

Aus dem Institut für Pathologie der Universität Basel
Abteilung Medizinische Biologie (Prof. Dr. Heinz Durrer)

Die dichteabhängige Regulation im Brutschwarm der Strassentaube *Columba livia forma domestica*

Daniel Haag

Strassentauben gehören zu den wenigen Vögeln, die in unseren lärmigen und hektischen Stadtzentren überleben können. Als Nachfahren verwilderter Haustauben, die wiederum von der Felsentaube abstammen, bevorzugen sie die Häuserschluchten unserer Städte. Diese Strukturen sind vom Menschen geschaffene künstliche Äquivalente ihres natürlichen Lebensraumes, der Felsenküste.

Wie jede andere wildlebende Population sind auch Strassentaubenbestände wachstumsbegrenzenden Einflüssen unterworfen. Als wichtigster limitierender Faktor kann das Nahrungsangebot und dessen Verfügbarkeit für die Tauben weitgehend die Grösse der Population oder sogar deren Existenz bestimmen. Der Einfluss des Nahrungsangebotes konnte in den Jahren des zweiten Weltkrieges gut verfolgt werden (Goodwin 1978 und briefl.). In London gingen die Strassentaubenbestände während der Lebensmittelrationierung massiv zurück oder verschwanden vollständig, weil viel weniger Nahrung in Form von Abfällen oder durch gezielte Fütterung auf die Strasse gelangte (Simms 1979).

Im Frühjahr 1987 hatte ich Gelegenheit, die Situation in Kairo zu untersuchen. Trotz grosser Mengen für Tauben verwertbarer Abfälle konnte ich keine Strassentaubenschwärme finden. In Ägypten hat die Taubenzucht eine jahrtausendelange Tradition, so dass es sicher genügend entflozene Tiere gäbe, die die Grundlage für Strassentaubenpopulationen bilden könnten. Der Grund für das Fehlen solcher Strassentauben liegt vermutlich bei den vielen verwil-

derten, oft halb verhungerten Katzen und Hunden, die Kairo in grosser Zahl bevölkern. Es konnten z.B. Hunde beobachtet werden, die Brosamen von der Strasse aufleckten. Diese beiden Säugerarten verzehren alle Abfälle und dürften so über Nahrungskonkurrenz die Entstehung von Strassentaubenpopulationen verhindern.

Nach Lack (1954) bleiben Populationen in ihrer Grösse mehr oder weniger stabil, wenn keine massiven Veränderungen in deren Umwelt auftreten. Diese relative Stabilität führt er auf das Wirken dichteabhängiger Kontrollfaktoren zurück. Während das Nahrungsangebot die Grösse der Population limitiert, regulieren andere Faktoren über die Dichte, unter der die Strassentauben leben, als eine Form der Selbstregulation den Bestand ebenfalls.

Dank des in der Stadt konzentrierten Nahrungsangebotes brauchen die Strassentauben nicht mehr die gefährlichen Flüge in die Landschaft zu unternehmen und entziehen sich dadurch weitgehend ihrem natürlichen Regulationssystem; von ihren angestammten Feinden jagt der Wanderfalke selten, der Habicht nicht in der Stadt. Der Sonderfall einer aus dem natürlichen Kontext entkoppelten Population erlaubt es, dichteabhängige Regulationsfaktoren mit einem Minimum an störenden Einflüssen zu untersuchen. Am Beispiel der Population von Basel wurden die Mechanismen dieser dichteabhängigen Regulation und ihre Auswirkungen am Brutplatz an zwei Brutschwärmen untersucht, die unter verschiedenen Umweltbedingungen leben (Stadtzentrum und Stadtperipherie).

Die Stadt Basel beherbergt heute eine Population von etwa 25000 Tieren, die sich zum grössten Teil auf die dicht bebauten Altstadtquartiere konzentriert. Die Siedlungsdichte nimmt vom Stadtzentrum bis zu den peripher gelegenen Gartenquartieren kontinuierlich ab (Haag 1984). Den Tauben steht zwar eine reiche Nahrungsgrundlage zur Verfügung, doch herrscht ein empfindlicher Mangel an geeigneten Nistplätzen. In den letzten Jahren stieg die Population durch die guten Ernährungsbedingungen dauernd an, während gleichzeitig die Nistmöglichkeiten abnahmen. Viele ältere und reich strukturierte Gebäude mussten modernen Bauten mit glatten Fassaden weichen. Stadttauben bevorzugen als Höhlenbrüter im Halbdunkel gelegene Innenräume. Aus hygienischen Gründen wurden aber die meisten Zugänge vollständig vergittert, so dass weder Stadttauben noch andere Tiere wie Segler oder Fledermäuse geeignete Nistmöglichkeiten finden. Deshalb drängt sich eine grosse Zahl von Tauben in den wenigen geeigneten Schlägen zusammen.

Dichteabhängige Regulationsmechanismen können in solchen überbevölkerten Schlägen gut erfasst werden. In den Jahren 1981–1983 und 1986–1987 wurden zwei Versuchsschläge im Stadtzentrum und an der Stadtperipherie regelmässig besucht und alle relevanten Daten erhoben. Diese zwei Brutschwärme wuchsen während der beiden Beobachtungsphasen kontinuierlich an.

Im Zentrum der Fragestellung stehen daher die Auswirkungen der zunehmenden Dichte an Tieren auf den Brutschwarm. Das umfangreiche Datenmaterial erlaubt auch die Überprüfung der Hypothese, dass durch eine Überpopulation Regulatoren aktiviert werden, die das Populationswachstum dämpfen. Ein besonderes Schwergewicht liegt auf der statistischen Prüfung der Daten. Es wird vor allem versucht, die Zusammenhänge zwischen erhöhter Populationsdichte und den durch sie erzeugten Auswirkungen mathematisch zu beschreiben.

Im Speziellen ergeben sich folgende Fragestellungen:

- (1) Wie verhält sich die Mortalität der Eier und der Nestlinge bei einer Zunahme an Tieren im Brutschwarm?
- (2) Lassen sich Korrelationen zwischen der Dichte an Tieren und der durchschnittlichen Territoriumsgrössen der Brutpaare auf die Mortalität der Eier und der Nestlinge feststellen?
- (3) Welche Faktoren bewirken die Ei- und Nestlingsmortalität?
- (4) Wie lassen sich diese Zusammenhänge mathematisch charakterisieren?
- (5) Welchen populationsdynamischen Einfluss üben diese Faktoren auf die Produktivität eines Brutschwarmes aus?

1. Methoden

Für die vorliegende Untersuchung standen die Taubenschläge zweier Kirchen auf dem Stadtgebiet von Basel zur Verfügung, die eine in einem Aussenquartier, die andere im Stadtzentrum. Die Matthäuskirche liegt in einem dicht bebauten Wohnquartier, das eine durchschnittliche Taubendichte von etwa 10 Tieren/ha aufweist (Haag 1984). Der Schlag liegt über dem Kirchenschiff. Er verfügt zusammen mit den Nistboxen über eine Fläche von 44m². Der zweite, 1km vom ersten entfernte Schlag, liegt im Stadtzentrum, wo durchschnittlich 39 Tiere/ha leben. Er befindet sich im Dachstock der Peterskirche und verfügt über eine Fläche von 9m².

Die Beobachtungszeit erstreckte sich vom Mai 1981 bis zum Juni 1983 und vom Mai 1986 bis zum Juni 1987. Wöchentlich wurden in den beiden Kontrollschlägen folgende Daten ermittelt:

- (1) Anzahl Eier und Nestlinge in den Nestern.
- (2) Nester mit Eiern. Die Eier wurden mit einer starken Taschenlampe durchleuchtet. Dadurch wurde festgestellt, ob sie befruchtet waren oder nicht. Konnte auch nach einer zweiten Kontrolle 7 Tage später kein Embryo festgestellt werden, wurde

das Ei als unbefruchtet oder nicht bebrütet betrachtet. Bei älteren Eiern wurde durch Befühlen anhand der Temperatur erfasst, ob sie noch bebrütet waren. Abgestorbene Eier verlieren zudem ihren matten Glanz und erscheinen gräulich.

(3) Nester mit Nestlingen. Die Nestlinge wurden jeweils sorgfältig nach Ektoparasiten und Krankheitssymptomen untersucht. Um alle Ektoparasiten zu gewinnen, wurde eine spezielle Methode entwickelt: In einen Kunststoffbeutel wird ein mit Äther getränktes Papiertaschentuch gelegt. Dann wird der Nestling möglichst schnell so in den Beutel gesteckt, dass sein Kopf noch herauschaut. Mit den Fingern wird eine Art Manschette um den Hals des Nestlings gebildet, so dass sich im Beutel ein äthergesättigtes Milieu bilden kann. Nach zwei bis drei Minuten fallen die Ektoparasiten in den Beutel oder bleiben am Papiertaschentuch kleben. Diese Methode erwies sich als sehr geeignet, da mit ihr auch Ektoparasiten gefangen werden, die sonst wegen ihrer grossen Fluchtgeschwindigkeit nur durch Zufall entdeckt werden (z.B. Vogelflöhe, Rote Blutmilbe).

Tote Nestlinge waren meist so stark verwest, dass eine genaue Feststellung der Todesursache nicht möglich war. In jedem Fall aber wurde versucht, das Todesdatum abzuschätzen. Da die Nestlinge von der dritten Woche an ihr Nest verlassen und sich in Gruppen etwa Gleichaltriger zusammenschliessen, wurden sie zur eindeutigen Identifizierung zwischen der zweiten und dritten Lebenswoche mit einer Flügelmarke für Küken versehen. Sie besteht aus einem Aluminiumplättchen und einer gebogenen Nadel, die zwischen der Sehne der vorderen Flughaut und der Armbeuge befestigt wird.

Alle 4 Monate wurden mit Hilfe von zwei Mitarbeitern nachts alle Tauben mit einem Käscher im verschlossenen Schlag eingefangen. Die ebenfalls markierten Adulttiere wurden registriert und auf Ektoparasitenbefall, Verletzungen und Ernährungszustand untersucht. Dadurch konnte die Zusammensetzung des Brutschwarmes aus

etablierten Adulttieren, im Schlag aufgewachsenen Jungtieren und neu zugeflogenen Tieren ermittelt werden. Letztere wurden ebenfalls individuell markiert. Aus diesen Daten konnte die Dichte an Tieren sowie die durchschnittliche Territoriumsgrösse für jeden Monat errechnet werden.

Die Auswertung der Daten erfolgte mit einem Personal Computer Macintosh Plus, Statistik-Programm Stat View 512⁺. Die Beobachtungszeit wurde in verschiedene Phasen eingeteilt, die statistisch als selbständige Einheiten betrachtet wurden. Für die statistische Prüfung auf signifikante Unterschiede zwischen den Phasen PI und PII für den Schlag der Peterskirche und MI, MII, und MIII für den Schlag der Mathäuskirche könnte der Test für verbundene, nicht normalverteilte Stichproben nach Wilcoxon angewendet werden, da es sich bei den Brutschwärmen im zeitlichen Ablauf oberflächlich betrachtet um die gleiche Einheit unter verschiedenen Bedingungen handelt. Da sich aber im Laufe der Beobachtungszeit durch Veränderungen in der Zusammensetzung nicht exakt die gleichen Tiere in den Schwärmen befanden, musste der weniger empfindliche U-Test nach Mann-Whitney angewandt werden.

Definitionen

Als Jungtiere gelten alle Tauben von der 5. Lebenswoche bis zum Alter von 6 Monaten.

Unter Dichte verstehen wir die Anzahl adulter und juveniler Tauben pro m² Schlagfläche.

Als Territoriumsgrösse bezeichnen wir die durchschnittliche Grösse des Brutterritoriums, angegeben in m² pro Paar. Für die Ermittlung wurden ausschliesslich die adulten Tiere gewertet. Da Strassentauben ihre Territorien ganzjährig verteidigen, wurden alle Erwachsenen und nicht bloss tatsächlich brütende Vögel miteinbezogen.

Für die Berechnung der Eimortalität wurden alle im betreffenden Monat abgelegten Eier erfasst; anschliessend wurde festgestellt, wieviele davon absterben. Analog wurde die Nestlingsmortalität aus

den im betreffenden Monat geschlüpften Nestlingen ermittelt.

2. Resultate

2.1. Entwicklung der Brutschwarmgrösse

Die Grösse des Brutschwarms der Matthäuskirche nahm während der ganzen Beobachtungszeit kontinuierlich zu (Abb. 1).

Der erste Abschnitt (MI: Mai 1981 bis Okt. 1982) zeichnete sich durch eine relativ geringe Ei- und Nestlingsmortalität aus (durchschnittliche Dichte = 0,76 Tiere/m², durchschnittliche Territoriumsgrösse = 4,05 m²/Paar). Ein massiver Anstieg der Nestlingsmortalität liess es als sinnvoll erscheinen, einen zweiten Abschnitt zu bil-

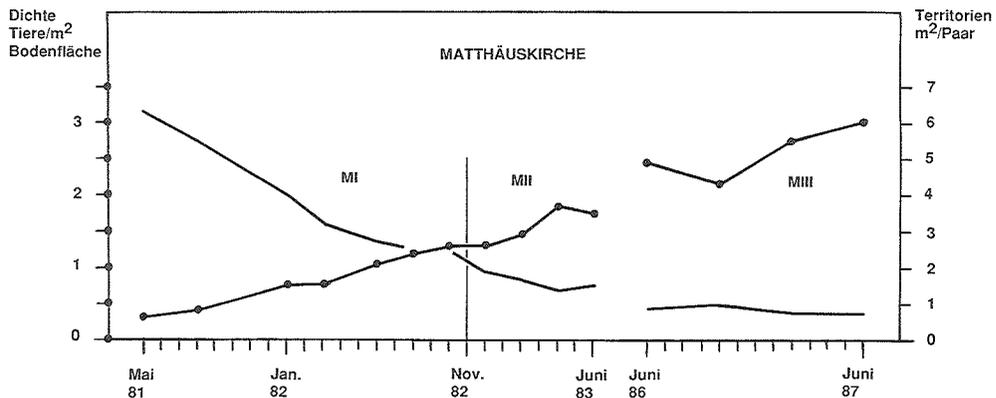


Abb. 1. Populationsentwicklung des Brutschwarms der Matthäuskirche (Stadtperipherie). Linie zwischen Punkten: Entwicklung der Dichte in Tieren/m² Brutfläche; Linie allein: Entwicklung der durchschnittlichen Territoriumsgrösse in m²/Paar; U-Test auf Unterschiede der Dichte: MI verglichen mit MII: $Z = -4,222$, $p < 0,0001$, MII verglichen mit MIII: $Z = -0,040$, $p < 0,0001$. – Population development of the breeding flock at St. Matthew Church (on the outskirts of Basle). Line between dots: Population density given as individuals per m² of space available for nesting; Extended line: Mean territory size in m² per breeding pair.

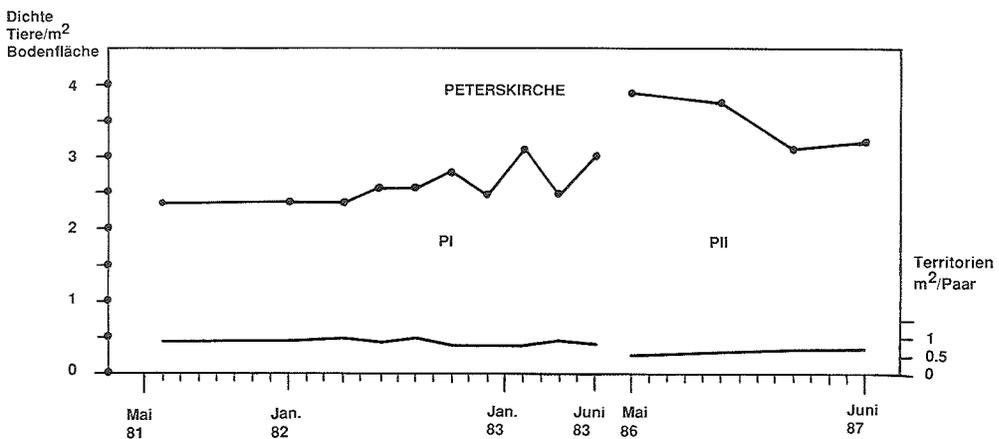


Abb. 2. Populationsentwicklung des Brutschwarms der Peterskirche (Stadtzentrum). U-Test auf Unterschiede der Dichte: Z PI verglichen mit PII = $-5,014$, $p < 0,0001$. – Population development of the breeding flock at St. Peter's Church (center of the city of Basle).

den, der durch eine stark angestiegene Dichte bzw. durch eine geringere durchschnittliche Territoriumsgrösse charakterisiert war (MII: Nov. 1982 bis Juni 1983, 1,53 Tiere/m², 1,69 m²/Paar). In der zweiten Beobachtungsperiode, drei Jahre später, war der Schwarm weiter angewachsen (MIII: Juni 1986 bis Juni 1987, 2,53 Tiere/m², 0,87 m²/Paar).

Im Brutswarm der Peterskirche war zwischen 1981 und 1983 (PI: Mai 1981 bis Juni 1983, 2,53 Tiere/m², 0,85 m²/Paar) kein wesentlicher Anstieg der Dichte festzustellen (Abb. 2). Im ersten Halbjahr 1986 war der Brutswarm zwar etwas angewachsen; er nahm aber während der zweiten Beobachtungsphase wieder ab (PII: Mai 1986 bis Juni 1987, Dichte 3,49 Tiere/m², 0,62 m²/Paar). In beiden Schlägen nahm die Dichte von Phase zu Phase hochsignifikant zu.

2.2. Brutsaison und Anteile brütender Tiere

Die Brutpflege dauert von der Eiablage bis zum Ausfliegen der 5 Wochen alten Jungtiere rund 52 Tage. Der Anteil der brütenden Tiere in % wurde für jeden der 77 Beobachtungsmonate folgendermassen errechnet: Er ist gleich dem prozentualen Anteil der Paare, die im entsprechenden Monat Eier oder Nestlinge versorgten. Ab der fünften Lebenswoche wurden die Tiere als ausgeflogene Jungtiere gewertet und in die Berechnung der Dichte miteinbezogen.

Im Jahresdurchschnitt waren 50,7% der Tiere mit Brutpflege beschäftigt. Halten Strassentauben, wie ihre Vorfahren, die Felsentauben, eine Brutpause oder wenigstens eine erkennbare Brutsaison ein (Peterson & Williamson 1949, Murton & Clarke 1968)? Um dies festzustellen, wurden die für die beiden Schläge erhaltenen Prozentwerte der mit Brutpflege beschäftigten Tiere nach Monaten gruppiert. So standen z.B. für die Berechnung des Januardurchschnittswertes folgende Daten zur Verfügung: MI Jan. 82, PI Jan. 82, PI Jan. 83, MIII Jan. 83, MIII Jan. 87, PII Jan. 87. Für jeden Monat standen 6–8 Werte zur Verfü-

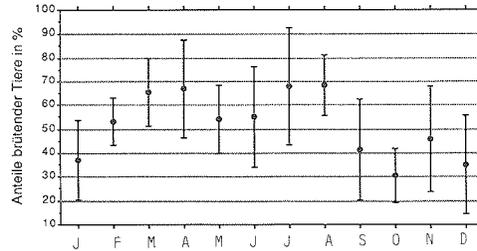


Abb. 3. Saisonale Verteilung der Brutaktivität bezogen auf die einzelnen Monate. Angegeben ist der Anteil an Tieren in %, die im entsprechenden Monat mit Brutpflege beschäftigt waren. Die Balken zeigen den Bereich einer Standardabweichung (SD) an, n = 6 bis 8 Beobachtungen pro Monat. J = Januar, F = Februar usw. – *Seasonal distribution of breeding activity given as the percentage of individuals engaged with a brood in the respective month. The bars indicate one standard deviation (SD), n = 6 to 8 observations for each month. J = January, F = February etc.*

gung. Eine erhöhte Brutaktivität ist zwischen März und August zu beobachten. Die reduzierte Brutaktivität von Ende September bis Ende November dürfte nach D. Goodwin (briefl.) mit der intensivsten Phase der Mauser zusammenhängen. Allgemein aber lässt sich eine Brutpause, wie auch schon für andere Populationen gezeigt, bei den Basler Strassentauben nicht feststellen (Murton 1972, Goodwin 1954, Häkkinen 1973, Simms 1979).

Abb. 4 stellt die durchschnittlichen prozentualen Anteile brütender Tiere während der verschiedenen Beobachtungsphasen in den beiden Versuchsschlägen dar. Im Schlag der Peterskirche nahm bei einer markanten Dichtezunahme die Brutaktivität um rund einen Viertel ab (PI: 50,9%; PII 38,0%). Allerdings lässt sich der Zusammenhang zwischen dem Absinken der Brutaktivität und der zunehmenden Dichte vor allem wegen der grossen Streuung statistisch nicht nachweisen.

2.3. Einfluss der Brutswarmgrösse auf die Eimortalität

In der 77 Monate dauernden Beobachtungszeit wurde das Schicksal von 955 abgelegten Eiern verfolgt. Ein Taubengelege

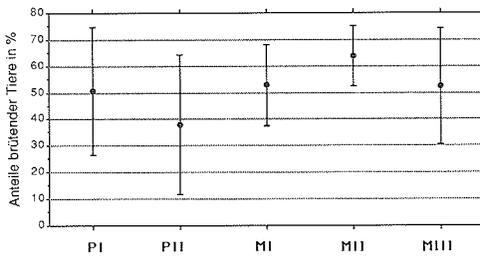


Abb. 4. Anteile an Paaren in %, die durchschnittlich in den Phasen PI bis MIII mit Brutpflege beschäftigt waren. Die Balken zeigen den Bereich einer Standardabweichung (SD) an, Gesamtdurchschnitt für alle 76 Monate = 50,7%, SD 21,96, Minimalwert = 0%, Maximalwert = 91,8%. – *Percentage of pairs engaged with a brood during phases PI to MIII. The bars indicate one standard deviation (SD); overall mean for all 76 months = 50.7%, SD = 21.96, minimum = 0%, maximum = 91.8%.*

umfasst wegen der Limitierung durch die Kropfmilch, welche beide Elternteile produzieren, normalerweise 2 Eier; Gelege mit 1 oder 3 Eiern treten nur ausnahmsweise auf (Haag 1984). Die durchschnittliche Eimortalität betrug 40,3%. Mit verschiedenen statistischen Methoden wurde geprüft, ob eine signifikante Korrelation der Eimortalität mit der Dichte und mit der durchschnittlichen Territoriumsgröße besteht.

Je grösser die Dichte, desto höher ist die Eimortalität. Der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman zeigt eine hochsignifikante Korrelation zwischen der Eimortalität und sowohl der Dichte als auch der durchschnittlichen Territoriumsgröße (Eimortalität und Tiere/m²: $Rho = 0,448$, dem zugehörigen Z-Wert von 3,831 entspricht eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,001$; Eimortalität und Territoriumsgröße in m²/Paar: $Rho = -0,474$, $Z = -4,051$, $p < 0,0001$).

Die Dichte verläuft proportional zum

Wachstum eines Schwarmes, und alle Tiere, also auch Jungtiere, werden gewertet. Die durchschnittliche Territoriumsgröße hingegen verläuft indirekt proportional zum Wachstum des Schwarmes; gewertet werden nur die Adulttiere. Da es sich also um zwei verschiedene Parameter des Brutschwarmes handelt, wurden jeweils beide für die Berechnungen möglicher Zusammenhänge in die Auswertung miteinbezogen.

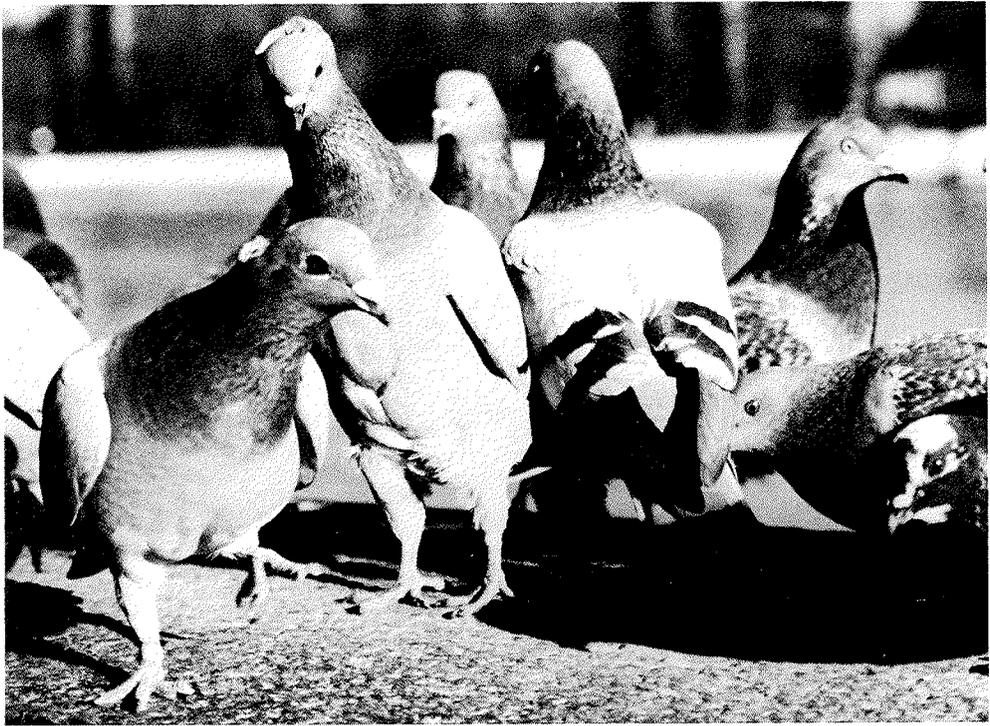
Für jede der im folgenden untersuchten Beziehungen wurde die lineare sowie die polynomiale Regression 2. Ordnung errechnet. Anhand der Vergleiche der Korrelationskoeffizienten r der Regressionsgleichungen zeigte sich, dass die linearen Modelle durchwegs eine schlechtere Anpassung zeigten als die quadratischen.

Abb. 5 zeigt die polynomiale Regression 2. Ordnung der Eimortalität in Abhängigkeit von der Dichte. Trotz grosser Streuung, wie sie für solche Brutdaten üblich ist, liess sich eine hochsignifikante Korrelation nachweisen.

In Abb. 6 ist die polynomiale Regression 2. Ordnung der Eimortalität in Abhängigkeit von der Territoriumsgröße dargestellt. Da weit mehr Beobachtungsmonate unter hohen Dichten zur Verfügung standen, konzentrieren sich die Punkte vor allem unterhalb von 1m²/Paar. Denkt man sich eine Hüllkurve, die alle Extremwerte einbezieht, ergibt sich eine Keilform. Diese sagt aus, dass bei kleinen Territorien eine hohe wie auch eine geringe Eimortalität möglich ist. Unter optimalen Brutbedingungen ab etwa 3m²/Paar sind dann nur noch relativ geringe Eimortalitäten zu beobachten.

Um die Ursachen für die erhöhte Eimortalität bei steigender Dichte bzw. sinkender Territoriumsgröße abzuklären, wurden

Tafel 9. (Oben) Strassentauben zeigen ein typisches Bettelverhalten, indem sie den Hals nach vorne strecken und den Kopf seitlich hin und her drehen. (Unten) «Slumaspekt» eines Stadttaubenschlages; tote Nestlinge und Jungtiere verwesen in den überbesetzten, von Kot übersäten Schlägen. – *(Above) Typical begging behaviour of Street Pigeons. (Below) Street Pigeon loft in the city: dead nestlings and faeces decompose in crowded lofts.*



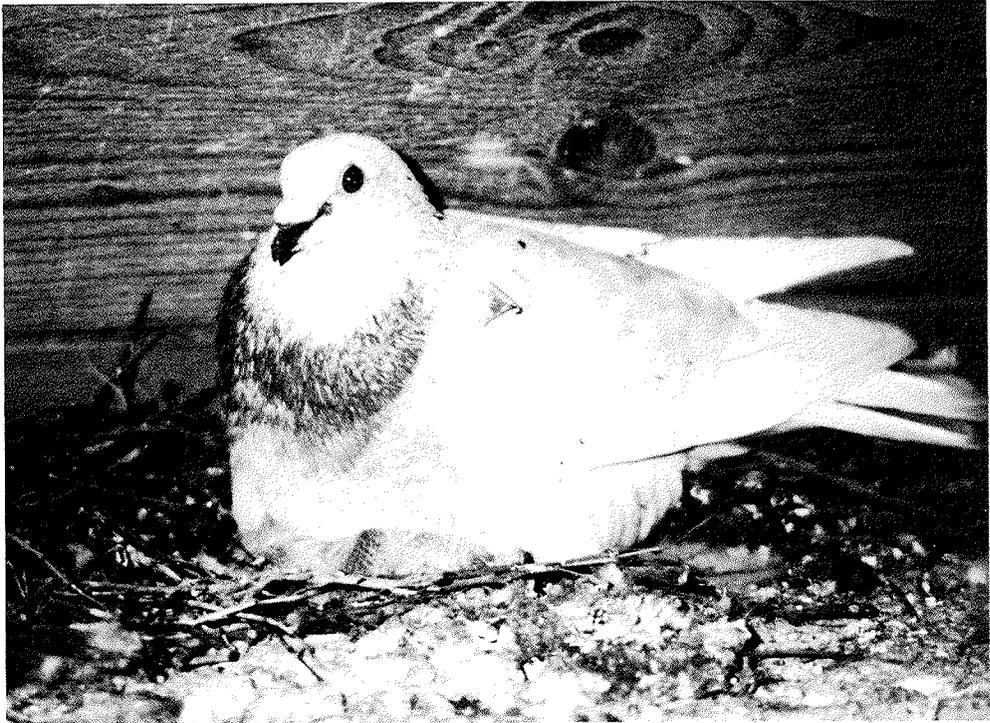


Abb. 5. Polynomiale Regression 2. Ordnung der Eimortalität in Abhängigkeit von der Dichte an Tieren/m² Brutfläche (F-Test: $p = 0,0007$, Korrelationskoeffizient der Regression $r = 0,569$). Jeder Punkt stellt den Durchschnittswert eines Beobachtungsmonats dar. – *Polynomial regression of second order of egg mortality as a function of population density. Points indicate the monthly means.*

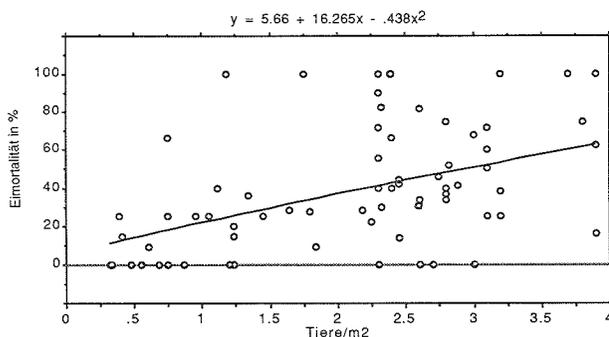
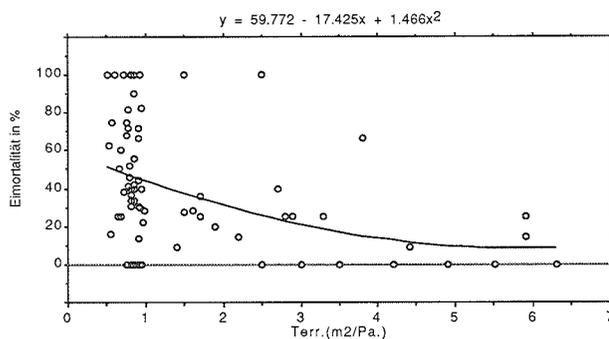


Abb. 6. Polynomiale Regression 2. Ordnung der Eimortalität in Abhängigkeit von der durchschnittlichen Territoriumsgröße der Brutpaare in m²/Paar (F-Test: $p = 0,0003$, $r = 0,459$). – *Polynomial regression of second order of egg mortality as a function of average territory size of the breeding pairs, in m² per pair.*



zwischen August 1986 und Juni 1987 die Eier ($n = 342$) aus den beiden Kontrollschwärmen genauer untersucht. 85% waren befruchtet. Davon starben 37% als Embryonen oder während des Schlüpfens ab. 15% aller Eier waren unbefruchtet oder wurden nie bebrütet. Im Brutschwarm der Matthäuskirche traten zwischen März und Mai 1987 dünnchalige Eier auf, die beim Brüten eingedrückt wurden (9 von 129, d.h. 7%). Aus einem Drittel dieser eingedrückten Eier schlüpften trotzdem Nestlinge aus. Die Dünnchaligkeit ist ein Hinweis auf physiologische Störungen der Täubinnen, da sie bei hoher Dichte auch dann vorkommt, wenn die Tiere genügend

Kalk aufnehmen können (Haag 1984). Das Auftreten der dünnchaligen Eier fiel mit der Zeit zusammen, in der absolut und prozentual ein Höchstwert an brütenden Paaren beobachtet wurde (März 64,5% der Paare mit Brutpflege beschäftigt, April 68,4%, Mai 65,5%, Jahresmittelwert 45,5%).

2.4. Einfluss der Brutschwarmgröße auf die Nestlingsmortalität

In 59 Beobachtungsmonaten wurde in den beiden Schlägen das Schicksal von 570 Nestlingen verfolgt. Die durchschnittliche Mortalität betrug 48,2%.

Tafel 10. (Oben) Einen Tag alter Nestling mit von Kropfmilch gefülltem Kropf. Als Nesthocker haben sie keine Möglichkeit, sich gegen Parasiten und Nesträuber zu wehren. (Unten) Huderndes Strassentaubenmännchen. Durch die dauernden Störungen, die in den überfüllten Schlägen auftreten, stehen die Elterntiere oft unter Dauerstress, der sich in einer hohen Ei- und Nestlingsmortalität auswirkt. – *(Above) Day old nestling. The crop is filled with cropmilk. (Below) Male pigeon brooding. Continuous stress due to frequent disturbance in the crowded lofts results in high egg and nestling mortality.*

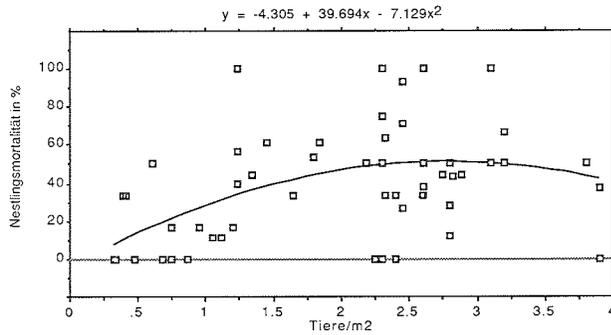


Abb. 7. Polynomiale Regression 2. Ordnung der Nestlingsmortalität in Abhängigkeit von der Dichte an Tieren/m² (F-Test: $p = 0,0018$, $r = 0,449$). – *Polynomial regression of second order of nestling mortality as a function of population density, in individuals per m².*

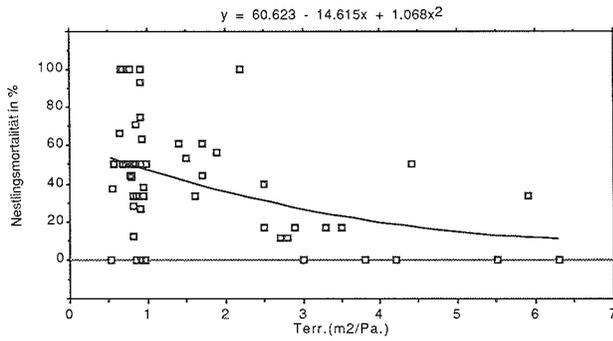


Abb. 8. Polynomiale Regression 2. Ordnung der Nestlingsmortalität in Abhängigkeit von der Territoriumsgröße in m²/Pair (F-Test: $p = 0,002$, $r = 0,437$). – *Polynomial regression of second order of nestling mortality as a function of territory size, in m² per pair.*

Je höher die Dichte und je kleiner die Territorien, desto grösser wird die Nestlingsmortalität (Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman: Nestlingsmortalität mit Tiere/m²: $Rho = 0,418$, $Z = 3,18$, Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,01$, Nestlingsmortalität zu m²/Pair: $Rho = -0,389$, $Z = -3,047$, $p < 0,01$).

Abb. 7 zeigt die polynomiale Regression 2. Ordnung zwischen der Nestlingsmortalität und der Dichte. Die Regression ist sehr gut gesichert.

Auch die Regression 2. Ordnung der Nestlingsmortalität in Abhängigkeit von der Territoriumsgröße ist hochsignifikant. Denkt man sich eine Hüllkurve, ergibt sich wiederum eine Keilform. Diese sagt aus, dass bei geringer Territoriumsgröße die Nestlingsmortalität gross oder auch gering sein kann, bei grossen Territorien aber durchwegs relativ gering ist.

Abb. 9 zeigt die Nestlingsmortalität in den verschiedenen Phasen der beiden Schläge. Wegen der starken Streuung liess

sich mit dem U-Test nur für MI verglichen mit MII und für MI verglichen mit MIII ein statistisch signifikanter Unterschied belegen ($Z = -3,476$, $p < 0,001$ bzw. $Z = -3,081$, $p < 0,01$).

Die erhöhte Nestlingsmortalität wird

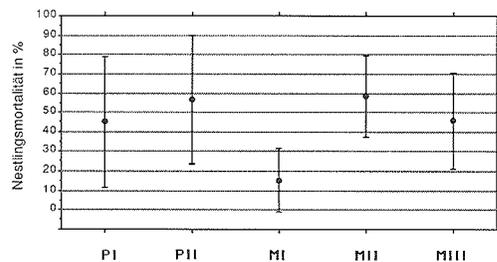


Abb. 9. Durchschnittliche Nestlingsmortalitäten während der verschiedenen Phasen. In MI optimale Bedingungen mit tiefer Dichte und grossen Territorien. U-Test: MI zu MII, $Z = -3,476$, $p < 0,001$, MI zu MIII, $Z = -3,081$, $p < 0,01$. – *Mean nestling mortality during different phases. At MI optimal conditions with low population density and large territories.*



Abb. 10. Durch Mangelernährung verursachte Veränderung der Haut bei einem 12 Tage alten Nestling. Diese geschwächten Tiere fallen Krankheiten und Parasiten viel leichter zum Opfer als gesunde. – *Skin disorders due to malnutrition in a 12 day old chick.*

durch einen ganzen Komplex verschiedener dichteabhängiger ausserartlicher Regulatoren verursacht. Dabei treten verschiedene Krankheitserreger (z.B. Erreger der Ornithose oder der Trichomoniasis) wie auch Parasiten (Taubenzecke, Vogelfloh, rote Blutmilbe) und Nesträuber (Hausmäuse) erst bei erhöhter Dichte auf.

In MI, als eine geringe Dichte herrschte und die Paare sehr grosse Territorien verteidigen konnten, traten keine Ektoparasiten auf. Nur ein Nestling wurde am Ende von MI, als die Dichte schon stark zugenommen hatte, durch Hausmäuse getötet, die sich im Schlag angesiedelt hatten. In MII breiteten sich dann die Hausmäuse

stark aus; auch konnten nun Taubenzecken und Vogelflöhe gefunden werden. In MIII, drei Jahre später, waren die Hausmäuse verschwunden, dafür hatte sich in der Zwischenzeit die Rote Vogelmilbe ausgebreitet. Im Schlag der Peterskirche herrschte immer eine sehr hohe Dichte. Die Taubenzecke besiedelte diesen Schlag in sehr grosser Zahl. Diese Lederzecken konnten zu Hunderten eng zusammengedrängt in den Ritzen von Balken gefunden werden.

Mit der Vergrösserung der Brutschwärme bei gleichbleibender Grundfläche ist eine zunehmende Vernachlässigung der Nestlinge zu beobachten. Schlechte, unregelmässige Ernährung und mangelndes Hu-

Tab. 1. Parasitierung der Nestlinge in den Schlägen an der Matthäuskirche (Aussenquartier) und an der Peterskirche (Zentrum) mit Taubenzecke *Argas reflexus*, Roter Blutmilbe *Dermanyssus gallinae*, Vogelflöhen *Ceratophyllus* sp. und Todesfälle durch Hausmäuse *Mus musculus*. – *Infestation of the nestlings with parasites and house mice at the two breeding places.*

| Phase | Beobachtungsmonate | Anzahl Nestlinge | Anteil in % | | | |
|-------|--------------------|------------------|-------------|---------------------|-----------------|-------------------------|
| | | | mit Zecken | mit roter Blutmilbe | mit Vogelflöhen | durch Hausmäuse getötet |
| MI | 18 | 105 | | | | 0,9 |
| MII | 8 | 108 | 2,8 | | 3,7 | 15,7 |
| MIII | 13 | 200 | 13,0 | 7,0 | 3,5 | |
| PI | 25 | 79 | 26,6 | | | |
| PII | 13 | 51 | 9,8 | | | |

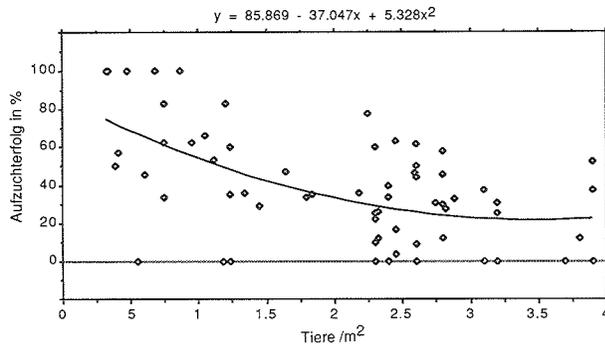


Abb. 11. Polynomiale Regression 2. Ordnung des Aufzuchterfolges (Anteil der abgelegten Eier, aus denen schliesslich flügge Jungtiere gezogen wurden) in Abhängigkeit von der Dichte an Tieren/m² (F-Test: $p = 0,0001$, $r = 0,596$). – *Polynomial regression of second order of fledging success (proportion of eggs that produced fledglings) as a function of population density.*

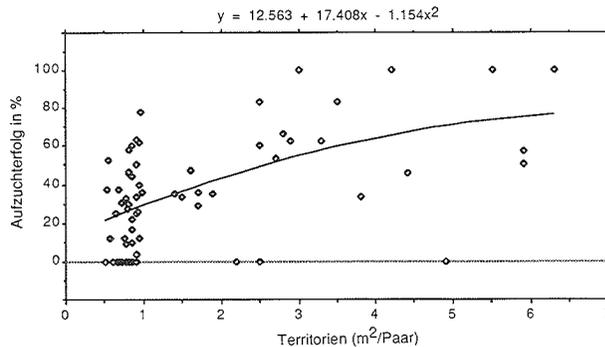


Abb. 12. Polynomiale Regression 2. Ordnung des Aufzuchterfolges in Abhängigkeit von der Territoriumsgrösse in m²/Paar (F-Test: $p = 0,0001$, $r = 0,6$). – *Polynomial regression of second order of fledging success as a function of territory size.*

dern auch bei tiefen Temperaturen und der dauernde Stress, dem die Nestlinge in den überfüllten Schlägen ausgesetzt sind, bewirken eine schlechte Kondition. Diese Schwächung führt zu einer erhöhten Anfälligkeit gegenüber Krankheiten und Parasiten.

Im überfüllten Schlag wirkt somit ein ganzes «Netz» von innerartlichen und ausserartlichen Regulatoren gleichzeitig – miteinander verbunden und einander teilweise bedingend. Es erscheint mir daher wenig sinnvoll, bei der Betrachtung dieser dichteabhängigen Phänomene einzelne Faktoren herauszugreifen und isoliert zu analysieren.

Zur quantitativen Betrachtung dieser hygienischen Probleme s. Haag (1984); eine weitere Arbeit ist in Vorbereitung.

2.5. Auswirkungen auf den Aufzuchterfolg

In 66 Monaten konnte der Erfolg erfasst werden, mit dem aus insgesamt 955 Eiern

flügge Jungtiere aufgezogen wurden. Der durchschnittliche Aufzuchterfolg, d.h. die Anzahl flügge Jungvögel dividiert durch die Anzahl der Eier, betrug 32,5%.

Je grösser die Dichte und je kleiner die Territorien, desto kleiner wird der Aufzuchterfolg. Der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman zeigt eine hochsignifikante Korrelation zwischen Aufzuchterfolg und Dichte sowie Aufzuchterfolg und Territoriumsgrösse (Aufzuchterfolg mit Tieren/m²: $Rho = -0,483$, $Z = -3,895$, $p < 0,0001$; Aufzuchterfolg mit m²/Paar: $Rho = -0,536$, $Z = 4,323$, $p < 0,0001$).

Abb. 11 zeigt den Aufzuchterfolg in Abhängigkeit von der Dichte (polynomiale Regression 2. Ordnung). Die Regression ist sehr gut gesichert. Abb. 12 zeigt die polynomiale Regression 2. Ordnung des Aufzuchterfolges in Abhängigkeit von der durchschnittlichen Territoriumsgrösse. Wiederum ist die Regression sehr gut gesichert.

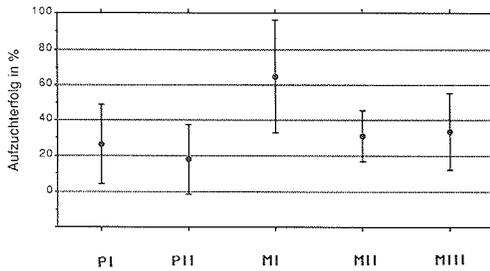


Abb. 13. Mittlere Aufzuchterfolge, die während der verschiedenen Phasen erzielt wurden. In MI herrschten optimale Aufzuchtbedingungen. U-Test: MI zu MII ($Z = -2,077$, $p < 0,05$) und MI zu MIII ($Z = -2,377$, $p < 0,01$). – Mean fledging success achieved during the different phases. At MI optimal conditions for raising young (U-test: MI to MII $Z = -2,077$, $p < 0,05$, MI to MIII $Z = -2,377$, $p < 0,01$).

Abb. 13 stellt die mittleren Aufzuchterfolge der verschiedenen zeitlichen Phasen mit ihren Standardabweichungen dar. Signifikante Unterschiede zwischen den ein-

zelnen Phasen innerhalb der gleichen Schläge konnten mit dem U-Test zwischen MI und MII und zwischen MI und MIII ermittelt werden.

2.6. Populationsdynamik

Die durchschnittliche Produktivität der einzelnen Paare wird am Input an Eiern gemessen, die für die Erzeugung einer bestimmten Menge an flüggen Jungtieren nötig sind (Abb. 14). Unter optimalen Bedingungen, wie sie z.B. im Schlag der an der Stadtperipherie gelegenen Matthäuskirche in MI herrschten, erzeugte durchschnittlich jedes Paar aus 6,5 Eiern pro Jahr 4 flügge Jungtiere. Bereits bei einem leichten Anstieg des Brutschwarmes in MII erhöhte sich die durchschnittliche Zahl der abgelegten Eier auf 8,4 pro Paar und Jahr, während daraus nur noch 2,6 flügge Jungtiere grossgezogen wurden. Noch deutlicher ist

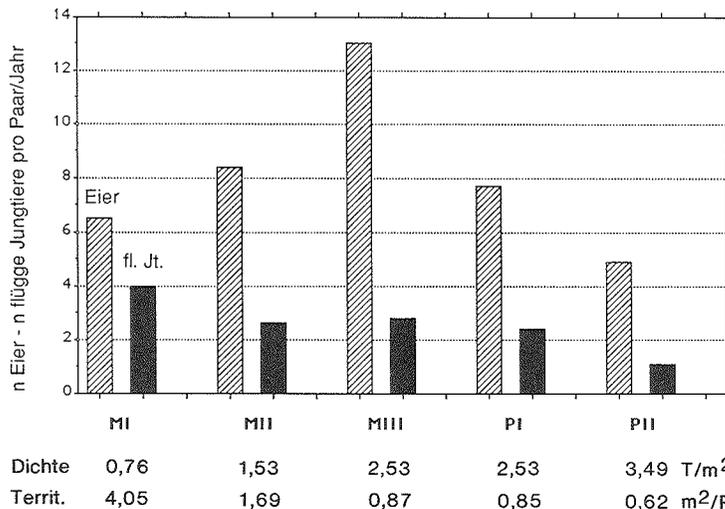


Abb. 14. Durchschnittliche Produktivität in den verschiedenen Phasen. Schraffierte Balken: Anzahl der in der entsprechenden Phase durchschnittlich pro Paar und Jahr abgelegten Eier. Schwarze Balken: Anzahl der durchschnittlich pro Paar und Jahr aus diesen Eiern aufgezogenen Jungtiere. Durchschnittliche Dichte = Dichte an Tieren (Adulttiere und Jungtiere) in Tiere/m² Bodenfläche. Durchschnittliche Territoriumsgröße = durchschnittliche Größe der Brutterritorien pro Paar (ohne Jungtiere). Beste Aufzuchtbedingungen in MI, schlechteste in PII. – Average productivity during different phases. Hatched bars: Average number of eggs laid per pair and year in the respective phase. Black bars: Mean number of young raised per pair and year fledged from these eggs. Density = mean population density of pigeons (adult and young) in individuals per m² available loft space. Territory = mean size of the breeding territories per pair (without young). The best conditions for raising young are at MI, the worst at PII.

Tab. 2. Populationsdynamische Parameter des peripheren und des zentralen Kontrollschwarmes. Mortalität der ad. und juv. nach Haag (1984). Natalität = jährlich pro Tier erzeugte flügge Jungtiere; Nachw. - Mortalität = Natalität minus Mortalitätsrate der flüggen Jungtiere in ihrem ersten Lebensjahr (effektive Natalität). Nettoerfolg (Wachstum) = effektive Natalität abzüglich Mortalität der Adulttiere. - *Population dynamics of the two breeding flocks. Mortality of ad. and juv. see Haag (1984). Natalität = mean number of fledged young produced per individual and year. Nachw.-Mortalität = natality minus mortality of fledged young during first year (net production). Nettoerfolg (Wachstum) = net production minus adult mortality (increase or net success of the breeding flock).*

| | Mortalität | | Dichte (Tiere/m ²) | Natalität | Nachw. -Mort. | Nettoerfolg (Wachstum) |
|-------------------|------------|-----------|-----------------------------------|-----------|------------------|---------------------------|
| | Adulttiere | Jungtiere | | | | |
| Peripherie | | | | | | |
| MI | 0,11 | 0,7 | 0,33-1,23 | 2,0 | 0,6 | 0,6 - 0,11 = + 0,49 |
| MII | 0,11 | 0,7 | 1,23-1,84 | 1,3 | 0,39 | 0,39 - 0,11 = + 0,28 |
| MIII | 0,11 | 0,7 | 2,45-3,02 | 1,4 | 0,42 | 0,42 - 0,11 = + 0,31 |
| Zentrum | | | | | | |
| PI | 0,08 | 0,94 | 2,33-3,11 | 1,2 | 0,07 | 0,07 - 0,08 = - 0,01 |
| PII | 0,08 | 0,94 | 3,11-3,89 | 0,55 | 0,03 | 0,03 - 0,08 = - 0,05 |

diese Tendenz in MIII festzustellen, in der aus durchschnittlich 13 Eiern pro Paar und Jahr nur noch 2,8 flügge Jungtiere aufgezogen wurden. Selbst eine Verdoppelung der Eiproduktion kann somit die sehr hohen Verluste an Eiern und Nestlingen, wie sie im überbevölkerten Brutschwarm auftreten, nicht mehr kompensieren.

Im Brutschwarm der im Stadtzentrum gelegenen Peterskirche wurden in PI aus durchschnittlich 7,7 Eiern 2,4 flügge Jungtiere aufgezogen. Bei einer weiteren Vergrößerung des Brutschwarmes in PII wurden pro Paar und Jahr noch 4,9 Eier abgelegt, aus denen nur 1,1 flügge Jungtiere erzeugt wurden. Das bedeutet, dass in MI pro Paar und Jahr rund viermal so viele flügge Jungtiere produziert wurden wie in PII. Auffällig ist, dass bei zunehmender Dichte im Schlag der Matthäuskirche die Produktion an Eiern stark anstieg, während der Aufzuchterfolg abnahm (Abb. 14).

Im Schlag der Peterskirche sank bei noch höherer Dichte die Anzahl pro Paar erzeugter Eier stark ab, während die Produktivität nun ein absolutes Minimum von nur 1,1 flüggen Jungtieren pro Paar und Jahr erreichte.

Die durchschnittliche Mortalität erwachsener, im Brutschwarm etablierter Tiere wurde für jene der Stadtperipherie (alle

Quartiere ausser Stadtzentrum) auf rund 11 % errechnet (Haag 1984). Die Mortalität der Jungtiere während ihres ersten Lebensjahres beträgt in der Stadtperipherie etwa 70 %, im Stadtzentrum etwa 94 %.

Betrachtet man nun ausschliesslich die Verhältnisse im Brutschwarm und lässt man ausser acht, dass ein Teil der Adultpopulation noch schlechtere Bruterfolge aufweist oder überhaupt nicht mehr brüten kann, dann ergibt sich nach den in Tab. 2 aufgeführten Werten folgende Situation:

Im peripheren Brutschwarm (Matthäuskirche) wird selbst bei relativ hoher Dichte immer noch ein Überschuss an Nachwuchs erzeugt. Im zentralen Brutschwarm (Peterskirche) reicht die Fortpflanzungsleistung dagegen nicht mehr aus, um die Verluste an Adulttieren zu kompensieren. Dass die Dichte in PII trotzdem noch steigen konnte, lässt sich auf Zuflüge und nicht auf im Schlag erzeugten Nachwuchs zurückführen (Haag 1984).

3. Diskussion

Wie schon von anderen Autoren festgestellt, brüten Strassentauben während des ganzen Jahres, ohne dass eine abgegrenzte Brutsaison festzustellen wäre (Brun 1959,

Reinke 1959, Goodwin 1960, Dunmore & Davis 1963, Murton et al. 1972, Häkkinen 1973). Wie für englische Strassentauben (Murton et al. 1972) konnte auch für die Basler Population ein Absinken der Brutaktivität im Oktober festgestellt werden, was auf die Zeit der intensivsten Mauser zurückzuführen ist. Murton & Clarke (1968) wiesen auch bei Felsentauben einen gewissen Prozentsatz an Tieren nach, die im Winter keine Gonadenregression zeigen; sie brüten somit auch während der kalten Jahreszeit (Lofts 1966). Unsere Strassentauben stammen von Haustauben ab, die eine jahrtausendelange Domestikation durchgemacht haben. Für den Taubenzüchter war es wichtig, Tiere zu haben, die ganzjährig Junge aufziehen. Solche Tiere wurden im Laufe ihrer Domestikation sicher bevorzugt. Das ganzjährige Brüten, das ansatzweise schon bei der Stammform vorhanden ist, brauchte nur noch vom Menschen durch Züchtung herausselektiert zu werden, wie es z.B. Nicolai (1976) auch für das Balzverhalten von Haustauben gezeigt hat. So könnte die fehlende Brutpause bei unseren Strassentauben als Ergebnis menschlicher Zuchtwahl gewertet werden.

Die festgestellte Dünnschaligkeit der Eier, obwohl nur bei 7% der untersuchten Eier beobachtet, zeigt, dass sich eine hohe Dichte bei den Täubinnen in einer Störung der Schalendrüseaktivität manifestiert. Sie wird vermutlich durch die Zunahme an sozialem Stress verursacht, da territoriale Konflikte mit der Erhöhung der Zahl der Territorien und der Verringerung ihrer Grösse ebenfalls zunehmen. Die wichtigste Ursache für das Scheitern der Brut liegt in der mangelhaften Brutdisziplin der Paare. Rund ein Drittel aller Embryonen stirbt wegen Vernachlässigung der Eier ab. Durch die dauernden Störungen in den überbevölkerten Schlägen ist es den Elternieren nicht möglich, konsequent zu brüten, so dass die Gelege mangels Brutmotivation oft ihrem Schicksal überlassen werden.

Die Regressionskurve «Nestlingsmortalität zur Dichte» (Abb. 7) fällt über 3 Tieren/

m² wieder leicht ab. Dies könnte damit zusammenhängen, dass bei sehr hoher Dichte durchschnittlich weniger gebrütet wird und zeitweise auch weniger bebrütete Nester vorhanden sind, was sich zwar statistisch nicht signifikant beweisen lässt, beim Betreten des Schlages aber sofort auffiel. Unter derart schlechten Bedingungen brüten vermutlich nur noch die Stress-resistentesten und kräftigsten Tiere, die dann relativ gute Bruterfolge erzielen.

Bei allen Regressionen der Eimortalität, Nestlingsmortalität und des Aufzuchterfolges in Abhängigkeit von der Dichte und der Territoriumsgrösse zeigten die linearen Modelle durchwegs eine schlechtere Anpassung als die quadratischen (polynomiale Regressionen 2. Ordnung). Das bedeutet, dass die Mortalitäten quadratisch mit der Zunahme der Dichte bzw. der Verkleinerung der Territorien ansteigen. Eine Erklärung dafür liegt darin, dass bei einer linearen Zunahme der Population die Begegnungswahrscheinlichkeiten zwischen den Tieren im Schlag, die als Ursache des sozialen Stress gelten, als flächenabhängige Variable quadratisch zunehmen. Auch die relative Länge der Territoriumsgrenzen und damit die Möglichkeit territorialer Konflikte steigt quadratisch mit zunehmender Verkleinerung der Territorien.

Die Anzahl der abgelegten Eier erhöht sich bei zunehmender Dichte (Abb. 14). Dies lässt sich durch die grössere Eimortalität erklären. Abgestorbene oder verlorene Eier wurden in MI, MIII und in PI innerhalb von etwa 14 Tagen ersetzt. Aus immer mehr Eiern wurden dann immer weniger Nestlinge aufgezogen. In PII, unter der höchsten beobachteten Dichte, unternahmen die Paare jedoch oft nur einen einzigen Brutversuch, ohne dass sie verlorene Gelege ersetzten. Diese mangelnde Legefrequenz könnte wiederum mit dem enormen sozialen Stress erklärt werden, unter dem die Tiere in den überbevölkerten Schlägen des Stadtzentrums stehen.

Wie gezeigt werden konnte, treten Parasiten erst nach Überschreiten einer gewissen Dichte auf (Haag 1984). Die Verteidi-

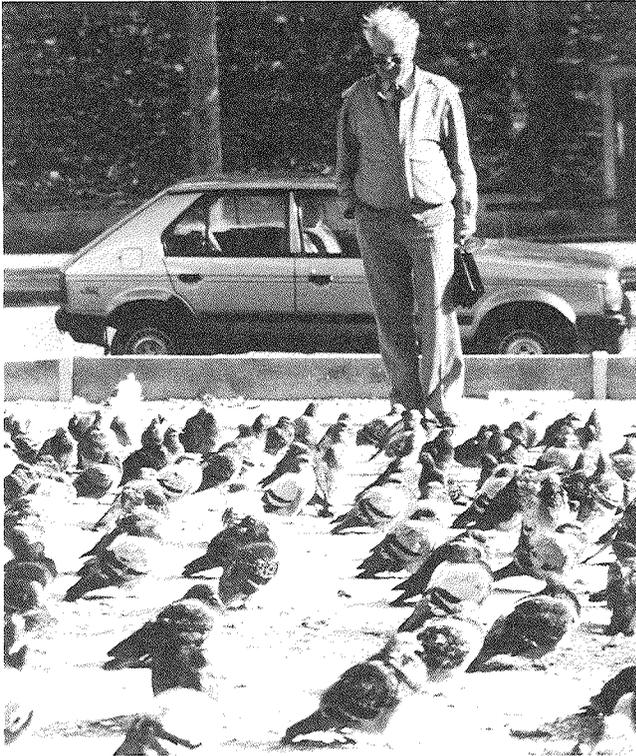


Abb. 15. Wegen ihrer Abhängigkeit vom Menschen durch Fütterung zeigen die Strassentauben eine sehr kurze Fluchtdistanz. Eine Ansteckung mit Taubenkrankheiten ist vor allem im Sommer nicht auszuschliessen, wenn ihr Kot eintrocknet, beim Auffliegen aufgewirbelt wird und so in die Atemwege gelangt. – *Street pigeons fed by people become very tame. Mainly in summer there is a possibility to be infected by pigeon diseases, when dry faeces is stirred up and inhaled by humans.*

gung von Territorien stellt vermutlich, neben der Regulation der Brutschwarmgrösse, auch einen Mechanismus dar, womit durch eine durchschnittlich geringere «Nahrungsdichte in Form von Nestlingen» die Ausbreitung von Parasitenpopulationen gehemmt wird; denn die Wege zwischen den Tauben werden länger und die Kontakte zwischen Nachbartieren seltener. Daneben führen längere Brutpausen im Winter, wie sie Felsentauben noch zeigen (Peterson & Williamson 1949), ebenfalls zu einer Phase, in der die leicht zu parasitierenden Nestlinge fehlen.

Vor allem bei Vögeln, die ihre Territorien ganzjährig verteidigen und, wie im Falle der Strassentauben, auch ganzjährig brüten, ist die Gefahr einer ständigen und starken Parasitierung sehr gross. So wurden im Nistbereich von brütenden Strassentauben Dutzende verschiedener Arten von Ekto-

parasiten nachgewiesen (Weidner 1961, Weber 1979, Vogel 1983). Bei Vögeln, die gesellig und zeitlich begrenzt brüten (z.B. Flamingos), können die Territorien auch viel kleiner sein, da sich bei ihnen solche dichteabhängigen Regulatoren nicht dauerhaft einnisten können.

Es stellt sich nun die Frage, weshalb diese Mechanismen bei der Strassentaube nur sehr unvollständig funktionieren. Dies lässt sich, wie bei der ganzjährigen Brutsaison schon diskutiert, mit einer domestikationsbedingten Verhaltensänderung erklären. Für den Taubenzüchter wirken sich Tiere, die sehr grosse Territorien besetzen, sehr unvorteilhaft aus, da er auf der gleichen Fläche weniger Paare halten kann. Solche Tiere werden z.B. heute noch in der Brieftaubenzucht als streitsüchtig eliminiert. Die Unterschiede zwischen dem natürlichen Verhalten der Stammform und dem von

Haustauben zeigten sich eindrücklich, als wir 1982 ein Pärchen Felsentauben in der Voliere von Brieftauben brüten liessen. Die viel kleineren Felsentauben verteidigten vergleichsweise riesige Territorien gegenüber den grösseren und kräftigeren Brieftauben und mussten wegen ihrer stark ausgeprägten territorialen Aggressivität wieder entfernt werden. Im Laufe ihrer Domestikation dürften die Haustauben so verändert worden sein, dass sie kleinere Territorien besetzen als ihre Vorfahren, die Felsentauben. Die Massenhaltung ist nur dann ohne grosse Verluste möglich, wenn der Mensch die damit verbundenen dichteabhängigen Regulatoren wie Ektoparasiten und Krankheiten durch hygienische Massnahmen bekämpft. Bei unseren Strassentauben, als Abkömmlinge von Haustauben, wirkt sich das domestikationsbedingte Fehlen einer ausgeprägten Territorialität sehr negativ aus. Da der Mensch die nötigen hygienischen Massnahmen nicht trifft, breiten sich verschiedene Krankheiten und Parasiten aus, die vor allem die Nestlinge befallen (Haag 1985).

Aus diesen Überlegungen heraus müsste man unsere Strassentauben durch Felsentauben ersetzen, die durch ihre ausgeprägte Territorialität eine Überbesetzung ihrer Schläge verhinderten und so eine Population aufbauen könnten, die vom hygienischen Standpunkt aus unter besseren Bedingungen leben würde.

Bei einer Dichte von etwa 2,5 Tieren/m² führt nicht nur die Mortalität der Eier oder Nestlinge allein zu einem Populationsrückgang, sondern die herabgesetzte Brutaktivität beginnt eine Rolle zu spielen. Sie wiederum dürfte stressbedingt sein, weil sich die Paare durch die verkleinerten Brutterritorien dauernd gegenseitig stören. Für die Strassentaubenpopulation einer Stadt wie Basel dürfte dieser dichteabhängig bewirkte Rückgang der Produktivität mehr oder weniger vernachlässigbar sein. Da die Siedlungsdichte der Strassentauben vom Stadtzentrum bis zum Stadtrand kontinuierlich abnimmt, scheinen die peripher gelegenen Brutkolonien mit ihrem Fortpflanzungs-

überschuss die Defizite im übervölkerten Stadtzentrum zu kompensieren. Wie in Tab.2 dargestellt, wird bei einer hohen Dichte an Tieren die Wachstumsbilanz eines Brutschwarmes negativ, indem die durchschnittliche Produktivität der Paare die Mortalität nicht mehr ausgleichen kann. In besonders belasteten Quartieren vieler Städte wird heute die Regulation der Strassentaubenpopulationen durch Tötungsaktionen versucht. Angesichts vorliegender Resultate sollte aber vor allem dort reguliert werden, wo die Strassentauben unter besseren Bedingungen leben und in ihren Brutschwärmen einen Überschuss erzeugen. Würde man deshalb in den Aussenquartieren solche Aktionen durchführen, dürfte die Dichte an Strassentauben im Stadtzentrum durch das Fehlen von Zuwanderern absinken. Damit könnte eine Verbesserung der hygienischen Situation erreicht werden.

Wie einleitend schon gezeigt, spielt aber vor allem das reiche Nahrungsangebot in unseren Städten die entscheidende Rolle für die Existenz unserer Strassentauben. Nur die Senkung der Nahrungsgrundlage als entscheidende Ressource und Lebensgrundlage kann eine zu grosse Strassentaubenpopulationen dauerhaft und wirksam senken.

Dank. Diese Arbeit entstand mit der finanziellen Unterstützung des Basler Tierschutzvereins. Für ihre Mithilfe an diesem Projekt danke ich im Besonderen: Andreas Ochsenbein, Hansjörg Rudin, Prof. Dr. Heinz Durrer, Dr. Carlo Moll, Dr. José Buschor, Dr. Heinz Kres, Dr. Beat Naef-Daenzer, Dr. Christian Marti, Ursi von Arx, Hanspeter Haering, Alex Labhardt und Katrin Grünig-Haag.

Zusammenfassung, Summary

Strassentauben in Basel brüten während des ganzen Jahres mit einem durch die Mauser bedingten Tiefpunkt im Oktober. Das Fehlen einer Brutpause lässt sich als domestikationsbedingter Effekt interpretieren.

Vier Jahre lang wurden in zwei Brutschwärmen alle Brutdaten erhoben und die Tiere regelmässig untersucht. Der in der Stadtperipherie gelegene Brutschwarm wuchs während der Beobachtungszeit

kontinuierlich an, wogegen der Brutschwarm im Stadtzentrum dauernd eine hohe Dichte an Tieren aufwies. Es zeigte sich, dass die Eimortalität, die Nestlingsmortalität und der Aufzuchterfolg hochsignifikant mit der Dichte an Tieren bzw. mit der durchschnittlichen Territoriumsgrösse korrelieren.

In den überfüllten Schlägen von Strassentauben bewirkt ein ganzes Netz von Regulatoren dichteabhängig eine hohe Ei- und Nestlingsmortalität. Dass Strassentauben auch unter sehr hoher Dichte brüten, scheint ein domestikationsbedingter Effekt zu sein und führt zu schlechten hygienischen Bedingungen an den Brutplätzen. Eine zu hohe Dichte im Brutschwarm lässt die Produktivität an Nachwuchs im Stadtzentrum soweit absinken, dass abgehende Tiere nicht mehr ersetzt werden können. In der Stadtperipherie herrschen durch die geringere Dichte an Tieren bessere Brutbedingungen, so dass diese Brutpaare das Defizit an Nachwuchs im Stadtzentrum kompensieren dürften.

Density dependent regulation in the breeding flocks of the Feral Pigeon *Columba livia forma domestica*

Feral Pigeons breed in Basle throughout the whole year, having no limited breeding season. However, there is a short period with reduced reproduction from the end of September until the beginning of November, probably associated with the most intense phase of the moult. Breeding even in winter may be interpreted as a result of domestication.

During four years the breeding activities of two flocks were studied. One breeding flock lived on the outskirts of Basle and increased continuously in size during the study period. The second breeding flock lived in the city at a constant, high population density. Egg and nestling mortality and fledging success were highly correlated with population density (individuals per m²) and mean territory size of breeding pairs.

Dependent on population density, high egg and nestling mortality in the crowded lofts are due to a number of regulating factors. Feral Pigeons are able to breed in highly dense populations, which seems to be an effect of domestication and leads to unhygienic nesting conditions. An extremely high population density in the breeding flock reduces the reproduction rate so that the adult mortality cannot be compensated.

At the outskirts of Basle the population density of the pigeons is lower, thus offering better breeding conditions. The surplus produced by these breeding pairs may compensate for the low production rate in the city center.

Literatur

BRUNS, H. (1959): Das Problem der verwilderten Haustauben in den Städten. Biol. Abh., H. 17, 1-36.

- DUNMORE, R. & D. DAVIS (1963): Reproductive condition of feral pigeons in winter. Auk 80: 374.
- GOODWIN, D. (1954): Notes of feral pigeons. Avicult. Mag. 60: 190-213. - (1960): Ecology of pigeons in inner London. Brit. Birds 53: 201-212. - (1978): Bird of man's world. British Museum (Natural History), Ithaca und London, 183 S.
- HAAG, D. (1984): Ein Beitrag zur Oekologie der Stadttaube. Diss. Univ. Basel, 260 S. - (1985): Die Stadttauben - ein Tierschutzproblem. Schweizer Tierschutz, Du + die Natur 112(1): 1-23. - (1987): Regulationsmechanismen bei der Strassentaube *Columba livia forma domestica* (Gmelin 1798). Verhandl. Naturf. Ges. Basel 97: 31-41.
- HÄKKINEN, L., M. JOKINEN & J. TAST (1973): The winter breeding of the feral Pigeon *Columba livia domestica* at Tampere in 1972/1973. Orn. fenn. 50: 83-88.
- LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford, 203 S.
- LOFTS, B., R. K. MURTON & N. J. WESTWOOD (1966): Gonadal cycles and the evolution of breeding seasons in British Columbidae. J. Zool. 150: 249-272.
- MURTON, R. K. & S. P. CLARKE (1968): Breeding biology of rock doves. Brit. Birds 61: 429-448.
- MURTON, R. K., R. J. P. THEARLE & J. THOMPSON (1972): Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. I. Population, breeding biology and methods of control. J. appl. Ecol. 9: 835-874.
- NICOLAI, J. (1976): Evolutive Neuerungen in der Balz von Haustaubenrassen (*Columba livia* var. *domestica*) als Ergebnis menschlicher Zuchtwahl. Z. Tierpsychol. 40: 225-243.
- PETERSON A. & K. WILLIAMSON (1949): Polymorphism and breeding of the Rock Dove in the Faeroe Islands. Ibis 91: 17-23.
- REINKE, E. (1959): Die verwilderten Haustauben in Hamburg. Z. angew. Zool., Berlin, 46: 285-301.
- SIMMS, E. (1979): The public life of the Street Pigeon. London, 144 S.
- VOGEL, K. (1983): Taubenkrankheiten. Berlin.
- WEBER, W. (1979): Health hazards from pigeons, starlings and english sparrows. Thomson Publications.
- WEIDNER, H. (1961): Die Niststätten verwilderter Haustauben als Reservoir für Ungezieferplagen. Stadthygiene 12: 91-94.

Dr. Daniel Haag, Weiherhofstrasse 141, 4054 Basel