, als wenn nur Bruten von einem

Ort oder kleine Stichproben untersucht werden können. Der Preis der grossen räumlichen Abdeckung sind die teilweise ungenauen Daten: Meistens mussten aus Messungen von nur einem Nestbesuch verschiedene Variablen abgeleitet werden. Deshalb sind die hier berechneten Gelegegrössen als Mindestwerte zu betrachten. Ei- oder Jungenverluste vor und nach

der einmaligen Kontrolle bleiben unbekannt, was zu einer Unterschätzung der Gelegegrösse und Überschätzung der Anzahl Flügglinge führt. Optimal wären sicherlich mehrere Nestkontrollen, bei denen die Nestlinge in einem fixen Alter vermessen werden. So könnten Alter, Lege-, Schlüpfbeginn und schliesslich auch der eigentliche Bruterfolg genauer bestimmt

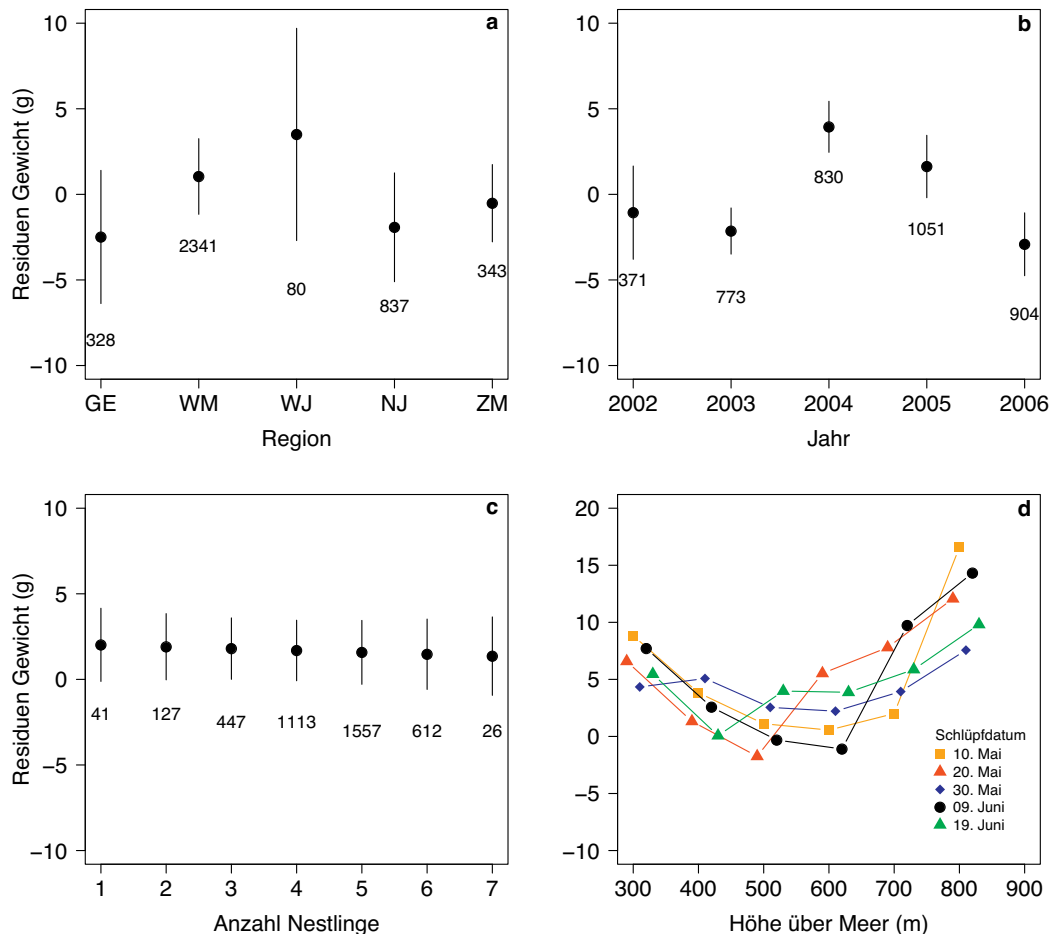


Abb. 9. Einfluss der Region (Genferseegebiet (GE), Westliches Mittelland (WM), Westlicher Jura (WJ), Nördlicher Jura (NJ) und Zentrales Mittelland (ZM)) (a), des Jahres (b) der Brutgrösse (Bruten mit mind. 1 Nestling) (c) und der Höhe (m ü.M.) (d) auf das Nestlingsgewicht (Residuen in g; \pm 95 % CI). Vom Gewicht sind jeweils die Residuen abgebildet. Sie zeigen die Abweichung zum erwarteten Gewicht, welche das Alter der Nestlinge zum Messzeitpunkt berücksichtigt. Die Darstellungen zeigen, ob die Jungen leichter oder schwerer waren als man das aufgrund ihres Alter erwartet. – Predicted residual nestling body mass (\pm 95 % CI) in relation to study regions (Lake Geneva Basin (GE), Western Plateau (WM), Western Jura Mountains (WJ), Northern Jura Mountains (NJ), Eastern Plateau (ZM)) (a), study years (b), brood size (c) and altitude (d). Instead of nestling body mass, age-corrected residuals are shown.

werden. Ein Nachteil von mehreren Kontrollen ist allerdings neben grösserem Zeitaufwand, dass die Turmfalken mehr gestört werden und man so eventuell Brutaufgaben riskiert. Da die durchschnittlichen Werte von Legebeginn, Gelegegrösse, Brutgrösse und Gewicht dieser Studie sehr vergleichbar sind mit einer Reihe anderer (Piechocki 1982, Hasenclever et al. 1989, Village 1990), gehen wir davon aus, dass das Zurückrechnen auf unbekannte Tage nur mit kleinen Fehlern behaftet war.

3.1. Mittelwertvergleiche

Die erhobenen Mittelwerte über Legebeginn, Gelege- und Brutgrösse zeigen keine grosse Auffälligkeiten verglichen mit anderen Erhebungen aus der Schweiz (Glutz von Blotzheim 1962, Kaeser & Schmid 1989, Glutz von Blotzheim et al. 1971, Jeanmonod & Broch 2001) und unterschieden sich auch nicht markant von einer ähnlichen grossräumigen Studie aus Deutschland (Kostrzewska & Kostrzewa 1997). Unser frühester ermittelte Legebeginn (18. März) stimmt auf den Tag genau mit dem frühesten bisher bekannten aus der Schweiz überein (Glutz von Blotzheim 1962). Auch der in den Sechzigerjahren ermittelte Durchschnitt deckt sich recht gut mit den heutigen Verhältnissen. Der mittlere Legebeginn (24. April) war 5 Tage früher als der in Deutschland ermittelte durchschnittliche Legebeginn (Kostrzewska & Kostrzewa 1997). Der starke Kalendereffekt ist ebenfalls früher schon nachgewiesen worden (Glutz von Blotzheim 1962).

Die mittlere Gelegegrösse von 4,90 Eiern liegt etwas tiefer als die Angaben aus früheren Jahren (Mittel = 5,08, $n = 125$; Glutz von Blotzheim et al. 1971) und auch tiefer als in Deutschland (Mittel = 5,19, $n = 2210$; Kostrzewska & Kostrzewa 1997). Jeanmonod & Broch (2001) ermittelten durchschnittliche jährliche Gelegegrössen zwischen 5,15 und 5,27 für den Zeitraum von 1994 bis 1999. Diese sind auch etwas grösser als die hier erhobene mittlere Gelegegrösse (4,94) aus dem gleichen Gebiet (Westliches Mittelland). Ob die Gelegegrösse über die Zeit generell abgenommen hat oder ob dies nur natürliche Schwankungen sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Die Brutgrösse ist der Brutparameter, zu dem am meisten Angaben aus der Schweiz vorhanden sind, weil Turmfalkennestlinge vielfach beringt werden und somit die Brutgrösse ermittelt wird. Allerdings ist die Vergleichbarkeit der verschiedenen Angaben nicht immer einfach, da sie je nach Studie zu verschiedenen Zeiten (Nestlingsalter) erhoben wurde. In der Region Rheinfelden betrug die mittlere Brutgrösse in den Jahren 1954–1958 4,88, und in den Jahren 1984–1988 nur noch 3,30 Junge. Das aus 768 Bruten berechnete langjährige Mittel betrug 4,23 Junge (Kaeser & Schmid 1989) und ist somit höher als der in dieser Studie ermittelte Wert (nördlicher Jura: 3,76). Schon Kaeser & Schmid (1989) wiesen auf einen Rückgang der Brutgrösse hin, und möglicherweise hat sich dieser Trend seither fortgesetzt. Neuenchwander & Schmid (2002) zeigten auch, dass die Brutgrösse an einem Niststandort von 5,9 in den Fünfzigerjahren auf 4,4 Junge in den Neunzigerjahren abgenommen hat. Hingegen ermittelten Jeanmonod & Broch (2001) jährliche Mittelwerte im Bereich zwischen 4,1 und 4,6 Junge für den Zeitraum 1994 bis 1999, was im Bereich des in dieser Studie erhobenen Wertes liegt. Tendenziell scheint die Brutgrösse langfristig abgenommen zu haben, kurzfristig (2002–2006) sehen wir hingegen keinen Trend. Es bleibt zu beobachten, ob die Brutgrösse weiter abnimmt, und falls ja, auf welche Ursachen die Abnahme zurückzuführen ist und welche Bedeutung sie für die Populationsdynamik hat. Verglichen mit jener in Deutschland war die hier ermittelte Brutgrösse von 4,17 Jungen deutlich tiefer (Mittel = 4,46, $n = 2528$; Kostrzewska & Kostrzewa 1997).

Die Gelegegrösse und somit auch die Brutgrösse nahmen im Laufe der Saison ab. Dieses vom Turmfalken (Glutz von Blotzheim 1962) und auch von anderen Vogelarten bekannte Phänomen (Kalendereffekt; Hasenclever et al. 1989, Korpimäki & Wiehn 1998, Carrillo & Gonzales-Davila 2005) war stark ausgeprägt. Das Gewicht der Nestlinge sank im Lauf der Brutsaison ebenfalls. Möglicherweise wirkt sich das auf das Überleben nach dem Ausfliegen aus (Naef-Daenzer et al. 2001). Frühe Bruten konnten deshalb nicht nur mehr, sondern auch qualitativ bessere Junge produzieren. Der

Legebeginn spielt somit eine wichtige Rolle zur Steuerung des Bruterfolges. In unserer Studie schwankte der Legebeginn recht stark zwischen den Jahren, war aber regional wenig unterschiedlich und veränderte sich kaum mit der Höhe und dem Ackeranteil. Dies lässt vermuten, dass die Ursachen für die jährlichen Unterschiede im Legebeginn vor allem ein schwankendes Nahrungsangebot und die Witterung sind. Schon Cavé (1968) zeigte, dass Turmfalken bei geringem Nahrungsangebot später mit der Eiablage beginnen und dann auch eine geringere Gelegegrösse haben.

3.2. Einflussfaktoren

Jahresunterschiede waren für einige der untersuchten Brutparameter recht ausgeprägt. Sie können sowohl durch unterschiedliches Wetter als auch durch unterschiedliches Nahrungsangebot oder einer Kombination davon verursacht werden. Gemässiger Niederschlag im März und April sowie milde Temperaturen im Mai und Juni beeinflussen die Anzahl territorialer Brutpaare und den Bruterfolg positiv (Kostrzewa & Kostrzewa 1990). Während unserer Untersuchung gab es zwei Jahre, die deutlich vom Durchschnitt abwichen. 2003 war ein Hitzejahr, in welchem die üblicherweise idealeren tiefen Lagen durch die Trockenheit wahrscheinlich ein ungünstigeres Nahrungsangebot aufwiesen. Der Winter 2005/2006 war lange und kalt, und das darauffolgende Frühjahr 2006 war regenreich und mäusearm. Das Gewicht der Nestlinge war in diesen beiden Jahren geringer als in den anderen Jahren. Der Legebeginn war im Jahr 2006 deutlich später als in den anderen Jahren, vermutlich als Folge der ungünstigen Witterung. Ein geringes Nahrungsangebot im Winter und Frühling hemmt zudem das Wachstum der Oozyten und führt schliesslich zu einem späteren Legebeginn (Cavé 1968). Die Jahresunterschiede in der Gelegegrösse wurden mit zunehmender Höhe kleiner. Insgesamt schien aber die Gelegegrösse zwischen den Jahren recht konstant zu sein, abgesehen vom Extremjahr 2003 in tiefen Lagen, in dem die Gelegegrösse deutlich kleiner war.

Kaum Jahresunterschiede gab es bei der Brutgrösse. Dies entspricht unseren Erwartun-

gen, da der Turmfalke bei geringem Mäuseangebot auf andere Nahrung ausweichen kann (Piechocki 1982, Kostrzewa & Kostrzewa 1990, Village 1990). In einer niederländischen Studie wurde festgestellt, dass die Überlebensrate der Nestlinge auch bei wechselnder Feldmausdichte recht konstant war (Cavé 1968). Offenbar beeinflusst ein schlechtes Nahrungsangebot die Entscheidung, ob mit einer Brut begonnen wird und wenn ja, wann, was wiederum einen Einfluss auf die Gelegegrösse hat. Hinweise dazu fanden sich auch in unserer Studie. So betrug die jährliche Anzahl Bruten 2005–2008 auf dem Bözberg (Kanton Aargau) 8, 6, 14 und 10. Diese starken Schwankungen wurden kaum von realen Bestandszu- und abnahmen verursacht, sondern wohl wesentlich von einem variablen Anteil von Nichtbrütern (eigene Beob.).

Wie bereits angedeutet, scheint die Brutgrösse langfristig abgenommen zu haben, was darauf hinweisen könnte, dass das Nahrungsangebot im Laufe der Zeit schlechter geworden ist. Im Rahmen des integrierten Populationsmonitorings lassen sich solche Entwicklungen aber erst statistisch sichern, wenn längere Datenreihen vorliegen. Für die Populationsdynamik ist die Anzahl der Nestlinge pro ♀ in der Population eine wichtige Grösse. Da in gewissen Jahren einige ♀ nicht zur Brut schreiten oder ihre Brut in einem frühen Gelegestadium verlassen (Cavé 1968, Village 1990), unterliegt der reale Bruterfolg (Nestlinge pro ♀) tatsächlich grösseren Schwankungen als hier mit der Brutgrösse beobachtet wurde. Die Entscheidung, ob gebrütet wird, ist deshalb wichtig für die Dynamik der Population. Ringablesungen aus dem integrierten Populationsmonitoring werden mit der Zeit hilfreiche Hinweise geben, wie gross der Anteil der Nichtbrüter ist und von welchen ökologischen Faktoren er abhängt.

Die Modellrechnungen zeigten, dass die regionalen Unterschiede geringer waren als die Unterschiede zwischen den Jahren. Die Gelegegrösse wie auch das Gewicht der Nestlinge zeigten keine regionalen Unterschiede, während die Turmfalken in der Genferseeregion tendenziell etwas früher mit der Eiablage begannen. Die Brutgrösse variierte nicht nur leicht zwischen den Regionen, sondern auch

innerhalb der Regionen in Abhängigkeit von der Höhe. Im nördlichen Jura und im Genferseegebiet war sie in mittleren Höhenlagen am geringsten, im westlichen Mittelland nahm sie mit der Höhe zu und im zentralen Mittelland mit der Höhe ab. Ohne Detailuntersuchungen ist es kaum möglich, Ursachen für diese unterschiedlichen Trends zu finden. Generell waren aber die regionalen Unterschiede in der Brutgrösse gering. Möglich ist jedoch, dass der Nichtbrüteranteil regional stärker unterschiedlich war, doch ist dazu nichts bekannt.

Der Ackeranteil hatte einen Effekt auf den Legebeginn und das Gewicht der Nestlinge, aber nicht auf die Gelege- und die Brutgrösse. Bei höherem Ackeranteil begannen die Turmfalken tendenziell früher mit der Eiablage, und die Nestlinge waren schwerer. Ursachen für diesen Trend sind möglicherweise klimatische Faktoren. Ackerbaugebiete sind in der Regel wärmer und niederschlagsärmer. Möglich ist auch, dass Ackerbaugebiete bessere Nahrungsbedingungen bieten, da die Erreichbarkeit der Mäuse meist besser ist als im Grasland. In landwirtschaftlich intensiv genutzten Gebieten ist der Bruterfolg schlechter als in extensiv genutzten Landschaften, was hauptsächlich auf eine geringere Wühlmausdichte und eine schlechtere Erreichbarkeit der Mäuse zurückgeführt wird (Aviles et al. 2001, Valkama & Korpimäki 2004). Mehrere Studien zeigen, dass sich Buntbrachen und extensiv genutzte Stellen in Ackerbaugebieten positiv auf die Nahrungssuche (Buner 1998, Aschwanden et al. 2005) und den Bruterfolg (Aviles et al. 2001) auswirken.

3.3. Schlussfolgerungen

Unsere Untersuchungen zum Bruterfolg des Turmfalken bestätigen anhand eines umfangreichen Datenmaterials einige bereits festgestellte Muster. So zeigte sich, dass der Legebeginn eine wichtige Rolle zur Steuerung der Gelege- und der Brutgrösse wie auch des Gewichts der Nestlinge spielt und dass der Legebeginn seinerseits stark von Umweltfaktoren (Nahrungsangebot, Wetter) beeinflusst wird. Schutzmassnahmen, die das Nahrungsangebot, namentlich im Frühling, positiv beeinflussen,

sollten also zu einem früheren Legebeginn und somit zu einem grösseren Bruterfolg führen. Zur Förderung des Turmfalken sollten deshalb, neben der Installation von Nistkästen, Lebensräume so aufgewertet werden, dass ein gutes Nahrungsangebot und eine gute Erreichbarkeit der Beute erzielt wird, wie z.B. mit lückig bewachsenen Brachen.

Dank. Wir danken herzlich allen freiwilligen Beringerinnen und Beringern: Toni Aeschlimann, Alois Bächli, Monika Baumann, Michel Beaud, François Benoit, Enrico Bergantini, Eric Bernardi, Simon Birrer, Laurent Broch, Martin Buchs, Hans Bussmann, Michel Ceriani, Bertrand Ducret, Samuel Ehrenbold, Hansruedi Flück (†), Patrick Frara, Markus Furrer, Paul Furrer, Thomas Gerdil, Pascal Grand, Guido Gschwend, Alfred Häller, Isabelle Henry, Martin Hohermuth, Paul Holer, Ignaz Hugentobler, Martin Hüsler, Pierre Iseli, Elisabeth Isler, Jacques Jeanmonod, Hervé Joly, Ernst Jud, Priska Jud, Stephan Kaiser, Markus Koller, Urs Kormann, Fränzi Korner, Pius Korner, Patric Kubli, Karl Langenstein, Lukas Leuenberger, Paul Leupp, Hans Minder, Kurt Mohler, Pirmina Nay, Daniel Peier, Claude Perroud, Daniel Pidoux, Christian Piller, Silvia Odermatt, Emmanuel Revaz, Gilbert Rochat, Alexandre Roulin, Walter Sager, Robert Sand, Ueli Schaffner, Rolf Schweizer, Florian Steiner, Konrad Stampfli, Marco Thoma, Agostino Tollardo, Thomas Troxler, Henry Vigneau, Rolf Wiedmer, Ruedi Wüst-Graf, Hans-Ruedi Zimmermann, Hansruedi Zingg, Arne Zumbach und Anton Zwysig. Gabriele Hilke Peter danken wir für die Datenaufbereitung mit GIS, Gilberto Pasinelli, Peter Knaus und Christian Marti und zwei Reviewern für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

Der Bruterfolg ist eine Schlüsselkomponente für die Populationsdynamik. Innerhalb des integrierten Populationsmonitorings des Turmfalken *Falco tinnunculus*, einem von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach koordinierten Projekt, untersuchten wir die zeitliche und räumliche Variation von Legebeginn, Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht in mehreren Regionen der Schweiz von 2002 bis 2006. Der aus 968 erfolgreichen Bruten errechnete mittlere Legebeginn war der 24. April, die mittlere Gelegegrösse betrug 4,90 Eier, die mittlere Brutgrösse (Anzahl Nestlinge) umfasste 4,17 Junge. Diese verschiedenen Komponenten des Bruterfolges von Turmfalken unterlagen jährlichen Schwankungen, und es gab regionale Unterschiede, die teilweise mit der Höhe, aber kaum mit dem Ackeranteil erklärt werden konnten. Ein früher Legebeginn wirkte sich positiv auf Gelegegrösse, Brutgrösse und Nestlingsgewicht aus

und war seinerseits wohl vor allem von der jährlich wechselnden Witterung und dem Nahrungsangebot beeinflusst. Die Brutgrösse war nur geringen jährlichen Schwankungen unterworfen, was auf die Flexibilität des Turmfalken bei der Beutewahl zurückzuführen ist. Schutzmassnahmen, die das Nahrungsangebot, namentlich im Frühling, positiv beeinflussen, sollten zu einem früheren Legebeginn und somit zu einem grösseren Bruterfolg führen.

Literatur

- ARLETTAZ, R., M. KRÄHENBÜHL, B. ALMASI, A. ROULIN & M. SCHAUB (2010) Wildflower areas within revitalized agricultural matrices boost small mammal populations but not breeding barn owls. *J. Ornithol.* 151: 553–564.
- ASCHWANDEN, J., S. BIRRER & L. JENNI (2005): Are ecological compensation areas attractive hunting sites for common kestrels *Falco tinnunculus* and long-eared owls *Asio otus*? *J. Ornithol.* 146: 279–286.
- ASCHWANDEN, J., O. HOLZGANG & L. JENNI (2007): Importance of ecological compensation for small mammals in intensively farmed areas. *Wildl. Biol.* 13: 150–158.
- AVILES, J. M., J. M. SANCHEZ & D. PAREJO (2001): Breeding rates of Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*) in relation to surrounding habitat in south-west Spain. *J. Raptor Res.* 35: 31–34.
- BFS (2003): Landwirtschaftliche Strukturen 2003. Indikatoren nach Gemeinden: Landwirtschaftliche Nutzfläche. Bundesamt für Statistik, Neuchâtel.
- BIJLSMA, R. G. (1997): Handleiding veldonderzoek roofvogels. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- BUNER, F. (1998): Habitat use of wintering Kestrels (*Falco tinnunculus*) in relation to perch availability, vole abundance and spatial distribution. *Dipl.arb. Univ. Basel.*
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON (2002): Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. Springer, New York.
- CARRILLO, J. & E. GONZALES-DAVILA (2005): Breeding biology and nest characteristics of the Eurasian Kestrel in different environments on an Atlantic island. *Ornis Fennica* 82: 55–62.
- CAVÉ, A. J. (1968): The breeding of the kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Neth. J. Zool.* 18: 313–407.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aargauer Tagblatt, Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 4, Falconiformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M.
- HAKKARAINEN, H., S. MYKRÄ, S. KURKI, E. KORPIMÄKI, A. NIKULA & V. KOIVUNEN (2003): Habitat composition as a determinant of reproductive success of Tengmalm's owls under fluctuating food conditions. *Oikos* 100: 162–171.
- HASENCLEVER, H., A. KOSTRZEWA & R. KOSTRZEWA (1989): Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*): 16jährige Untersuchungen in Westfalen. *J. Ornithol.* 130: 229–238.
- HAUSSER, J. (1995): Säugetiere der Schweiz: Verbreitung, Biologie, Ökologie. Denkschriften der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften Bd. 103. Birkhäuser, Basel.
- JEANMONOD, J. & L. BROCH (2001): Suivi d'une population de Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* dans la vallée de la Broye en suite d'une pose intensive de nichoirs: premiers résultats. *Nos Oiseaux suppl.* 5: 27–39.
- KAESER, G. & H. SCHMID (1989): Bestand und Bruterfolg des Turmfalken *Falco tinnunculus* und der Schleiereule *Tyto alba* in der Region Rheinfelden 1951–1988. *Ornithol. Beob.* 86: 199–208.
- KORPIMÄKI, E. (1994): Rapid or delayed tracking of multi-annual vole cycles by avian predators? *J. Anim. Ecol.* 63: 619–628.
- KORPIMÄKI, E., P. R. BROWN, J. JACOB & R. P. PECH (2004): The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *Bioscience* 54: 1071–1079.
- KORPIMÄKI, E. & K. NORRDAHL (1991): Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls and long-eared owls to vole densities. *Ecology* 72: 814–826.
- KORPIMÄKI, E. & J. WIEHN (1998): Clutch size of kestrels: Seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 259–272.
- KOSTRZEWA, A. & R. KOSTRZEWA (1990): The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the Buzzard *Buteo buteo*, Goshawk *Accipiter gentilis* and Kestrel *Falco tinnunculus*. *Ibis* 132: 550–559.
- KOSTRZEWA, R. & A. KOSTRZEWA (1997): Der Bruterfolg des Turmfalken *Falco tinnunculus* in Deutschland: Ergebnisse 1985–1994. *J. Ornithol.* 138: 73–82.
- MARTIN, T. E. (1987): Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453–487.
- MERMOD, M., T. S. REICHLIN, R. ARLETTAZ & M. SCHAUB (2009): The importance of ant-rich habitats for the persistence of the wryneck *Jynx torquilla* on agricultural land. *Ibis* 151: 731–742.
- NAEF-DAENZER, B. & L. F. KELLER (1999): The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development and its consequences for nestling growth and fledging weight. *J. Anim. Ecol.* 68: 708–718.
- NAEF-DAENZER, B., F. WIDMER & M. NUBER (2001): Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70: 730–738.
- NEUENSCHWANDER, K. & H. SCHMID (2002). In 50 Jahren 50 erfolgreiche Bruten des Turmfalken

- Falco tinnunculus* am selben Brutplatz. Ornithol. Beob. 99: 324–326.
- PIECHOCKI, R. (1982): Der Turmfalke *Falco tinnunculus*: seine Biologie und Bedeutung für die biologische Schädlingsbekämpfung. Die neue Brehm-Bücherei Bd. 116. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- R Development Core Team (2004): R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- SCHMID, H. (1990): Die Bestandsentwicklung des Turmfalken *Falco tinnunculus* in der Schweiz. Ornithol. Beob. 87: 327–349.
- VALKAMA, J. & E. KORPIMÄKI (2004): Nestbox characteristics, habitat quality and reproductive success of Eurasian Kestrels. Bird Study 46: 81–88.
- VILLAGE, A. (1990): The Kestrel. Poyser, London.
- ZAJAC, T., W. SOLARZ & W. BIELANSKI (2008): Site-dependent population dynamics: the influence of spatial habitat heterogeneity on individual fitness in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. J. Avian Biol. 39: 206–214.

Manuskript eingegangen 19. August 2009

Bereinigte Fassung angenommen 27. Januar 2011