

Herrn Dr. Alfred Schifferli zum 85. Geburtstag gewidmet, in Dankbarkeit für seine stete Unterstützung

Ansiedlung und Verhalten der Jungvögel bei der Sumpfmiese *Parus palustris*

Fritz Amann

Dispersal, territory establishment and behaviour of juvenile Marsh Tits *Parus palustris*. – Between 1947 and 1954 88 nestlings and 215 mostly juvenile Marsh Tits *Parus palustris* were marked with colour rings in an Oak-Hornbeam wood near Bâle, Switzerland. Individuals were observed intensively in an area of 70 ha and followed up to 1.5 km beyond the core study area. Over 2000 resightings of 34 individuals ringed as nestlings and of 178 birds caught as juveniles or adults were analysed. Parents cared for fledglings for 8 to 10 days. Birds caught as nestlings settled 300 to 1550 m from the site where they hatched. ♀ dispersed over significantly greater distances than did ♂. Most birds stayed in the area they settled in after fledging until the following February. From the end of June most juveniles formed pairs and small territories. Territories were given up from the end of August. The number of Marsh Tits in mixed winter flocks was small and changing constantly. Mortality seemed to be particularly high in July and after the leaves fell in late autumn. The same number of juveniles settled in optimal habitats with old trees and in suboptimal habitats, but in the latter mortality was higher. Juveniles start to occupy territories in February, mainly by filling in gaps when one of the territory owners had disappeared. Young birds changed territories and partners more frequently than did adults. About $\frac{1}{3}$ of the young birds left the site they had occupied as juveniles to find a partner or a territory. 6 birds returned later to their first wintering area.

Key words: *Parus palustris*, dispersal, territorial behaviour, mortality, parental care.

Fritz Amann, Sigmattstrasse 18, CH–4460 Gelterkinden

1947–1954 wurden im Allschwilerwald bei Basel über 300 Sumpfmiesen (Nonnenmiesen) individuell mit Farbringen gekennzeichnet. Die Vögel standen ab Juli 1949 bis August 1952 in einem Kerngebiet von ca. 70 ha Wald (Abb. 1) unter intensiver Beobachtung. Farbberingungen waren damals in der Schweiz völlig neu. Die Fragestellung war deshalb einfach. Untersucht wurden vor allem (1) der Zusammenhalt der Paare, (2) das Revierverhalten und (3) die Reviergrösse.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Verhalten der Jungvögel; eine Publikation über die Altvögel ist in Vorbereitung. Nach Mitte 1949 war es möglich, die Vögel nach Geschlecht und Alter auseinanderzuhalten (Amann 1980). Ab Frühjahr 1949 wurden die Nestlinge aller zugänglichen Höhlen ebenfalls individuell markiert. Damit konnte die Ansiedlung und das Verhalten der Jungvögel bekannter Herkunft verfolgt werden.

Wegen anderweitigen beruflichen Engagements ist es mir erst heute möglich, das umfangreiche Material auszuwerten und die Ergebnisse zu veröffentlichen.

1. Beobachtungsgebiet, Material und Methode

Die Untersuchungen fanden in jenem Eichen-Hagebuchenwald statt, dessen Gesamtvogelbestand 1948/49 und 1992/93 mittels Revierkartierung aufgenommen wurde (Amann 1994). Lage und Biotop sind dort detailliert beschrieben (vgl. Abb. 1). Ab Sommer 1950 wurde die Beobachtungsfläche bis etwa 1,5 km über das Kerngebiet hinaus erweitert, um die Ansiedlung der Jungvögel genauer zu erfassen. Anschliessendes französisches Gelände in den Gemeinden Neuwiller und Hagenthal wurde mit einbezogen. Auch dort wurden Futterplätze

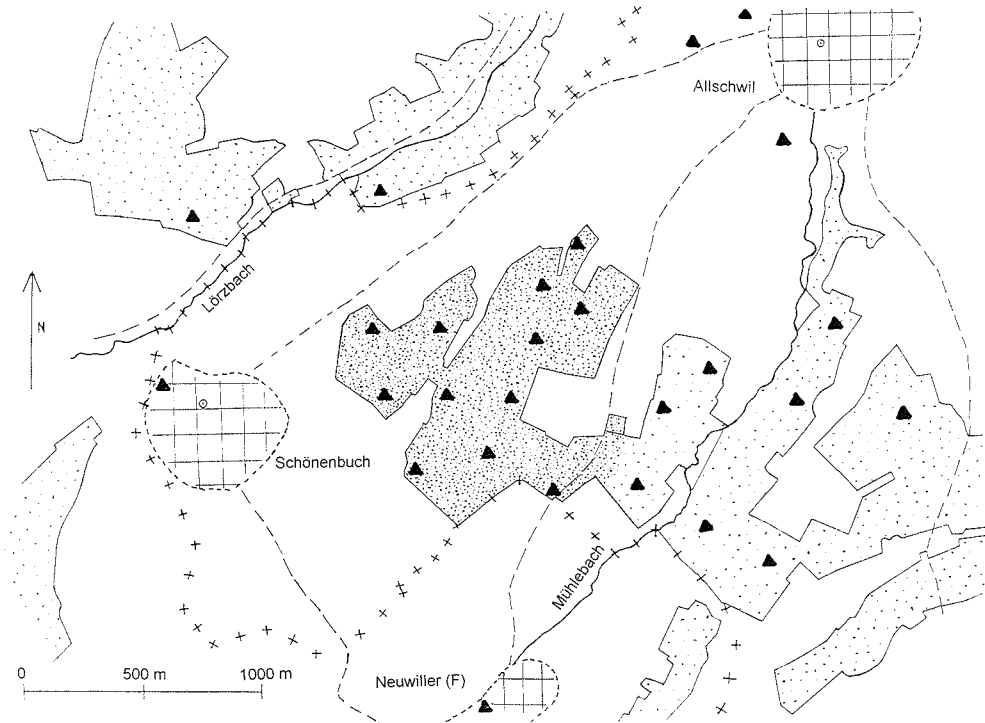


Abb. 1. Übersichtsplan des Untersuchungsgebietes. Gepunktet = Wald, eng gepunktet = Kerngebiet, Kreuzschraffur = Ortschaften. Reihe von Kreuzen = Landesgrenze, unterbrochene Linie = Strasse. Dreiecke = Futter- und Fangplätze. – Study area. Stippled = wood (dark = core study area), cross-hatched = villages, row of crosses = border Switzerland/France, broken line = road, triangles = feeding and catching sites.

errichtet, die Vögel gefangen und beringt. Es ergab sich damit eine Beobachtungsfläche von mehr als 9 km².

Total konnten 215 Fänglinge und 88 Nestlinge individuell gekennzeichnet werden. Die Fänglinge erhielten neben dem Aluminiumring einen und am anderen Bein zwei Farbringe, welche mit Aceton verschlossen wurden. Verwendet wurden die Farben Rot, Rosa, Blau, Grün, Gelb und Weiss. Es wurde vermieden, im Helligkeitswert ähnliche Farben nebeneinander anzubringen (z.B. Weiss/Grün oder Blau/Grün).

Nestlinge erhielten neben dem Aluminiumring nur einen Farbring, um die kleinen Vögel weniger zu belasten und weil bei jungen Vögeln grosse Ausfälle zu erwarten waren. Beim ersten Fang bestimmte ich ihr Geschlecht und

rüstete sie mit der vollen Ringkombination aus (Amann 1980). Für jedes Nest wurden andere Kombinationen angewendet (Farbring unter, über dem Alu-Ring, am linken, rechten Bein, mit 6 verschiedenen Farben). Damit konnte die jährlich geringe Anzahl Nestlinge teilweise bereits individuell gekennzeichnet werden.

Die Sumpfmeisen brüten in meinem Untersuchungsgebiet fast ausschliesslich in Naturhöhlen, obschon etwa 120 Nistkästen im Kerngebiet vorhanden waren. Das Höhlenangebot war so gross, dass genügend freie Naturhöhlen zur Verfügung standen.

Da die Nester selten frei zugänglich waren, sägte ich alle bis 9 m hoch gelegenen Höhlen sorgfältig auf, oder das Einflugloch wurde erweitert und nach der Beringung mit Kaltleim wieder verschlossen. Nach diesen bis 45 min

dauernden Eingriffen gab es keine Nestverluste.

Infolge des ganzjährigen Sammeltriebes, besonders für kleine Samen, liessen sich die Sumpfmeisen auch im Sommer relativ leicht fangen. An künstlichen Futterplätzen, welche vor dem Fang jeweils 1–2 Wochen lang unterhalten wurden, konnten die Vögel meist innerhalb von wenigen Stunden gefangen und beringt werden. Die Fanganlagen bestanden aus einem Futterteller mit Hanfsamen und 3–4 m davon entfernt einem 2 m hohen, schmalen Reisighaufen, in den die Vögel gerne hineinfliegen. Davor wurde nach der Anfütterung ein Spiegelnetz zum Fang errichtet. Nach dem Auftauchen einer unberingten Sumpfmeise wurde unverzüglich auf der nächstgelegenen Fangstelle angefüttert.

Zur Beobachtung der Vögel und Bestimmung der Farbringe wurde ein Fernglas 8 × 30 benutzt. Um die Ermüdung beim Beobachten nach oben zu vermeiden, montierte ich den Feldstecher auf einen verstellbaren, 30 cm langen Griff, so dass die Arme nicht emporgehoben werden mussten. Zur Farbringbestimmung im Wald und besonders bei der sich schnell bewegenden Sumpfmeise ist ein ununterbrochener Sichtkontakt erforderlich.

Ab Mitte Juni 1949 bis August 1952 wurden alle Reviere im Kerngebiet in Abständen von 7–20 Tagen immer wieder kontrolliert. Beobachtet wurde fast an jedem Sonn- und Montag. Alle wichtigen Verhaltensweisen wurden sofort notiert. Aus dem umfangreichen Material können noch heute alle Details herausgelesen werden; immerhin musste neu von jedem Vogel und seinem Partner ein Plan mit den Aufenthaltswegdaten erstellt werden.

Das Wetter in der Beobachtungsperiode (1949–1952) brachte einige extreme Situationen, aber aussergewöhnlich kalte Winter blieben aus. Der März 1949 war im ersten Drittel sehr kalt mit Tagesdurchschnitten bis maximal –6,8 °C. Im Dezember 1950 war die Durchschnittstemperatur 3° unter der langjährigen Norm. Im Februar 1952 lag 18 Tage lang eine Schneedecke. Die Sommermonate 1949, 1950 und 1952 waren überdurchschnittlich warm mit vielen Temperaturspitzen von 30–39 °C. Der November 1950 und der Juli 1951 brach-

ten je über 200 mm Niederschlag. 1949 und 1950 gab es im Mai einige Starkregen, welche aber auf die Höhlenbrüter kaum Einfluss hatten. Allgemein dürfte das Wetter die Überlebenschancen der Sumpfmeise höchstens geringfügig beeinträchtigt haben; es gab beispielsweise keine Eisregen oder starken Hagelschläge. Die Wetterdaten stammen von der Meteorologischen Anstalt St. Margarethen, Basel (nur ca. 4 km entfernt).

Im Sommer und Herbst 1950 entwickelte sich an vielen Bäumen und Sträuchern eine aussergewöhnlich gute Samenernte, wovon gelegentlich auch die Sumpfmeisen profitierten.

2. Ergebnisse

Von 215 farbig beringten Fänglingen wurden 178 wiedergefunden (1–96 Beobachtungen oder Wiederfänge pro Individuum). Von 88 Nestlingen aus 13 Nestern wurden 34 wieder beobachtet (1–60 Kontrollbeobachtungen). Nur aus einem Nest gab es keine Wiederfunde. Gesamthaft gelangen durch Beobachtung weit über 2000 Farbringidentifikationen. Vom Mai 1949 bis August 1952 war der gesamte Brutbestand des Kerngebietes von 7–15 Paaren vollständig mit Farbringen gekennzeichnet. Zusätzlich zur Stammpopulation erschien nur am 31. Juli 1951 ein ad. ♀ unbekannter Herkunft im Kerngebiet. Vier weitere ad. Sumpfmeisen (2 ♂, 2 ♀) erschienen im März 1950 am Rande des Gebietes. Alle übrigen Fänglinge ohne Ringe und mit unbekannter Herkunft im ganzen Untersuchungszeitraum betrafen Jungvögel (n = 78), die sich im engeren Gebiet ansiedelten.

2.1. Die Erstansiedlung der Jungvögel

28 ♂ und 6 ♀, die als Nestlinge beringt worden waren, siedelten sich innerhalb des Kern- und des erweiterten Untersuchungsgebietes an (Abb. 2). Der Erstansiedlungsort von 26 dieser ♂ befand sich in einer Distanz von 300–1250 m, im Mittel 635 m vom Geburtsort (Standardabweichung s = 240,9 m). Die 6 ♀ entfernten sich 800–1550 m, im Mittel 1125 m vom Geburtsort (s = 256,4 m). Die Erstansied-

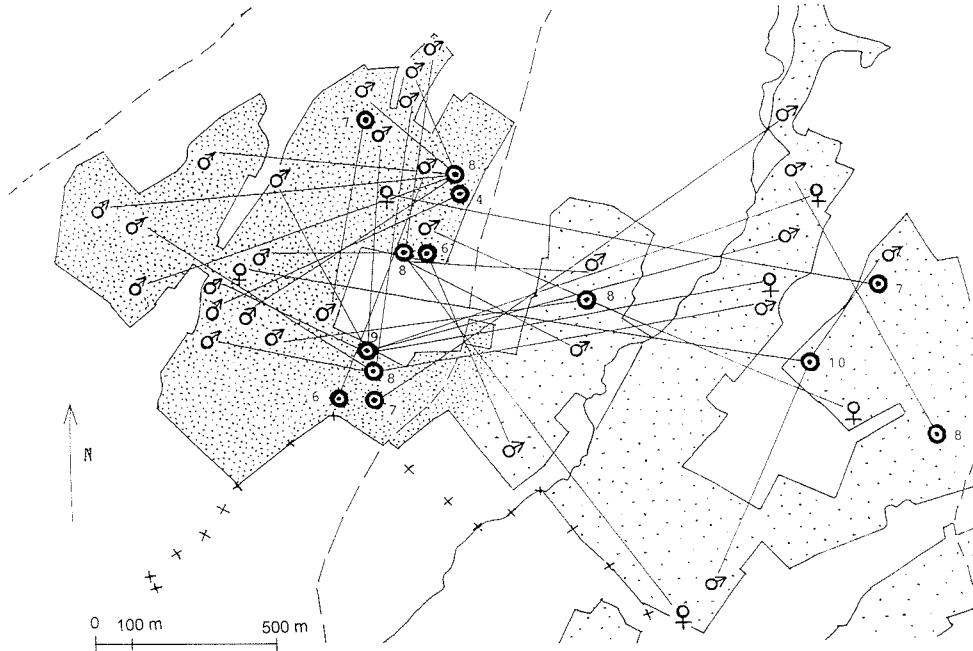


Abb. 2. Ansiedlung der Jungvögel aus bekannten Nestern. Kreise mit Punkt = Nisthöhlen, daneben Anzahl beringter Nestlinge. ♂- und ♀-Signatur = Erstansiedlungsort der Geschlechter. – Settlement of juveniles from known nests. Circles with dots = nest holes with number of ringed nestlings. ♂ and ♀ signs = site of settlement of the two sexes.

lungsdistanz der ♀ ist damit signifikant grösser als jene der ♂ (Rangsummentest, $p < 0,05$). Zwei ♂ wurden für diese Berechnungen nicht verwendet, weil die Wiederfunde im Januar resp. im Mai des folgenden Jahres und ausserhalb des Kerngebietes keine verlässlichen Rückschlüsse auf die Erstansiedlung zulassen. Trotz intensiver Beobachtungstätigkeit in den Wäldern und Obstgärten der Umgebung konnten keine weiteren beringten Nestlinge mehr gefunden werden.

Die höhere Anzahl kontrollierter ♂ sowie die grössere Ansiedlungsdistanz der 6 aufgeführten ♀ zeigen, dass letztere weiter dispergieren als die ♂. Bedingt durch den weiteren Wegzug der ♀ aus umliegenden Gebieten müssten mehr junge ♀ unbekannter Herkunft unter den Fänglingen im Untersuchungsgebiet erschienen sein. Im Zeitraum 1948–1951 wurden in den Monaten Juni, Juli und August im Kerngebiet tatsächlich tendenziell weniger

♂ als ♀ gefangen und beringt, nämlich nur 25 diesj. ♂ gegenüber 37 diesj. ♀; die Abweichung von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis ist allerdings statistisch nicht signifikant ($\chi^2 = 2,32$, d.f. = 1). Von September bis Dezember war das Verhältnis dagegen ausgeglichen mit weiteren 8 ♂ und 7 ♀. Die letzteren erst spät beringten Jungvögel waren schon früher als junge, unberingte Fremdlinge im Gebiet registriert worden, der Fang gelang aber erst zu diesem späten Zeitpunkt. (Aus 3 Jahren ergaben sich im Mittel 5 erst später beringte Jungvögel pro Jahr; da die Beobachtungsorte weit auseinanderlagen, kann davon ausgegangen werden, dass an jedem von ihnen immer dasselbe Individuum anwesend war; vgl. Abb. 3).

Abgesehen von zwei Ausnahmen blieben alle Jungvögel in jenem Gebiet, das sie unmittelbar nach dem Selbständigwerden, meist schon im Juni, gewählt hatten. Im folgenden

Frühjahr, ab Mitte Februar, teilweise aber auch schon viel früher (vgl. Kap. 2.4), konnten die meisten Jungvögel als Revierinhaber oder als dessen ♀ am ehemals gewählten Standort oder in der unmittelbaren Umgebung nachrücken, wenn ein Altvogel verschwand.

Die oben erwähnten Ausnahmen betrafen 2 ♀: Ein ♀ verschwand schon nach dem 15. August 1949 aus dem Ansiedlungsgebiet und wurde am 13. Januar 1952 als Reviervogel am Rande von Allschwil in Obstgärten festgestellt (1,8 km NE). Ein weiteres junges ♀ wurde am 19. August 1951 zum letzten Mal im Ansiedlungsgebiet gesehen, am 7. und 27. Januar 1952 befand es sich westlich von Allschwil ebenfalls in Obstgärten (1,7 km N).

2.2. Verhalten und Paarbildung der Jungvögel

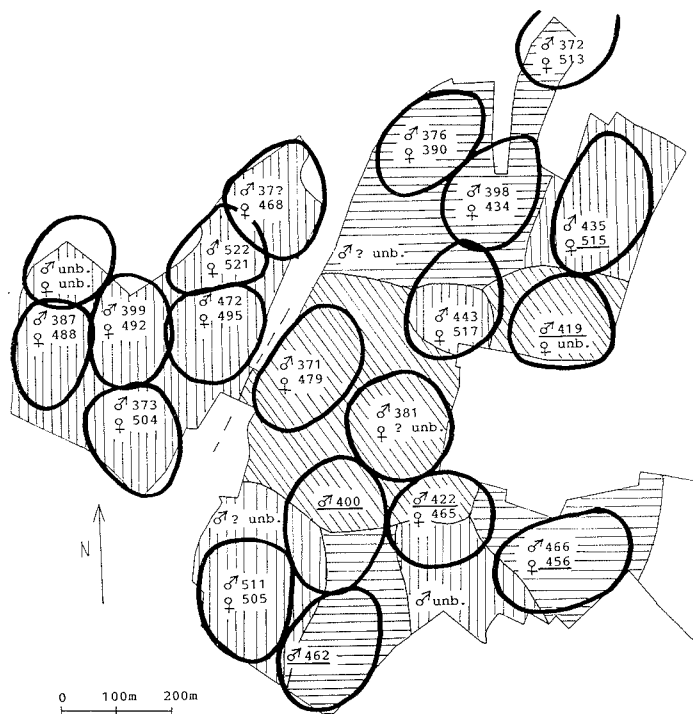
Nach dem Ausfliegen der Jungvögel werden diese nur ca. 8–10 Tage von den Eltern betreut. Von den beringten Nestlingen, deren Ausflie-

gedatum bekannt war, wurden drei nach 8 Tagen und ein weiterer nach höchstens 10 Tagen am Ansiedlungsort selbständig angetroffen. Die frühesten selbständigen Jungen wurden am 3. Juni 1951 beobachtet. Zwei Brutpaare, welche Junge geführt hatten, waren ebenfalls am 3. Juni 1951 wieder allein. Bei beiden Nestern flogen die Jungen am 25. Mai aus. Von der einen Brut gab es 6 Wiederfunde, von der anderen nur einen; die Jungen wurden also bis zum Verlassen des Geburtsorts geführt.

Kaum selbständige Junge haben anfangs noch sehr Mühe, grössere Nahrungsbrocken (wie z.B. Raupen) zu zerkleinern. Sie wirken sehr aufgeregt und wechseln oft den Standort, bis die Nahrung schliesslich nach geraumer Zeit schluckreif bearbeitet ist (5 Beobachtungen).

Bei den Jungvögeln sind die individuellen Unterschiede im Verhalten deutlich grösser als bei den Altvögeln: lebhaft, schnell erregt, aggressiv mit viel Stimmaufwand die einen; ru-

Abb. 3. Verteilung der Jugendreviere im Juli 1951. Geschlecht und Endzahl der Beringungsnummer sind aufgeführt. Jungvögel, die im folgenden Jahr zur Brut kamen, sind unterstrichen. unb. = im Juli noch unberingter Vogel. Die Altvogelreviere sind mit verschiedenen Schraffuren gekennzeichnet. – Location of territories of juveniles in July 1951 with indication of sex and the last digits of the ring number. Individuals that bred in the following year are underlined. unb. = not ringed. Territories of adults are indicated with different types of hatching.



Tab. 1. Beobachtungen an farbig beringten, jungen Sumpfmeisen mit und ohne Partner in der Jugendperiode nach dem Selbständigwerden, aus den Jahren 1949–1952. (1) Paar mehrmals während geraumer Zeit zusammen (5 min bis 1½ h pro Paar). (2) mit Partner gleichen Geschlechts oder allein während längerer Zeit. (3) aus Gruppen am Hohlzahn oder Futterplatz, deshalb Partner nicht erkennbar, oder Partner mit Farbringen nicht sicher bestimmt. n = Anzahl Beobachtungen. – *Observations of colour-ringed juvenile Marsh Tits during the period after fledging (1949–1952). (1) Pair observed together several times for considerable time (5 min to 1.5 h); (2) bird observed alone or with a partner of the same sex for considerable time; (3) no partner identified (in flocks at a feeding site or colour rings not identified). n = number of observations.*

	Total	(1) Paar = ♂ und ♀ zusammen		(2) Allein oder mit Partner gleichen Geschlechts		(3) Partner nicht erkennbar	
	n	n	%	n	%	n	%
Juni	10	3	30	–		7	70
Juli	73	41	56	7	10	25	34
August	121	82	68	12	10	27	22
September	66	30	45	6	9	30	45
Oktober	66	35	53	11	17	20	30
Total	336	191	57	36	11	109	32

hig, zurückhaltend die anderen. Die aktiveren Vögel beiderlei Geschlechts rückten immer als erste nach, wenn ein Altvogel verschwand.

Gesang ist von jungen ♂ besonders im Juni zu hören, dann erst wieder ab Dezember und Januar. Es gab Ausnahmen bei lebhaften, aggressiven Jungen, welche vereinzelt im Oktober und November Gesang hören liessen. Im Allschwilerwald konnte von Jungvögeln im Juni immer nur die Klapperstrophe vernommen werden. Nach langsam gesteigerten Erregungsrufen («zä» oder «izä dädädädädä» vgl. Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) kam es schliesslich zum Gesang, der anfangs leise und unsicher wirkte.

Ab Ende Juni konnte deutlich ein Zusammenhalt von kurz vorher selbständig gewordenen Vögeln in Paaren beobachtet werden. Ihre kleinen Jungvogelgebiete überlagerten netzartig die Reviere der Altvögel (vgl. Kampfgesang und Kontroversen, nächste Seite oben). Die Verteilung der Reviere war 1951 (Abb. 3) sehr ähnlich wie 1950, einzig im westlichen Teil siedelte ein Paar mehr als im Vorjahr.

Der Zusammenhalt ist nicht bei allen jungen Paaren gleich eng. Einzelne sind über einen längeren Zeitraum immer nahe beieinander (2–4 Wochen, mehrere Beobachtungen bis 1½ h pro Paar). Andere sind gelegentlich zu-

sammen, aber auch bei den letzteren sind immer wieder Kontaktrufe zu vernehmen. Es gibt auch keine scharfen Grenzen wie zur Brutzeit.

Oft schliessen sich die jungen Paare (oder auch Einzelvögel) Altvögeln an, ohne dass es zu Kämpfen kommt. Alte Revierbesitzer sind dominant, zudem bereits in der Mauser und reagieren kaum oder nur, wenn die im Jugendkleid gut kenntlichen Jungen sehr nahe kommen. Trotz dieser gelegentlichen Zusammen-schlüsse halten die Jungvögel aber anfangs kleine Räume ein, und es gibt nur Reaktionen gegen junge Nachbarn. Auch paarweises Auftreten von Vögeln gleichen Geschlechts kommt vor; die Mehrheit der Partner ist aber anderen Geschlechts (Tab. 1).

Ende August war bereits eine Auflösung der Jugendreviere feststellbar (Tab. 1). Einerseits waren schon einige Vögel verschwunden (vermutlich gestorben), andererseits waren die Sumpfmeisen ab Mitte August und im September so intensiv mit dem Sammeln von Samen des häufig vorkommenden Hohlzahns *Galeopsis tetrahit* beschäftigt, dass ein Zusammenhalt der Partner nur schwer erkennbar war. Im September und Oktober konnten immer noch mehrheitlich Paare beobachtet werden, aber die Partner hatten teilweise gewechselt, und die Vögel hielten keine Reviere mehr; sie streiften

bedeutend weiter umher. Mehrheitlich hielten sie sich aber an die nähere Umgebung ihres im Juni gewählten Home Range bis zum Februar des folgenden Jahres.

Artspezifische Kontroversen mit Kampfgesang (ein gedämpftes «tschiull») und schwachen Verfolgungen mit Beteiligung der Jungvögel (juv. gegen juv., weniger gegen ad.) kommen im Juni, Juli und August am häufigsten vor (61 Beob.), mit Schwerpunkt im Juli. Im September, Oktober und November finden sie bedeutend seltener statt (21 Beob. bei etwa gleicher Beobachtungsdauer; Differenz zum Zeitraum Juni–August signifikant, $\chi^2 = 19,5$, d.f. = 1, $p < 0,01$). Zu solchen aggressiven Verhaltensweisen kam es im Herbst meist nur dann, wenn sich die Vögel bei der Nahrungssuche sehr nahe kamen. Heftige Kontroversen, mit vollem Gesang und längeren Verfolgungen, wie man sie an den Reviergrenzen zur Vorbrutzeit und zur Brutzeit sieht, konnten zwischen Jungvögeln bis zum Februar nie beobachtet werden. Ab Dezember und besonders im Januar nahm die Aktivität auch bei den Jungen wieder langsam zu. Jungvögel schlossen sich auch im Winter oft den Altvögeln an, aber nur mit aggressiven jungen ♂ kam es gelegentlich zu schwachen, kurzen Auseinandersetzungen.

Nur ganz selten gab es grössere Trupps als 4 Sumpfmeisen zusammen. Ausnahmsweise konnte man schon im August Meisenschwärme mit 2–4 integrierten Sumpfmeisen beobachten, die Individuenzusammensetzung wechselte aber je nach Distanz und Richtung des Schwarms stark. Sobald die Entfernung zum

eigenen Home Range zu gross wurde, zogen sich einzelne zurück, und andere traten an ihre Stelle. Im Winter, bei Temperaturen unter -5° , kam es vermehrt zu solchen Schwarmbildungen, oft mit Buntspechten, Schwanzmeisen, Kohl- und Blaumeisen, Baumläufern und Goldhähnchen etc. Das Verhalten war dann gesamthaft sehr ruhig und die Individuen sowie die Anzahl der mitgehenden Sumpfmeisen (ad. und juv.) oft wechselnd. Bei kaltem Wetter kam es auch kaum zu Auseinandersetzungen.

Innerhalb von 3 Jahren wurde immer wieder beobachtet, dass sich verhältnismässig mehr Jungvögel dort ansiedelten, wo weniger Altvögel in grossen, nicht so guten Revieren mit weniger Altholz lebten (vgl. Abb. 3). Dies war besonders im westlichen und zentralen Teil der Fall, wo $\frac{2}{3}$ des Waldes aus jungem, 40–50 Jahre altem Eschenwald bestanden. Der zentrale Teil wies zudem eine grosse Lichtung mit weniger alten Bäumen auf. Schon 1949 fielen die grösseren Verluste an Jungvögeln in Eschenwaldteilen auf, aber erst 1950 und 1951 lagen genaue Zahlen vor. Im westlichen Teil siedelten sich in diesen beiden Jahren 6 resp. 7 Jungvogelpaare auf 1 Paar Altvögel an (vgl. Abb. 3). Dagegen etablierten sich im Eichenaltholz, in für die Sumpfmeise optimalen Habitaten, innerhalb von 6 Altvogelrevieren ebenfalls nur 7 Jungvogelpaare. Die Sterblichkeit der in ungünstigeren Waldflächen etablierten Jungvögel war um einiges grösser, sowohl bei den ♂ als auch bei den ♀ (Tab. 2). Die meisten Jungvögel, welche später zu Revierbesitz kamen, hatten sich im günstigen Altholz angesie-

Tab. 2. Anzahl Überlebende von angesiedelten Jungvögeln aus guten Altholzbeständen, resp. jüngerem Wald mit nur ca. $\frac{1}{3}$ Altholz. Für die Untersuchungen wurden die Altholzbestände im südlichen und östlichen Teil des Kerngebietes verwendet. Die Vögel aus jüngeren Waldteilen stammen aus dem westlichen und zentralen Teil (vgl. Abb. 3). – *Number of juveniles surviving until February and March of the following year, for birds in stands with old trees («Altholz») and in stands with only $\frac{1}{3}$ of old trees, and number of adult pairs in the same areas.*

	Total Anzahl angesiedelter Jungvögel	Überleben bis Februar des fol- genden Jahres	Überleben bis März des folgenden Jahres und länger	Anzahl auf gleicher Fläche lebender Altvogelpaare
Altholz	31	18	15	7
Jüngerer Wald	33	6	2	2

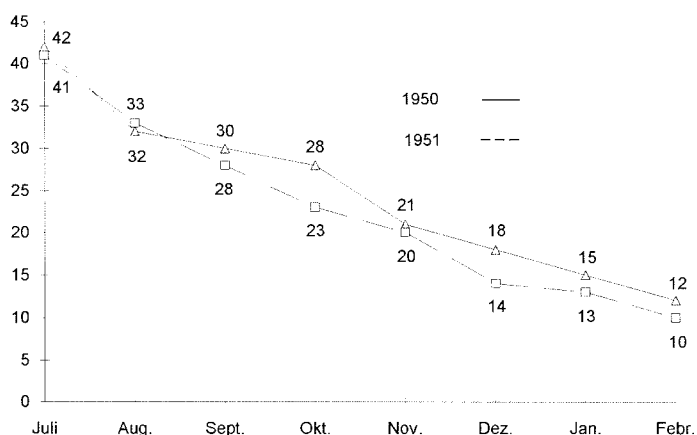


Abb. 4. Rückgang des Jungvogelbestands im Allschwilerwald auf einer Fläche von 70 ha. Die Zahlen enthalten die länger beobachteten Vögel sowie die im betreffenden Monat letztmals festgestellten Jungvögel. Eine etwas längere Lebensdauer von 8–15 Tagen kann bei den letztmals beobachteten nicht ausgeschlossen werden, weil nicht alle Waldteile innerhalb dieses Zeitraumes wieder kontrolliert werden konnten. Die Zahlen vom Februar wurden Mitte des Monats abgeschlossen, denn später könnten ganz vereinzelte Vögel das Gebiet auf weitere Distanz verlassen haben. – Number of juvenile birds in the core study area (70 ha) from July till February.

delt. 4 Jungvögel aus Altholzgebieten kamen zu einer zweiten Brutperiode oder noch weiter. Nur 1 Jungvogel aus einem weniger günstigen Habitat kam zu einer Brut; die vorzeitigen Ausfälle waren dort viel grösser.

2.3. Der Jungvogelbestand

Im Kerngebiet von 70 ha hatten sich anfangs Juli 1950 42, 1951 41 Jungvögel angesiedelt (vgl. Abb. 3). Die Anzahl dürfte um 2–3 Vögel höher gewesen sein, da nicht überall gleichzeitig beobachtet und gefangen werden konnte. Mit Ausnahme der unberingten Vögel (wovon ein Teil allerdings später gefangen werden konnte; vgl. Kap. 2.1), wurden alle auf Abb. 3 angeführten Sumpfmeisen, ebenso diejenigen des Jahres 1950, 2–60mal wieder beobachtet.

In beiden Kontrolljahren ergab sich eine leichte Überzahl von 2–4 ♂. Bei einzelnen unberingten Jungvögeln konnte das Geschlecht nicht sicher bestimmt werden.

Bei der intensiven Beobachtungs- und Fangtätigkeit wurden von Juli bis Februar des folgenden Jahres keine grösseren Fluktuationen von Jung- und Altvögeln festgestellt. Es tauch-

ten keine unberingten, vorher nicht beobachteten Vögel im Gebiet auf. Deshalb muss bei den Sumpfmeisen, welche verschwanden, angenommen werden, dass sie umgekommen sind.

Abb. 4 zeigt die Abnahme des Jungvogelbestandes. Im Juli waren die Verluste nach dem Selbständigwerden am grössten, denn bereits im August konnte in beiden Jahren rund ¼ der Jungen nicht mehr gefunden werden. Ein weiterer, vermehrter Rückgang zeichnete sich im November 1950 und im Dezember 1951 zu Beginn der kälteren Jahreszeit ab. Die Kurven in Abb. 4 wurden auf Mitte Februar abgeschlossen; denn bei vereinzelten ♂ konnte nach diesem Zeitpunkt bereits eine Reviersuche, bei einigen ♀ eine Partnersuche beobachtet werden, wobei diese Vögel aus dem Jugendgebiet verschwanden.

Bei 79 Jungvögeln wurde die Flügelänge und bei 42 das Gewicht mit der Lebensdauer verglichen. Gemessen und gewogen wurde beim ersten Fang, grösstenteils im Juli und August. Dabei ergab sich weder bei der Flügelänge noch beim Gewicht eine Korrelation mit der Lebensdauer.

In allen Untersuchungsjahren erschienen Jungvögel ab Ende Februar, mehrheitlich unbekannter Herkunft, im Kerngebiet als Brutvögel (1950 3, 1951 2, 1952 1). Zwei beringte Vögel aus der erweiterten Untersuchungsfläche kamen aus ihren Jugendgebieten, deren Entfernung zum Kerngebiet bei einem ♂ 1 km, bei einem ♀ 2 km betrug. Die anderen, unberingten Vögel (3 ♀, 1 ♂) kamen mit Sicherheit aus weiterer Distanz.

2.4. Die Eingliederung als Reviervögel

Bei 32 Jungvögeln (16 ♂, 16 ♀) konnte die erstmalige Integration ins Reviergefüge der Altvögel verfolgt werden (Tab. 3). Grosse individuelle Unterschiede und ein anderes Umfeld bei jedem Individuum verursachten ein sehr differenziertes Verhalten während der Eingliederung als Revierinhaber.

Von den 32 Jungvögeln kamen 10 ♂ und 7 ♀ zu einer Brut. 5 ♂ und 6 ♀ verschwanden kurz vor oder in der ersten Hälfte der Brutzeit, sie dürften umgekommen sein. Bei einem ♂ (258) und 3 ♀ (250, 261, 344) konnten keine Anstalten zur Brut (wie Betteln des ♀, ♀-Fütterung oder Höhlensuche) beobachtet werden, obwohl sie und ihre Partner sich weiter im Gebiet aufhielten. Etwas mehr als die Hälfte (17) der kontrollierten Jungvögel konnten Altvögel in ihrem Jugendansiedlungsgebiet oder in unmittelbarer Nähe ersetzen.

Ab Mitte Februar konnten die meisten jungen Sumpfmeisen mit einem Revier oder ♀ mit revierbesitzenden ♂ gesehen werden (Tab. 3). Obwohl die höchste Gesangsfrequenz im Allschwilerwald erst im März und anfangs April festgestellt wurde, war die Abgrenzung der Reviere in der zweiten Hälfte Februar grösstenteils festgelegt. Ausschlaggebend dafür war das feste Gefüge der vorjährigen Altvogelreviere. Veränderungen gab es besonders, wenn ad. ♂ verschwanden.

Die beiden frühesten Daten (Tab. 3) betrafen ♀ (279 und 266), welche verschwundene Partnerinnen bei ad. ♂ schon am 8. resp. am 15. Oktober 1950 ersetzen konnten. Im ersten Fall kam es bei ständig gutem Zusammenhalt 1951 zu einer erfolgreichen Brut. Im zweiten Fall wurde das ♀ am 15. April 1951 zum letz-

Tab. 3. Erstmalige Beobachtung von Brutrevierbesitz bei jungen männlichen Sumpfmeisen resp. der Verpaarung der ♀ mit dem Revierinhaber. – *Month of first observation of territorial behaviour of young male Marsh Tits in breeding territories and of pair formation of young ♀ with a holder of a breeding territory.*

	♂	♀	Total
Oktober	–	2	2
November	1	–	1
Dezember	1	1	2
Januar	2	1	3
Februar	11	6	17
März	1	3	4
April	–	2	2
Mai	–	1	1

ten Mal gesehen; es war bereits mit Brutaktivitäten beschäftigt. Zwei weitere juv. ♀ verbanden sich mit besonders lebhaften, aggressiven juv. ♂ (247 und 286), verteidigten mit diesen ab 4. Dezember 1950 resp. 14. Januar 1951 je ein Revier am Rande von grossen Altvogelrevieren und konnten sich behaupten. Ein juv. ♂ (272) zeigte ab 19. November 1950 mit Gesang und Kämpfen Revieransprüche an, war aber noch ohne ♀.

Im Gegensatz zu den frühen Revierbesitzdaten kamen 3 ♀ erst spät, im April und Mai, zu revierbesitzenden ♂ (Tab. 3). Ein juv. ♀ (261) wechselte nach dem 24. April 1951 zum Nachbar-♂, obwohl das erste ♂ weiterlebte (beide ad. ♂ besaßen ein Revier), aber es kam in beiden Fällen zu keinen Brutvorbereitungen wie Höhlensuche und ♀-fütterung. Die 2 weiteren ♀ (308 und 292) ersetzten spät umgekommene Vögel (Ende April und anfangs Mai); beide Paare brüteten verspätet.

Revier- und Partnerwechsel kam auch zu Beginn und während der Brutzeit (März bis Mai) immer wieder vor, obwohl einzelne Jungvögel bereits vorher ein Revier besaßen. Beim Partnerwechsel war der Grund meist das Verschwinden eines Vogels. Aber auch ohne diese Umstände kam es zu Veränderungen, wie die folgenden Ausführungen zeigen.

2 ♂ (400 und 286) und ein ♀ (515) wechselten den Revierort, allerdings nie weiter als etwa 800 m, über 1–2 Reviere hinweg. In einem Fall blieb die Partnerin die gleiche.

♂ 258 und ♀ 270 wechselten von juv. zu adulten Partnern, aber nur im zweiten Fall (♀ 270) kam es zur Brut.

Im folgenden sind vier Fälle aufgeführt, welche genauer beobachtet werden konnten.

(1) ♀ 250 verschwand Ende Februar 1951 über 2 Reviere hinweg (800 m S) in ein neues Gebiet; dort war es etwa 20 Tage mit einem ad. ♂ eng zusammen. Es wechselte dann zum ad. Nachbar-♂, obschon das vorige sein Revier behauptete. Das letztere ♂ fütterte das ♀ bereits. Es kam aber auch im zweiten Fall zu keiner Brut. Das ♀ war vom 1. Juli 1951 an wieder im Jugendeinstand und brütete im folgenden Jahr, mittlerweile 2jährig, mit einem anderen ♂, diesmal einem jungen, erfolgreich.

(2) ♂ juv. 286 verteidigte ab 14. Januar 1951 mit einem juv. ♀ ein Revier bis zum 11. Februar 1951; vom 25. Februar bis 23. März 1951 war das ♂ 286 im gleichen Revier mit einem unberingten ad. ♀ anzutreffen. Die beiden vertrieben am 23. März einen unberingten singenden Eindringling und behaupteten sich auch gegen das alte nebenan lebende Revierpaar. Am 15. April war dasselbe ♂ allein im gleichen Revier. Am 22. April hatte ♂ 286 zu einem ♀ juv. (308) gewechselt. Das neue Paar zwängte sich in einem ganz neuen Ort (600 m E) zwischen bestehende Altvogelreviere. Mit viel Gesang und Kämpfen gelang es ihm, ein kleines Revier zu behaupten, und die beiden zeitigten eine erfolgreiche Brut. Nach der Brut trennten sie sich, da das Revier mit nur 1,6 ha für die Überwinterung zu klein gewesen wäre, und kehrten in ihre Jugendgebiete zurück. Dort war das ♂ dominant und ab September mit einem juv. ♀ zusammen (letzte Beobachtung 18. November 1951).

(3) ♀ juv. 606 hatte vom 2. März bis 13. April 1952 ein Revier mit ♂ juv. 462, wurde aber danach 2,2 km weiter südlich beobachtet, wo es heftig von einem ad. ♂ umworben wurde. Es kehrte aber wieder zurück in sein Jugendgebiet; dort war sein ehemaliges ♂ (462) unterdessen mit einem anderen ♀ verbunden und mit der Brut beschäftigt. Am 27. April konnte man ♀ 606 wiederum mit dem ehemaligen Partner sehen, während dessen neues ♀ brütete. In den Brutpausen wurde ♀ 606 vom neuen ♀ heftig angegriffen.

(4) Ein weiterer besonderer Fall war ♀ juv. 515. In der Vorbrutzeit wurde es einzig im südlichen Kerngebiet nicht gesehen, sonst beinahe überall. Am 17. Februar 1952 war es längere Zeit mit ♂ ad. 822 eng zusammen, am 24. Februar wurde es 400 m weiter nördlich in einem anderen Revier mit ♂ juv. 562 festgestellt. Am 16. März wurde es erneut mit einem anderen juv. ♂ (422) in einem neuen Revier gesehen, wurde aber dort mehrfach von einem vierten juv. ♂ (419) heftig umworben, ohne grosse Reaktion des Partners (♂ 422). Am 30. März war ♀ 515 schliesslich mit dem fünften ♂ (400) zusammen. Mit diesem baute es am 6. und 13. April an einer Höhle, etwa 300 m W seines Jugendgebietes. Aber am 27. April hatten sie eine andere Höhle ca. 300 m weiter W in einem völlig neuen Revier. Es kam zur Brut, die Nestlinge wurden allerdings von einem Specht geraubt. Das ♀ kehrte anschliessend ins Jugendgebiet zurück (600 m E), das ♂ blieb im Brutareal.

10 junge Sumpfmeisen mussten das Jugendansiedlungsgebiet, in dem sie überwinterten, verlassen, um einen Partner oder ein Revier zu finden, weil dies in unmittelbarer Nähe nicht möglich war. 6 von diesen Jungvögeln, 1 ♂ (286) und 5 ♀ (250, 287, 292, 308, 515), kehrten nach der ersten Brutperiode wieder in ihr Jugendareal zurück, 4 (2 ♂, 2 ♀) blieben bei ihren Partnern oder im Brutrevier. Die Gründe für die Rückkehr sind verschieden: Verschwinden des Partners; Partnerschaft, die zu keiner Brut führte; Brut, die zerstört wurde; keine feste Partnerschaft oder zu kleines Revier.

3. Diskussion

3.1. Methode

Mit einiger Erfahrung und Kenntnis aller Stimmen konnte man in den aufgesuchten Waldteilen die dort angesiedelten Vögel schnell auffinden. Allerdings erwähnen schon Southern & Morley (1950), dass die Sumpfmeise infolge der schnellen Bewegungen im dichten Blattwerk der Laubbäume keine günstige Art zur Farbringbestimmung ist. Auch Ludescher (1973) konnte von 56 farbig beringten Individuen nur 350 Identifikationen erreichen. Der

erwähnte Fernglashalter, der die ausdauernde, sichere und ruhige Haltung begünstigte, war bei meinen Studien eine grosse Hilfe.

3.2. Jungvogelansiedlung

Weibliche Jungvögel siedeln sich nach dem Selbständigwerden in grösserer Entfernung an als ♂, wie aus den Wiederfinden der Nestlinge und dem vermehrten Auftreten von unberingten ♀ hervorgeht. Ein grosser Teil der weiblichen Nestlinge hat sicher das Kontrollgebiet verlassen, denn es dürfte kaum eine so grosse Überzahl an ♂ produziert werden.

Zu ähnlichen Resultaten kam auch Nilsson (1989a, b) in Südschweden. Er nennt als weiteste Distanz für das Brüten (nicht die Erstansiedlung) bei ♂ 4,6 km, bei ♀ 7,3 km vom Geburtsort entfernt; er kommt weiter zum Schluss, dass ♀, die früh im Jahr geschlüpft sind, weiter dispergieren und grössere Überlebenschancen haben (vgl. Kap. 3.4). Berndt & Winkel (1987) fanden von 3765 in Nistkästen beringten Nestlingen 34 später als Brutvögel wieder, davon 41 % in 200–500 m Entfernung vom Geburtsort, die übrigen 500 bis max. 3100 m entfernt. Nur bei einigen Geschwistern werden Geschlechtsangaben gemacht, welche aber kein einheitliches Bild ergeben. Fünf nestjung beringte Vögel wurden 3 bis max. 9 km entfernt gefunden.

Extreme Standvögel, wie Kleiber *Sitta europaea*, Sumpfmehse *Parus palustris* und Weidenmehse *Parus montanus*, brüten in der Regel früh im Jahr, teilweise früher als die übrigen Mehse, und zeitigen meist nur eine Brut. Nach dem Ausfliegen haben die jungen Sumpfmehsen nur eine kurze Führungszeit und siedeln sich schnell nach dem Selbständigwerden im gewählten Gebiet dauerhaft an. Ebenso wie im Allschwilerwald blieben auch in Südschweden fast alle Jungvögel in jenem Gebiet, das sie unmittelbar nach dem Selbständigwerden, meist schon im Juni, gewählt hatten (Nilsson & Smith 1988b). So können die Vögel das Ansiedlungsgebiet genügend lange kennen lernen, bevor der Winter eintritt, was bei extremen Standvögeln besonders wichtig ist und die Überlebenschancen bedeutend erhöhen kann (vgl. Kap. 3.3).

Nilsson & Smith (1988b) unterstreichen bei der Sumpfmehse die Wichtigkeit für ♂ und ♀, sich möglichst früh in einem Schwarm (Winterflock) zu etablieren, um einen guten Rangstatus zu erreichen. Dies erhöhte nach ihren Untersuchungen die Überlebenschancen bedeutend. Sie erwähnen aber auch, dass Vögel, die die Eltern früh verliessen, durchwegs grösser waren als solche, die erst später selbständig wurden. Geschlossene Wintergruppen, die sich bereits im Juli formieren, mit konstanter Individuenzahl und Rangordnung, konnten im Allschwilerwald nie festgestellt werden. Wahrscheinlich hängt dieses andere Verhalten mit dem geringeren Nahrungsvolumen, dem kargen Biotop, besonders aber mit der grösseren und längerdauernden Kälte in Südschweden zusammen. Die dortigen Verhältnisse dürften Zusammenschlüsse und ein weiteres Umherstreifen fördern, weil die Nahrungsfläche dadurch erhöht wird. Im schwedischen Untersuchungsgelände mit aufgelockerten Waldbeständen, Weiden und Ackerland sind die Reviere um einiges grösser; dort brüteten auf einer Fläche von 5 km² 8–14 Brutpaare ausschliesslich in Nistkästen (Nilsson & Smith 1988b). Im Allschwilerwald sind es dagegen 9–15 Paare auf 1 km², grösstenteils in Naturhöhlen.

Bei den Schwärmen im Allschwilerwald mit integrierten Sumpfmehsen wechselten bei den letzteren die Individuen und deren Anzahl mit dem weiteren Umherstreifen immer wieder. Es bestand auch keine sichtbare Rangordnung. Die Gruppen waren meist klein und oft zerstreut. Wohl gab es hin und wieder Kontroversen mit Flügelzucken und Kampfgesang, aber immer nur von kurzer Dauer. Morley (1953) berichtet aus England ebenfalls von durchschnittlich nur 1,6–2,2 Sumpfmehsen in Wintergruppen und erwähnt auch, dass Revierbesitzer kaum angegriffen werden. Auf Futterplätzen konnte im Allschwilerwald, wie in Schweden, eine Überlegenheit einzelner Vögel beobachtet werden, aber bei der Nahrungssuche abseits der künstlichen Futterstellen war im Allschwilerwald eine Dominanz nie von Bedeutung. Auch bei den ziemlich konzentrierten Vorkommen des Hohlzahns kamen kaum Aggressionen vor (vgl. Kap. 3.3). Die Nah-

rungskonkurrenz ist also offensichtlich bedeutend kleiner als in Schweden.

3.3. Verhalten und Paarbildung der Jungvögel

Die Führungszeit der Jungvögel geben Nilsson & Smith (1985, 1988b) mit ca. 11–15 Tagen an; Steinfatt (1938) erwähnt eine Führungszeit von 8–14 Tagen in der Rominterheide, im äussersten Osten des ehemaligen Ostpreussen. Sie ist damit etwas länger als die 4 im Allschwilerwald beobachteten Fälle (Kap. 2.2), was wahrscheinlich auf ein kleineres Nahrungsvolumen in Schweden und Ostpreussen hindeutet. Sie ist damit aber doch kürzer als bei den meisten Meisenarten in Mitteleuropa. Eine frühe Ansiedlungsmöglichkeit wird dadurch begünstigt; dabei ist es von untergeordneter Bedeutung, dass die kaum selbständigen Jungen mit dem Bearbeiten der Nahrung noch Mühe haben; zu diesem Zeitpunkt ist diese reichlich vorhanden.

Der erste Gesang der jungen ♂ dürfte im Zusammenhang mit der Paarbildung der Jungvögel stehen. Die Paarbildung scheint aber sehr schnell und ohne grosses Balzverhalten vor sich zu gehen, wie Beobachtungen ab Mitte Juni zeigen. Die Vögel waren immer schon nach kurzer Zeit paarweise zu sehen. Morley (1953) beschreibt in England Aggressivverhalten unter revierlosen (jungen) Vögeln mit einer Spitze im August; er erwähnt auch, dass Revierbesitzer kaum angegriffen werden. Die höchste Aggressivität im Allschwilerwald war bereits im Juli feststellbar; ab Mitte August wurde sie hier weitgehend unterbunden, weil die Vögel dann mit dem Sammeln des Hohlzahnens voll beansprucht waren (Amann, in Vorb.).

Paarbildung und Abgrenzung kleiner Reviere gewährleisten eine gleichmässige Verteilung der Jungvögel. Es scheint, dass in der Konkurrenz der Ansiedler gegeneinander auch die Altvögel miteinbezogen sind; denn es etablierten sich verhältnismässig weniger Junge bei dichtem Altvogelbestand. Andererseits wäre es auch möglich, dass die grosse Aggressivität und Dominanz der bereits im Altholz angesiedelten Jungen eine gewisse Wirkung hatte. Altholzbestände sind besonders im Winter von Bedeu-

tung; nur in dieser Jahreszeit wird das Revier voll genutzt, und nur dann ist es für das Nahrungsvolumen notwendig. Die flächige Verteilung der Jungvögel war aber ziemlich gleichmässig. Es siedelten sich auf den weniger guten Flächen verhältnismässig mehr Jungvögel an, wo nur wenige Altvögel ein relativ grosses Revier hatten. Die schlechtere Qualität der Habitate hatte ihre Auswirkung, denn der Grossteil der dort angesiedelten Jungen verschwand im ersten Winter (Tab. 2). Die Ursache für die geringere Lebenserwartung liegt kaum nur am schlechteren Biotop, sondern wahrscheinlich auch an den schwächeren Jungvögeln, die sich dort etablierten (vgl. unten). Es scheint, als würden die möglicherweise später ausgeflogenen und wahrscheinlich kleineren Jungen in die schlechteren Habitate abgedrängt. Diese kommen dann nur in Ausnahmefällen zu einer Brut.

Nach Nilsson & Smith (1985, 1988a, b) und Nilsson (1989b, 1990) waren früh etablierte Junge durchwegs grösser als später selbständige und hatten grössere Chancen, zu überleben. Desgleichen kamen früh ausgeflogene ♀ eher zu einer Brut als jene, die in der Mitte oder Ende der Brutsaison ausflogen. Während in Schweden die Nestlinge gewogen und gemessen wurden, waren es im Allschwilerwald die bereits angesiedelten Jungvögel; ich mass sie also zu einem Zeitpunkt, als bereits ein wesentlicher Teil der schwächeren Vögel verschwunden war. Vermutlich ist das der Grund, warum bei meinen Vögeln kein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen Überlebensdauer und Gewicht bzw. Flügelänge festzustellen war.

Wichtig war in Schweden die schnelle und frühe Etablierung in einem «Winterflock», um einen besseren Rangstatus zu erhalten. Die Grösse dieser Wintergruppen war aber limitiert; später eintreffende Jungvögel wurden nicht immer aufgenommen und mussten weitersuchen. Dieses Verhalten garantiert eine gleichmässige Verteilung der Jungvögel.

Demnach geschieht im nahrungsrärmeren, kälteren Norden die Verteilung der Jungen über Wintergruppen («Winterflocks»), worin die Vögel bei hohem Rangstatus eine gute Überlebenschance haben. Dagegen wird im

Allschwilerwald eine gleichmässige Verteilung wahrscheinlich durch die frühe Jugendverpaarung gewährleistet, und in guten Revieren bestehen die besten Voraussetzungen für das Überleben und die spätere erfolgreiche Ansiedlung als Revierbesitzer.

3.4. Der Jungvogelbestand

Während der anfängliche starke Rückgang der Jungvögel schwache, nicht überlebensfähige Vögel betreffen dürfte, ist der weitere Abfall der Kurve (Abb. 4) auf den Einbruch des Winters zurückzuführen. Der Laubfall bedingt für die Jungvögel, die diese Situation zum ersten Mal erleben, eine riesige Umstellung. Obwohl das Blattwerk im Herbst als Nahrungsfläche nicht von erster Bedeutung ist, wird es doch bis zuletzt genutzt. Treten gleichzeitig mit dem Laubfall ab Ende Oktober Temperaturen unter dem Gefrierpunkt ein, verschwinden vermehrt junge Vögel; dies war Ende Oktober 1950 der Fall. 1951 waren Oktober und November mild; dementsprechend zeigt Abb. 4 für 1950 einen früheren Abfall als im folgenden Jahr.

3.5. Die Eingliederung als Reviervogel

Aus meinen Beobachtungen scheint es mir deutlich, dass die ♀ ihre Partner aussuchen und dabei manchmal sehr wählerisch sind. ♀ streifen durchschnittlich weiter umher, sie werden oftmals mit einem anderen ♂ beobachtet, sie müssen kein Revier erobern und sind dadurch weniger ortsgebunden. Es ist für ein ♀ bedeutend leichter, einen umgekommenen Vogel zu ersetzen; deshalb kann dies schon sehr früh, bereits im Oktober, vorkommen. Auch Nilsson (1989a) konnte bei den Eingegliederten in einem «Winterflock» weniger Attacken gegen ♀ beobachten. Bei den ♂ braucht es ein eher aggressives Individuum, wenn es schon sehr früh ein Revier behaupten will. Sobald ein ad. ♂ verschwindet, dehnen die ad. ♂ der Umgebung ihr Revier aus, und es ist schwierig für einen Jungvogel, schnell zu reagieren und sich dort zu etablieren (Amann, in Vorb.).

Revier- und Partnerwechsel konnten bei den Jungvögeln, vor und während der ersten Brutperiode, viel häufiger beobachtet werden als

bei Altvögeln. Da bei dieser Vogelart die Partnerschaft in der Regel fest besteht, ist dies bei der erstmaligen Verpaarung aus menschlicher Sicht verständlich. Obwohl sich ein grosser Teil der jungen Vögel schnell einfügen kann, ist das mannigfache, verschiedenartige Verhalten vieler Ansiedler ein Hinweis auf die bei diesen kleinen Vögeln grosse Individualität und Anpassungsfähigkeit in ein anderes Umfeld. Die von Löhl (1950) festgestellten häufigen Partnerwechsel können bei ad. und juv. vorkommen, bildeten aber eher die Ausnahme. Futterplatzbeobachtungen zeigten nie die wirklichen Partnerverhältnisse, ebenso war es bei Beobachtungen beim Sammeln von Hohlzahn samen im August und September.

Die Rückkehr von 6 Jungvögeln in das Jugendansiedlungsgebiet, nach abnormem Verlauf der ersten Brutperiode, zeigt die grosse Bedeutung des Erstüberwinterungsgebietes. Orts- und Nahrungskenntnisse dürften von grosser Wichtigkeit sein und für dieses Verhalten den Ausschlag geben (vgl. Kap. 3.2). Auch hier überwiegen die ♀ deutlich, es fallen ihnen Ortswechsel viel leichter, weil sie nicht an ein Revier und mindestens teilweise nicht so stark an ihre Partner gebunden sind.

Dank. Ich danke den vielen Helfern, welche mir bei der damaligen Beringung der Sumpfmeisen im Allschwilerwald geholfen haben. Ein besonderer Dank gebührt Herrn Dr. Alfred Schifferli; er hat die seinerzeitige Farbberingung angeregt und mir verschiedene Tips zur Beobachtung gegeben. Viele schöne und interessante Beobachtungsstunden waren die Folge. Herr Dr. E. Sutter führte mich in die damalige Flügelmesstechnik ein. Herr M. Baumann von der meteorologischen Anstalt Basel St. Margrethen überliess mir detaillierte Wetterangaben von 1949 bis 1952. Herrn Dr. C. Marti danke ich für die Überarbeitung des Manuskripts, Frau Dr. V. Keller für die Übersetzung ins Englische.

Zusammenfassung

In einem Eichen-Hagebuchenwald in der Gemeinde Allschwil bei Basel wurde von 1947 bis 1954 88 Nestlinge und 215 Fänglinge der Sumpfmeise farbig beringt. Der grössere Teil waren Jungvögel, deren Verhalten und Ansiedlung auf einer Fläche von 70 ha 1949–1952 intensiv beobachtet wurde. Kontrollbeobachtungen wurden bis 1,5 km ausserhalb des Kerngebietes durchgeführt. Von 34 Nestlingen und 178

Fänglingen ergaben sich 212 Wiederfunde, mit weit über 2000 Farbringidentifikationen.

Die Nestlinge siedelten sich zwischen 300 und 1550 m vom Geburtsort an. ♀ dispergieren weiter als ♂. Mit Ausnahme von 2 ♀ blieben alle Jungvögel bis zum nächsten Februar im Ansiedlungsgebiet, das sie unmittelbar nach dem Selbständigwerden im Juni gewählt hatten. Jungvögel wurden nur ca. 8–10 Tage lang von den Eltern betreut.

Ab Ende Juni war eine mehrheitliche Paarbildung der Jungen mit kleinen Revieren feststellbar. Ab Ende August lösten sich die Reviere auf. Aggressionen unter Jungen fanden hauptsächlich im Juli statt. Winterschwärme mit anderen Meisen und integrierten Sumpfmeisen mit einem interspezifischen Sozialstatus wurden nicht beobachtet. Die Individuen und die Anzahl der Sumpfmeisen wechselten oft, je nach Richtung des Schwarms.

Schwache Vögel fallen bereits im Juli aus. Laubfall und Kälte gleichzeitig bedingen einen weiteren Rückgang. Von 41 (1950) resp. 42 (1951) angesiedelten Jungen lebten im Februar noch etwa $\frac{1}{4}$. In optimalen Altholzbiotopen siedelten ebenso viele Jungvögel wie in schlechteren Habitaten. In letzteren war aber die Sterblichkeit bedeutend grösser. Vermutlich wurden später suchende Vögel hierhin abgedrängt. Die erstmalige Eingliederung als Reviervogel geschieht am häufigsten im Februar. ♀ haben es leichter, sich einzugliedern, als ♂, welche ein Revier finden müssen.

Meistens können sich die Jungen am Ansiedlungs-ort oder in der nächsten Umgebung in die Reviere integrieren, wenn ein Altvogel ausfällt. Revier- und Partnerwechsel kommen bei Jungvögeln öfter vor als bei ad. Etwa $\frac{1}{3}$ des Jungvogelbestandes (10) musste das Jugendansiedlungsgebiet verlassen, um einen Partner oder ein Revier zu finden. 6 Vögel kehrten später wieder in das erste Überwinterungsgebiet zurück.

Literatur

- AMANN, F. (1980): Alters- und Geschlechtsmerkmale der Nonnenmeise *Parus palustris*. Orn. Beob. 77: 79–83. – (1994): Der Brutvogelbestand im All-schwilerwald 1948/49 und 1992/93. Orn. Beob. 91: 1–23.
- BERNDT, R. & W. WINKEL (1987): Bestandsentwicklung und Brutzeit-Daten der Sumpfmeise (*Parus palustris*). Befunde aus dem südöstlichen Niedersachsen. Vogelwelt 108: 121–131.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 13, Passeriformes (4. Teil), Muscicapidae–Paridae. Wiesbaden.
- LÖHRL, H. (1950): Beobachtungen zur Soziologie und Verhaltensweise von Sumpfmeisen im Winter. Z. Tierpsychol. 7: 417–424.
- LUDESCHER, F.-B. (1973): Sumpfmeise und Weidenmeise als sympatrische Zwillingarten. J. Orn. 114: 3–56.
- MORLEY, A. (1953): Field observation on the biology of Marsh-Tit. Brit. Birds 46: 233–238, 273–287, 332–346.
- NILSSON, J.-Å. (1989a): Establishment of juvenile marsh tit in winter flocks: an experimental study. Anim. Behav. 38: 586–595. – (1989b): Causes and consequences of natal dispersal in the Marsh tit *Parus palustris*. J. Anim. Ecol. 58: 619–636. – (1990): What determines the timing and order of nest-leaving in the Marsh tit (*Parus palustris*)? NATO ASI ser G: Ecol. Sci. 24: 369–379.
- NILSSON, J.-Å. & H. G. SMITH (1985): Early fledgling mortality and the timing of juvenile dispersal in the Marsh Tit *Parus palustris*. Orn. Scand. 16: 293–298. – (1988a): Incubation feeding as a male tactic for early hatching. Anim. Behav. 36: 641–647. – (1988b): Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in Marsh Tit *Parus palustris*. J. Anim. Ecol. 57: 917–928.
- SOUTHERN, H. N. & A. MORLEY (1950): Marsh-Tit territories over six years. Brit. Birds 43: 33–47.
- STEINFATT, O. (1938): Das Brutleben der Sumpfmeise und einige Vergleiche mit dem Brutleben der anderen einheimischen Meisen. Beitr. FortPflBiol. Vögel 14: 84–89, 137–144.

Manuskript eingegangen 8. Oktober 1996
Revidierte Fassung angenommen 6. Januar 1997