

Zum Einfluss von Legebeginn und Bruttyp auf die Rekrutierungswahrscheinlichkeit beim Wendehals *Jynx torquilla*

Influence of the onset of egg laying and the brood type on the recruiting probability in Wrynecks *Jynx torquilla*

Dirk Tolkmitt, Detlef Becker & Urs G. Kormann

Summary

Since 1999 we have been studying the breeding biology of the Wryneck (*Jynx torquilla*) near Halberstadt (Saxony-Anhalt, Germany). Between 1999 and 2019 we controlled a total of 1.018 broods, of which 673 were first, 103 replacement and 220 second broods. For 22 broods a classification of the brood type was not possible. We captured and ringed all nestlings ($n = 4.147$) as well as most adult birds. 91 of the ringed nestlings were recaptured as recruits in the local population in later years. A detailed analysis with mixed logistic regressions shows a strong correlation of local recruitment probability with brood type and onset of egg laying, respectively. In contrast, our results do not support a relationship between recruitment probability and clutch size and number of nestlings, respectively. The recruitment probability for first brood fledglings was 2.7%, which is about three and four times higher compared to replacement and second broods, respectively. An even stronger effect is seen for the start of egg laying: In the earliest broods (onset of egg laying around 1 May) the recruitment probability was about 4%, while for the latest second broods it dwindles to only 0.34%. These results suggest that immigration plays an important role in the study population and lead to further questions about the fitness consequences of replacement and second broods for adult birds.

1. Einleitung

Die Rekrutierung junger Vögel in lokale Brutpopulationen ist schon seit langem als einer der maßgeblichen Parameter demografischer Prozesse beschrieben (Lack 1967). Sie umfasst neben der Einwanderung fremder Individuen (Immigration) vor allem auch die Ansiedlung vor Ort geborener Junge als Brutvögel (Gill

2007). Während zur Höhe von Rekrutierungs-raten relativ viele Untersuchungen vorliegen, lassen sich bislang nur begrenzt Aussagen hinsichtlich der Bedingungen treffen, die Jungvögel in späteren Jahren zu Rekruten werden lassen (Rekrutierungswahrscheinlichkeit). Während für die Immigranten solche Aussagen naturgemäß schwierig sind, gewähren brutbiologische Studien an beringten Vögeln sehr in-

time Einblicke in die Prozesse, die den lokalen Bruterfolg, das Überleben und die Ansiedlung vor Ort erbrüteter Jungvögel steuern (vgl. für Steinkauz: van Nieuwenhuysen et al. 2008). So lassen sich insbesondere Aussagen zur Bedeutung des Brutbeginns, der Gelegegröße, Anzahl an Nestgeschwistern, Witterung, Siedlungsdichte und Nahrungsverfügbarkeit auf die Rekrutierungswahrscheinlichkeit gewinnen.

Der Wendehals gehört zu den Vogelarten in Europa mit den größten Bestandsrückgängen in der Zeit seit 1980 (PECBMS 2007). Auch wenn sich dieser Trend offenbar in den letzten Jahren nicht mehr fortgesetzt hat (vgl. Gedeon et al. 2014), stellen sich doch Fragen zu den Rückgangsursachen und möglichen Schutzmaßnahmen. Für Mitteleuropa ist mittlerweile nachgewiesen, dass die Art neben Erst- regelmäßig auch Ersatz- und Zweitbruten unternimmt (Tolkmitt et al. 2009, auch zur Differenzierung zwischen den Bruttypen). Der Beitrag dieser verschiedenen Bruttypen zur Reproduktionsleistung und damit zum Fortbestand der lokalen Population ist bislang aber nicht genauer untersucht worden. Deshalb soll hier die Beziehung zwischen Legebeginn, Gelegegröße, Anzahl an Nestgeschwistern und Rekrutierungswahrscheinlichkeit genauer betrachtet werden.

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methode

Seit 1999 werden auf zwei Flächen in der näheren Umgebung von Halberstadt (Sachsen-Anhalt) Nistkästen gezielt für den Wendehals angeboten. Die brutbiologischen Parameter (Legebeginn, Gelegegröße, Anzahl geschlüpfter und ausgeflogener Jungvögel, Anteil an Ersatz- und Zweitbruten) werden möglichst vollständig erfasst, alle Jung- und ein Großteil der Altvögel beringt. Der Fang der Altvögel geschieht dabei überwiegend direkt im Nistkasten, zum Teil auch mit einer Klangattrappe in Nistkastennähe. Individuen, die mit Hilfe der Klangattrappe gefangen wurden, also Territorialverhalten zeigen, werden im Weiteren als Brutvögel behandelt.

2.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet wurde bereits ausführlich beschrieben (Becker & Tolkmitt 2007, Becker & Tolkmitt 2008). Größere Bereiche der Teilflächen Osthuy und Thekenberge erfahren durch Pflegemaßnahmen eine regelmäßige Auflichtung des Baum- und Gebüschbestandes. Ein kleinerer Ausschnitt der Teilfläche Klusberge wurde zwischenzeitlich für die Errichtung einer Solaranlage in Anspruch genommen. Auf größeren Bereichen beider Teilgebiete findet nach wie vor Beweidung mit Schafen und Ziegen statt, die einen wesentlichen Faktor für die Eignung des Gebietes als Lebensraum des Wendehalses bildet.

Die Anzahl der angebotenen Nistkästen lag zunächst ab dem Jahr 2004 relativ konstant bei 90 bis 100, hat sich dann aber im Zuge einer naturschutzrechtlichen Ausgleichsmaßnahme im Jahr 2012 nochmals um 14 erhöht. Seitdem ist die Zahl leicht rückläufig und hat 2019 in etwa wieder das Niveau der Zeit bis 2011 erreicht (Abb. 1). Die Bauart und die Verteilung der Nistkästen im Untersuchungsgebiet haben ebenfalls in früheren Beiträgen eine ausführliche Darstellung gefunden (Becker & Tolkmitt 2008). Die Nistkästen werden ab Mitte April mindestens im vierzehntägigen Rhythmus, ab dem Beginn der Bebrütung häufig auch in Abständen von nur wenigen Tagen kontrolliert. Dabei werden nicht nur die im Nistkasten befindlichen Eier sowie lebende und tote Jungvögel erfasst; zur Kontrollroutine gehört auch das Absuchen der Umgebung von Nistkästen auf ausgelegene Eier und Jungvögel.

Der Brutbestand hat nach einem Einbruch in den Jahren 2006 und 2007 wieder deutlich zugenommen (Abb. 1). Über den Untersuchungszeitraum seit 2004 gesehen lässt sich ein Trend des Brutbestandes im Untersuchungsgebiet – wie auch in anderen Gebieten Sachsen-Anhalts – nicht feststellen (vgl. schon Becker & Tolkmitt 2011). Die große Zahl an Brut(versuch)en in den Jahren 2012 bis 2017 beruht zu einem erheblichen Teil auf einer ungewöhnlich hohen Quote an Ersatzbruten, die aus massiver Prädation durch den Waschbären *Procyon lotor* resultierte. Die

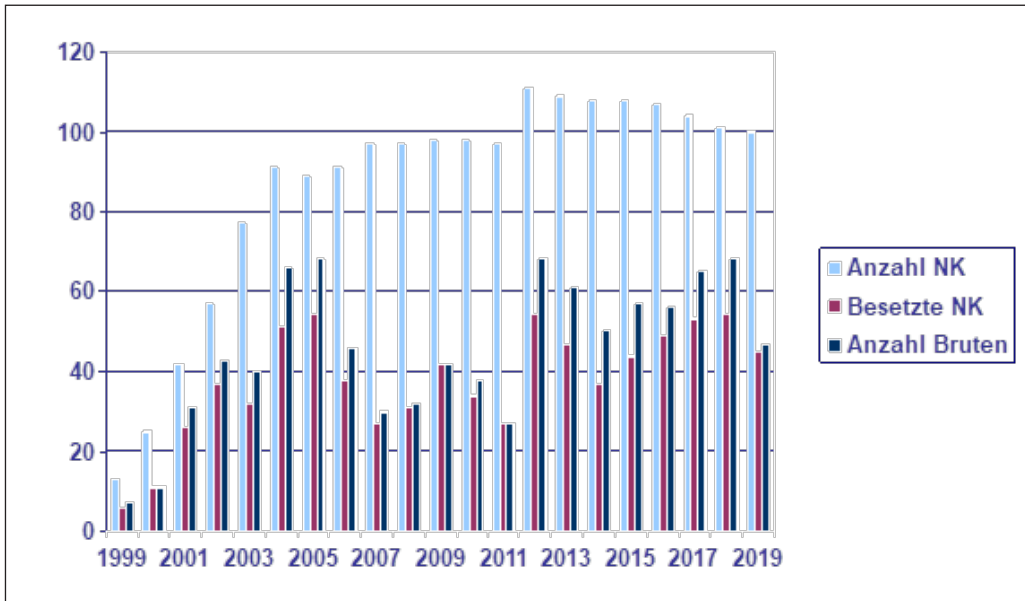


Abb. 1. Anzahl im Untersuchungsgebiet angebotener und vom Wendehals besetzter Nistkästen sowie der Bruten im Zeitraum von 1999 bis 2019.

Brutbestände waren in diesen Jahren also keineswegs so groß, wie die Anzahl an Bruten es vermuten ließe.

2.2. Material

Zwischen 1999 und 2019 konnten bei 1.018 Brutversuchen insgesamt 4.147 Pulli in 120 verschiedenen Nistkästen beringt werden (Abb. 2). Das betraf 673 Erst-, 103 Ersatz- und 220 Zweitbruten. Bei 22 Bruten erfolgte keine Einordnung des Bruttyps.

Die Pulli wurden eingeteilt in “Rekrut” bzw. “Kein Rekrut”. Unter Rekruten sind dabei alle beringten Pulli zu verstehen, die später als adulte Individuen mindestens einmal im Untersuchungsgebiet kontrolliert wurden. Insgesamt handelt es sich um 91 Vögel, die diese Merkmale erfüllen (Abb. 2).

Nicht alle Rekruten wurden bereits im 2. Kalenderjahr im Brutgebiet kontrolliert, was in einer späteren Rückkehr aber auch der fehlenden Entdeckung im 2. Kalenderjahr seine Ursache haben kann. Erfolgte eine solch verspätete Erstfeststellung häufiger, so hätten Pul-

li aus späteren Jahren (insbesondere 2017 und 2018) eine kleinere Wahrscheinlichkeit, im Untersuchungszeitraum bereits als Rekrut entdeckt worden zu sein als Vögel aus früheren Jahren. Würde dieser Unterschied nicht weiter berücksichtigt, unterschätzte man tendenziell die Rekrutierungswahrscheinlichkeit. Deshalb gilt es, ihn abzuschätzen (Abb. 3 und 4). Bei einer genaueren Betrachtung zeigt sich, dass Rekruten spätestens nach 3 Jahren (also im 4. Kalenderjahr) erstmals kontrolliert werden. Von allen Rekruten wurden 17,5 % erstmals im 3., aber nur 6,5 % erst im 4. Kalenderjahr gefangen (Abb. 3). Die Wahrscheinlichkeit, dass ein 2017 beringter Vogel erst nach dem Ende des Untersuchungszeitraumes zum ersten Mal wiedergefangen wird, war mithin vernachlässigbar. Für die Auswertungen sind deshalb die Bruten der Jahre 1999 bis 2017 herangezogen worden.

Der auf diese Weise reduzierte Datensatz (1999 bis 2017) **enthält 896 Bruten mit insgesamt 7.295 Eiern und 3.777 Pulli**, von denen 3.689 beringt wurden. Die Bruten teilen sich

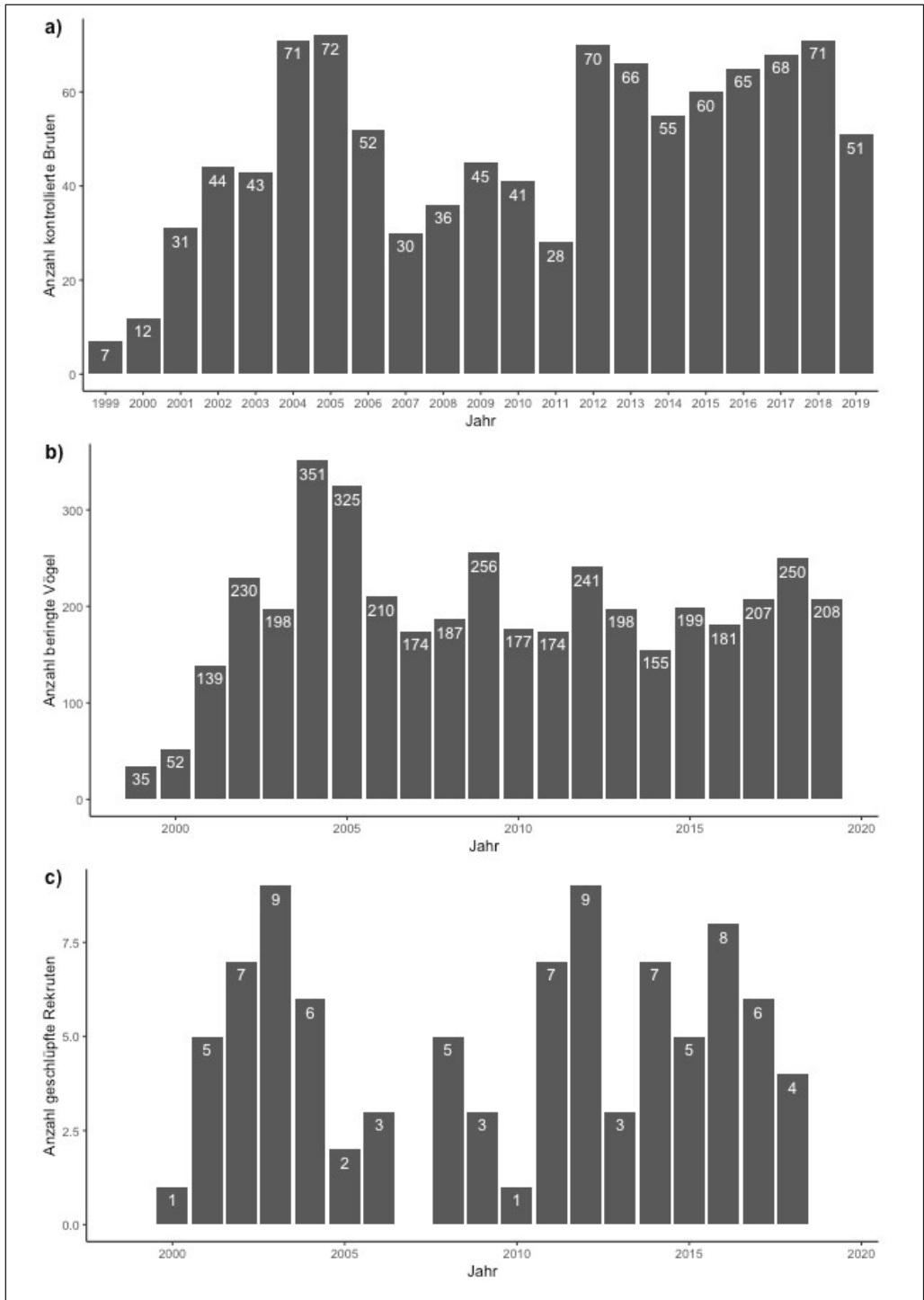


Abb. 2. Anzahl kontrollierter Bruten (a), beringter Pulli (b) und beringter Pulli, die später rekrutiert wurden (c), im Zeitraum von 1999 bis 2019.

Abb. 3. Zeitspanne zwischen der Beringung als Nestling und dem ersten Wiederfang (Rekrutierung). Die weißen Zahlen in den Balken geben die Zahl an Individuen an, die in der ersten, zweiten bzw. dritten Brutsaison nach dem Ausfliegen zum ersten Mal wiedergefangen wurden (entspricht 2., 3. bzw. 4. Kalenderjahr).

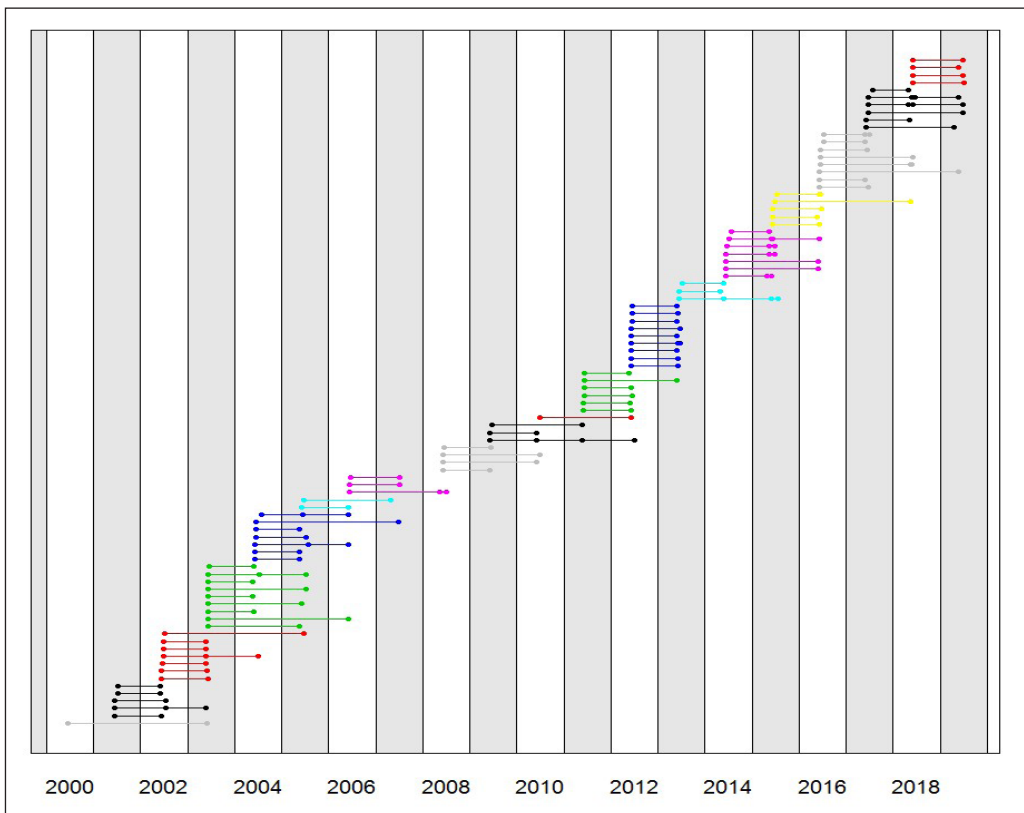
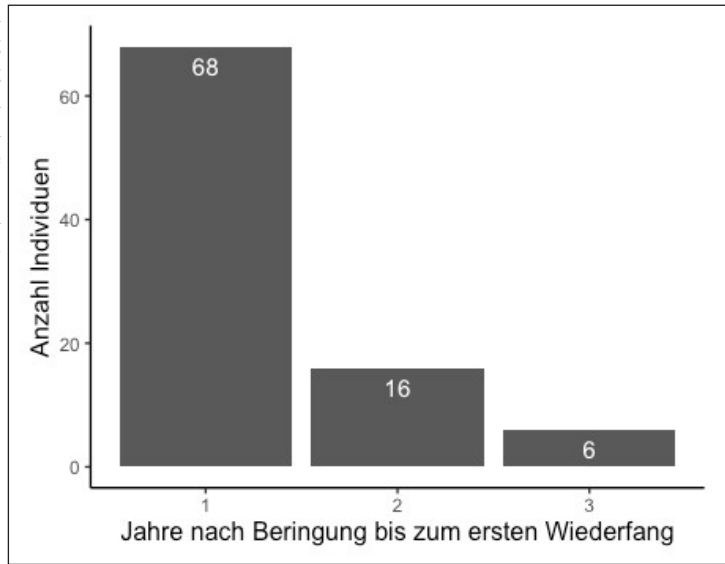


Abb. 4. Individuelle Wiederfanggeschichten aller Rekruten chronologisch sortiert. Eine Zeile entspricht einem Individuum. Die Beobachtungszeitspanne ist als horizontale Linie dargestellt, alle Fänge (Beringung + Wiederfänge) als Punkte. Beringte Individuen einer Brutsaison sind in derselben Farbe dargestellt.

auf in 598 Erst-, 97 Ersatz- und 196 Zweitbruten, bei 5 Bruten erfolgte keine Einordnung des Bruttyps.

Soweit der genaue Legebeginn nicht beobachtet wurde, erfolgte eine Rückrechnung unter der Annahme, dass pro Tag ein Ei gezeitigt wird und dies in den Morgenstunden geschieht.

2.3. Methode

Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Jungvogel später Rekrut der lokalen Brutpopulation wird (d.h. als erwachsener Vogel wiedergefangen wird; Rekrutierungswahrscheinlichkeit), analysierten wir mittels eines gemischtes Binomialmodelles (glmm). Das gemischte Binomialmodell eignet sich für Zähldaten, die eine obere Grenze aufweisen (Anzahl Rekruten unter den Nestlingen einer Brut) und bei denen das Interesse den Anteil betrifft. Die gemischte Modellstruktur braucht es, weil der Datensatz eine hierarchische Struktur aufweist (d. h. die Nistkästen wurden in mehreren Jahren beprobt und sind deshalb nicht unabhängige Datenpunkte; ebenso sind alle Bruten vom gleichen Jahr nicht voneinander unabhängig).

Ursprünglich wurde der Ansatz verfolgt, die Rekrutierungswahrscheinlichkeit anhand der Gelegegröße, Anzahl an Nestgeschwistern, dem Legedatum und dem Bruttyp (1. Brut, 2. Brut, Ersatzbrut) zu beschreiben. Erstbruten finden jedoch immer deutlich früher im Jahr statt als Zweitbruten (Abb. 5; Legedatum Erstbrut: Median = 133. Tag, 95%-Quantil [120, 147]; Ersatzbrut: Median = 159. Tag, 95%-Quantil [136, 187]; Zweitbrut: Median = 174. Tag, 95%-Quantil [161,189]).

Aufgrund der starken Korrelation zwischen Legebeginn und Bruttyp wurden diese zwei Einflussgrößen nicht ins gleiche Modell aufgenommen, sondern in zwei verschiedenen Modellen getrennt gerechnet. Beim ersten Modell wurde die Rekrutierungswahrscheinlichkeit als Funktion der Gelegegröße, der Anzahl an Nestgeschwistern und des Bruttyps modelliert („Model Bruttyp“). Beim zweiten Modell wurde die Rekrutierungswahrscheinlichkeit als Funktion der Gelegegröße, der Anzahl an Nestgeschwistern und des Legebeginns modelliert („Model Legedatum“). Als Antwortvariable diente die Anzahl Rekruten unter den Nestlingen einer Brut. Die erklärenden Variablen wurden skaliert

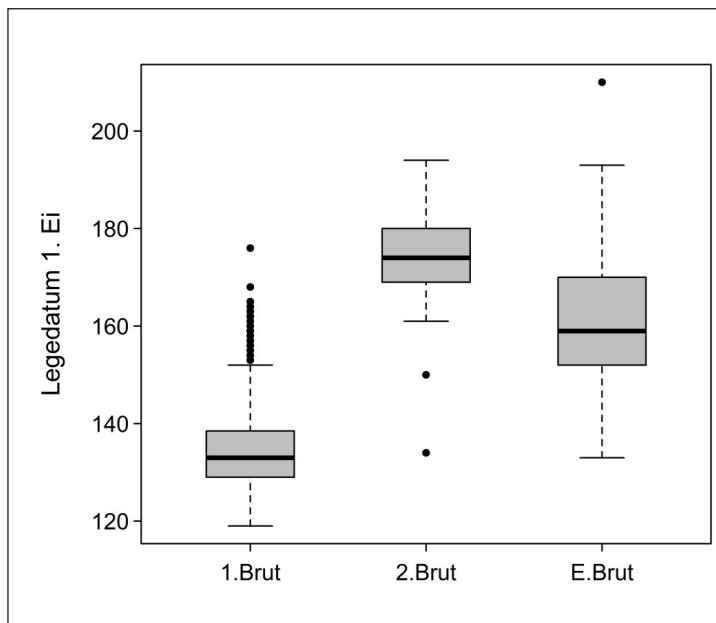


Abb. 5. Legebeginn differenziert nach den Bruttypen. Erste und zweite Ersatzbruten wurden wegen der kleinen Stichprobengröße zu Ersatzbruten vereint (horizontaler Balken = Median, Box = 50% der Beobachtungen [25 bis 75%-Quantile]; die Schnäuze umfassen alle Beobachtungen, welche weniger als anderthalb Mal die Boxlänge von der Box entfernt liegen; Punkte = extreme Beobachtungen); Tag 1 = 1. Januar, Tag 130 = 10. Mai.

(Durchschnitt auf 0 gesetzt und die Standardabweichung auf 1 gesetzt) um die Konvergenz der Modelle zu verbessern. Die Referenzstufe für den Faktor Bruttyp war die Erstbrut. Für beide Modelle wurden zuerst Nistkasten und Jahr als Zufallsfaktor betrachtet. Mit dieser Spezifikation konvergierte das Model Bruttyp jedoch nicht, da der Zufallseffekt für „Nistkasten“ extrem klein geschätzt wurde (Varianz = $2.037 \cdot 10^{-10}$, das heißt der durchschnittliche Unterschied zwischen den Nistkästen ist extrem klein). Für das Model Bruttyp wurde deshalb im Endeffekt nur „Jahr“ als Zufallseffekt verwendet. [Anmerkung: Wir haben die Modelle zusätzlich mit rein Bayes'scher Methode gerechnet mit dem Paket „stan_glmr“. Die A-priori-Verteilungen, welche Bestandteile der Bayes'schen Methode sind, können schwer zu schätzende Parameter besser schätzbar machen und entsprechend gibt es weniger Probleme mit Konvergenz. Die Resultate sind sich sehr ähnlich und sie bestätigen die geringe Zwischen-Kasten-Varianz]. Die Modelle wurden mit der R-Funktion glmer aus dem R-Paket lme4 berechnet (Bates et al. 2015). Die 95 %-Kreditabilitätsintervalle der Parameter (KI) beruhen auf den Methoden der Bayes-Statistik. Hierfür simulierten wir mit der

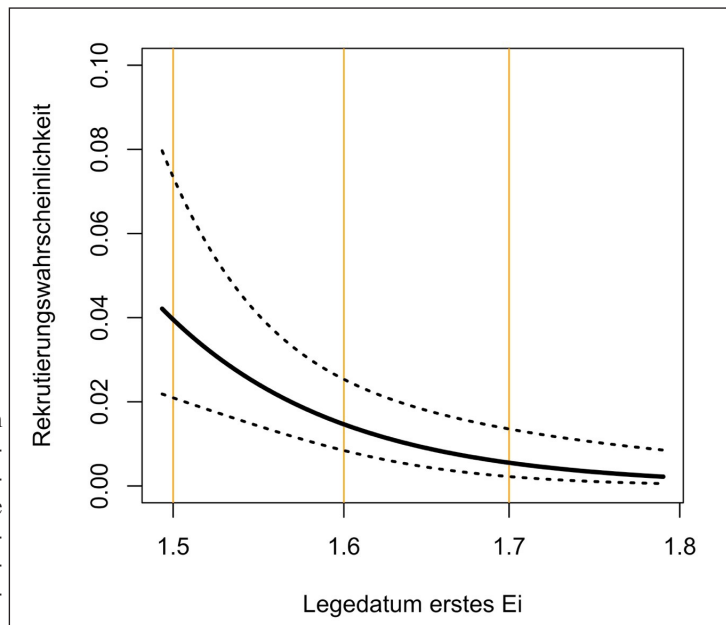
Funktion sim 5.000 Zufallswerte aus der A-posteriori-Verteilung der Modellparameter (Packet arm version 1.10-1), und verwendeten das 2.5 und das 97.5 %-Quantil der A-posteriori-Verteilung als unteres bzw. oberes Limit des 95 % KI.

3. Ergebnisse

3.1. Modell mit Legebeginn, Gelegegröße sowie Anzahl Nestgeschwister als erklärende Variablen

Für den Jungvogel einer Brut mittlerer Gelegegröße und Anzahl an Nestgeschwistern sowie mittleren Legebeginns beträgt die Rekrutierungswahrscheinlichkeit 0.018 (95%KI: 0.010 – 0.029; Invers-Logit von -4.02, siehe Tab. 1). Die Korrelation zwischen der Gelegegröße und der Rekrutierungswahrscheinlichkeit ist ganz schwach negativ (stark positive Korrelationen sind aufgrund der Daten nicht wahrscheinlich). Die Korrelation zwischen der Rekrutierungswahrscheinlichkeit und der Brutgröße ist um Null herum (sowohl stark positive wie auch stark negative Korrelationen können ausgeschlossen werden). Eine starke negative Korrelation besteht hingegen mit dem Legebeginn (Abb. 6).

Abb. 6. Verhältnis zwischen Legebeginn und Rekrutierungswahrscheinlichkeit. Gezeigt sind Modellvorhersage (durchgezogene schwarze Linie) und 95 %-Kreditabilitätsintervall (KI, schwarze gestrichelte Linie).



Tab. 1. Schätzungen für die Parameter des Binomial-Modells für die Rekrutierungswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von Gelegegröße, Anzahl Nestgeschwister und dem Legebeginn.

Die drei festen erklärenden Variablen wurden z-transformiert, so dass sie einen Mittelwert von Null und eine Standardabweichung von 1 aufwiesen. Als Link-Funktion wurde die Logit-Funktion verwendet. Der Achsenabschnitt entspricht dem Logit des erwarteten Rekrutenanteils für ein Nest mit mittlerer Gelegegröße, Anzahl Nestgeschwister und mittlerem Legebeginn. Die Effektgrößen der drei erklärenden Variablen messen, um wieviel sich der Logit des Rekrutenanteils verändert, wenn die entsprechende Variable um eine Standardabweichung zunimmt. Für die Zufallsfaktoren ist die Standardabweichung (durchschnittliche Differenz zwischen zwei Jahren bzw. Kasten) angegeben. Die 2.5 %- und 97.5 %-Quantile der A-posteriori-Verteilung können als untere und obere Grenze eines 95 %-Kreditabilitätsintervalls verwendet werden. Die A-posteriori-Wahrscheinlichkeit gibt an, wie sicher wir aufgrund der Daten (Stichprobe) sind, dass die negative Korrelation auch in der Grundgesamtheit vorhanden ist.

Parameter	Mittelwert A-posteriori Verteilung	2.5% Quantil	97.5% Quantile	Hypo- these	A-posteriori Wahrscheinlichkeit
<i>Feste Effekte</i>					
Achsenabschnitt	-4.03	-4.55	-3.51	-	-
Gelegegröße	-0.15	-0.68	0.39	$\beta < 0$	0.70
Anzahl Nestgeschwister	-0.01	-0.51	-0.51	$\beta < 0$	0.51
Legebeginn	-0.63	-0.99	-0.27	$\beta < 0$	> 0.999
<i>Zufallsfaktoren</i>					
Jahr (SD)	0.49	0.35	0.64	-	-
Kasten (SD)	0.00012	0.00010	0.00014	-	-

Tab. 2. Schätzungen für die Parameter des Binomial-Modells für die Rekrutierungswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von der Gelegegröße, Anzahl Nestgeschwistern sowie dem Bruttyp. Der Achsenabschnitt misst den mittleren Logit der Rekrutierungswahrscheinlichkeit für Erstbruten mit einer mittleren Gelegegröße und Anzahl an Nestgeschwistern (weitere Erklärungen siehe Tab. 1).

Parameter	Mittelwert A-posteriori Verteilung	2.5% Quantil	97.5% Quantile	Hypo- these	A-posteriori Wahrscheinlichkeit
<i>Feste Effekte</i>					
Achsenabschnitt	-3.60	-4.16	-3.08	-	-
Bruttyp: Zweitbrut	-1.30	-2.35	-0.36	$\beta < 0$	0.995
Bruttyp: Erstbrut	-1.04	-2.30	0.063	$\beta < 0$	0.953
Gelegegröße	-0.08	-0.60	0.45	$\beta < 0$	0.61
Anzahl Nestgeschwister	0.01	-0.47	0.50	$\beta > 0$	0.52
<i>Zufallsfaktoren</i>					
Jahr (SD)	0.49	0.35	0.64	-	-
Kasten (SD)	-	-	-	-	-

3.2 Modell mit Bruttyp, Gelegegröße und Anzahl Nestgeschwister als erklärende Variablen

Die Rekrutierungswahrscheinlichkeit ist bei Erstbruten deutlich höher als bei Ersatz- und Zweitbruten (Tab. 2, Abb. 7). Die Korrelationen der Rekrutierungswahrscheinlichkeit mit der Gelegegröße wie auch der Anzahl an Nestgeschwistern sind nahe bei Null (sowohl stark positive wie auch stark negative Korrelationen sind aufgrund der Daten unwahrscheinlich).

4. Diskussion

Die Ergebnisse dieser Studie sind in mehrfacher Hinsicht bemerkenswert: Zum einen war nicht unbedingt zu erwarten, dass es keinen Zusammenhang zwischen Gelegegröße und Anzahl der Nestgeschwister auf der einen und der Rekrutierungswahrscheinlichkeit auf der anderen Seite geben würde. Zum anderen zeigt sich ein sehr starker Effekt des Legebeginns bzw. des Bruttyps auf die Rekrutierungswahrscheinlichkeit, der Fragen nach der Bedeutung von Ersatz- und Zweitbruten aufwirft. Inso-

fern sind einige für den Wendehals durchaus neue Aussagen möglich, beschränken sich doch die bisherigen Studien auf eine Betrachtung des Einflusses verschiedener Parameter auf den Bruterfolg bzw. einzelner Aspekte der Demografie, insbesondere der Immigrationsrate (Geiser et al. 2008, Schaub et al. 2012).

Beim Wendehals gibt es eine vergleichsweise geringe Wiederfundquote beringter Individuen, das betrifft vor allem die Fernfunde (Bairlein et al. 2014). Nachweise von Ansiedlungen beringter Jungvögel außerhalb unseres Untersuchungsgebietes sind deshalb auch lediglich in drei Fällen geglückt ($> 0,1\%$ der beringten Pulli). Zudem lassen sich die Geschlechter im Feld nicht unterscheiden, so dass nicht betrachtet werden konnte, ob geschlechtsspezifische Unterschiede im Dispersal und damit der Wiederfundwahrscheinlichkeit bestehen, wie sie für viele Arten typisch sind (vgl. zum Überblick Newton 2008). In einer Stichprobe von zehn lokalen Rekruten, deren Geschlecht mittels DNA-Analyse bestimmt wurde, fanden sich acht Männchen und nur zwei Weibchen, was mindestens ei-

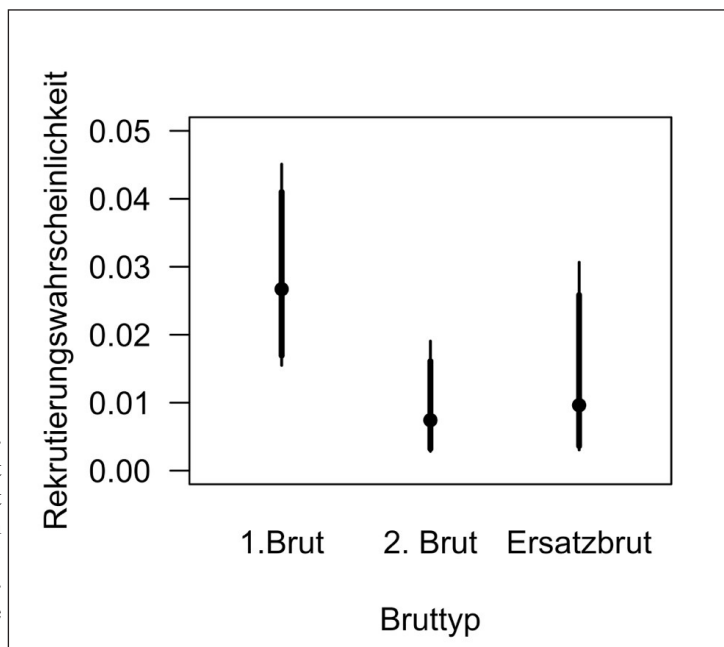


Abb. 7. Rekrutierungswahrscheinlichkeit differenziert nach Bruttypen. Dargestellt sind Modellvorhersagen (schwarze Punkte) sowie 95 %- und 90 %-Kredibilitätsintervalle (KI, dünne bzw. dicke schwarze Linien).

nen Hinweis auf geschlechtsdifferenzierten Dispersal liefert. Für Untersuchungen zur Rekrutierungswahrscheinlichkeit sind dies naturgemäß limitierende Faktoren. Denn es lassen sich keine zuverlässigen Angaben dazu machen, ob und in welchem Maße in einem bestimmten Gebiet aufgewachsene Individuen außerhalb desselben später als Rekruten auftauchen. Vielmehr muss die Gesamtheit der in das nähere Umfeld des Geburtsortes zurückkehrenden Individuen bei der weiteren Analyse als repräsentativ für die Gruppe aller Rekruten behandelt werden. Dabei ist allerdings nicht auszuschließen, dass es auch einen Zusammenhang zwischen einzelnen Brutparametern und der Distanz zwischen Geburts- und späterem Ansiedlungsort gibt. Das wäre etwa dann denkbar, wenn später in einer Saison aufgezogene Jungvögel eine geringere Fitness hätten, dadurch im Frühjahr auch später im Brutgebiet anlangten oder weniger konkurrenzfähig wären und deshalb suboptimale Lebensräume oder Reviere besetzen müssten, wodurch es zu einer nicht zufälligen Verteilung der Rekruten käme. Im konkreten Fall dürfte aber der hierdurch bedingte Fehler eher gering sein. Denn im Verhältnis zur Reviergröße des Wendehalses nimmt das Untersuchungsgebiet eine relativ große Fläche ein und kann aufgrund der Zweiteilung zudem noch Individuen beherbergen, die sich in einer Entfernung von bis zu 10 km von ihrem Geburtsort ansiedeln. Auch liegen keine Anhaltspunkte dafür vor, dass sich die Rekrutierungswahrscheinlichkeit zwischen den Geschlechtern – auch wenn man von Abweichungen bei den Ansiedlungsentfernungen ausgeht – erheblich unterscheiden würde. Es erscheint deshalb vertretbar, die hier gewonnenen Ergebnisse als für die Gesamtheit der Rekruten repräsentativ zu behandeln.

Zu Rekrutierungsraten allgemein, zur Immigration wie auch zur Sterblichkeit und dem Alter lokal aufgewachsener Jungvögel bei der Erstansiedlung liegen zahlreiche Untersuchungen vor (vgl. zum Überblick: Perrins et al. 1991). Darüber hinaus gibt es verschiedene Arbeiten zur (Lebens-)Reproduktionsleistung von Vögeln, die auch die Anzahl produzier-

ter Rekruten betrachten (vgl. zum Überblick: Newton 1989). Weit weniger ist hingegen darüber bekannt, welche Faktoren letztlich entscheiden, ob ein flügger Jungvogel später Teil der Brutpopulation wird. Ein positiver Zusammenhang zwischen Rekrutierungswahrscheinlichkeit und dem Gewicht der flüggen Jungen konnte beim Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* – allerdings anhand einer sehr kleinen Stichprobe – nachgewiesen werden (Lundberg & Alatalo 1992). Beim Kleiber *Sitta europaea* ließ sich ein Zusammenhang mit der Nahrungsverfügbarkeit (Buchenmast), der Siedlungsdichte und dem Ansiedlungsverhalten nachweisen (Matthysen 1989, 1998). Der Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* als Art mit mehreren Jahresbruten zeigte eine Abhängigkeit der Rekrutierungsrate vom Schlupfjahr und dem Zeitpunkt der Brut innerhalb der Saison. Während die Schwankungen zwischen den Jahren mit einer unterschiedlichen Dispersalrate zu erklären waren, resultierte die geringere Rekrutierungswahrscheinlichkeit spät geborener Jungvögel aus deren höherer Mortalität (Hansson et al. 2002).

In dieses Bild fügen sich die hier gefundenen Ergebnisse recht gut ein. Beide Modelle zeigen, dass es einen starken Einfluss des Legebeginns auf die Rekrutierungswahrscheinlichkeit gibt. Im Laufe der Saison reduziert sich der entsprechende Wert von 3,96 % (Legedatum 1. Mai) auf nur noch 0,34 % (Legedatum 15. Juli), also weniger als ein Zehntel. Im Durchschnitt aller Jahre treten 1,8 % der beringten Jungvögel später als Brutvogel im Untersuchungsgebiet auf. Mithin liegt die Rekrutierungswahrscheinlichkeit bei den frühen Bruten immerhin doppelt so hoch wie im Durchschnitt aller Jungvögel. Bei dem Modell mit dem Bruttyp zeigt sich ein ganz ähnlicher Effekt des Legebeginns. Während die Jungen aus Erstbruten eine Rekrutierungswahrscheinlichkeit von 2,67 % haben, liegt diese bei Ersatzbruten bei 0,96 und den Zweitbruten gar nur bei 0,74 %. Der Unterschied zwischen den Ersatz- und Zweitbruten lässt sich dabei sehr gut anhand des mittleren Legebeginns erklären. Denn zwischen beiden Bruttypen besteht

insoweit ein Unterschied von knapp 20 Tagen (Abb. 5). Die so beschriebenen Ergebnisse stehen in einem deutlichen Gegensatz zu Untersuchungen am Kleinspecht *Dryobates minor*. Bei ihm konnte eine vergleichsweise hohe Rekrutierungsrate von 20 % ermittelt werden, die zudem bei Jungvögeln später Bruten – wenn auch nicht signifikant – höher lag (Rossmann et al. 2007). Das mag daran liegen, dass der Kleinspecht Standvogel ist. Auch zeitig er lediglich eine Jahresbrut, weshalb späte Bruten bei ihm durchaus andere Effekte auslösen können als Ersatz- und Zweitbruten beim Wendehals.

Für den Umstand, dass es keinen Zusammenhang zwischen Gelegegröße und Anzahl an Nestgeschwistern auf der einen sowie der Rekrutierungswahrscheinlichkeit auf der anderen Seite gibt, kommen mehrere Erklärungsansätze in Betracht. Zum einen könnte hierin ein Beleg für die Theorie der optimalen Gelegegröße gesehen werden, wonach jedes Paar ein Gelege genau jener Größe zeitig, aus der nach den gegebenen Bedingungen die größte Anzahl an Jungen hervorgeht, die später die Geschlechtsreife erlangen (vgl. Gill 2007). Zum anderen handelt es sich bei dem Untersuchungsgebiet um einen optimalen Lebensraum für die Art, in dem insbesondere die Nahrungsverfügbarkeit konstant sehr hoch ist. Die Nestlingssterblichkeit erreicht daher über alle Jahre einen Wert von lediglich 4,7 % (Becker et al. 2014). Hierin dürfte ein deutlicher Beleg dafür zu sehen sein, dass auch bei großen Bruten keine Nahrungspässe auftreten, die zu einer erhöhten Sterblichkeit oder etwaigen Finesseinbußen bei den Jungvögeln führten.

Über die Gründe, weshalb später im Jahr geborene Jungvögel eine deutlich geringere Rekrutierungswahrscheinlichkeit aufweisen, kann derzeit nur spekuliert werden. Soweit es bei ihnen kein räumlich abweichendes Muster des Dispersal gibt, also diese sich nicht durchschnittlich weiter vom Untersuchungsgebiet entfernt angesiedelt haben, was ihre Wiederfundwahrscheinlichkeit verringerte, muss die Ursache in einer erhöhten Sterblichkeit zu fin-

den sein. In welcher Lebensphase diese auftritt und was ihre unmittelbaren Ursachen sind, bedarf weiterer Untersuchungen. Denkbar wäre etwa ein geringeres Gewicht beim Ausfliegen und eine damit von vornherein verminderte Fitness der Jungvögel, wie sie beim Trauerschnäpper beobachtet wurde (Lundberg & Alatalo 1992). Auch könnte es zu Verzögerungen bei der Jugendmauser kommen, die bei den Handschwingen mit dem 22. bis 24. Lebenstag, beim Kleingefieder mit dem 40. bis 45. Lebenstag einsetzt (vgl. Scherner 1994). Erst mit dem 80. bis 85. Lebenstag sind die Schwingen ausgewachsen, was bei den Jungen aus Erstbruten etwa um die Monatswende von August zu September der Fall ist. Bei den übrigen Jungvögeln läge dieser Termin also deutlich später, obwohl die Hauptwegzugzeit in Mitteleuropa zwischen 20. August und Mitte bis Ende September liegt (Scherner 1994). Die Spätgeborenen stecken mithin zur Hauptabzugszeit noch mitten in der Mauser. Ihnen bleibt nur die Option, den Abzug zu verzögern oder mit nicht vollständig ausgewachsenen Handschwingen zu ziehen. Beides könnte zu einer erhöhten Mortalität beitragen. Allerdings sprechen neuere Untersuchungen dafür, dass die mitteleuropäischen Populationen des Wendehalses die Winter auf der Iberischen Halbinsel und in Nordafrika verbringen (van Wijk et al. 2013) und damit zum einen bei den Zugterminen flexibler sein dürften und zum anderen auch nicht die Sahara als gefährliche Barriere überqueren müssen.

Die Anzahl an Jahresbruten sollte den Grundannahmen der Life-history-Theorie folgend grundsätzlich Auswirkungen auf die Lebenserwartung der Altvögel haben. Das mit mehreren Jahresbruten verbundene höhere Investment müsste regelmäßig zu einer verringerten Lebenserwartung der Altvögel führen. Dem folgend wäre zu erwarten, dass mehrere Jahresbruten nur dann getätigt werden, wenn dadurch der Fortpflanzungserfolg maßgeblich gesteigert würde. Genau dies scheint beim Wendehals aber nicht der Fall zu sein, liegen doch schon die Gelegegröße und die Anzahl flügger Jungvögel, vor allem aber auch die Re-

krutierungswahrscheinlichkeit von Zweitbruten deutlich unterhalb der Werte für Erst- und Ersatzbruten (vgl. für Gelege- und Brutgröße: Tolkmitt et al. 2009, Becker et al. 2014). Besonders deutlich wird dies gerade bei der Rekrutierungswahrscheinlichkeit, die nur noch bei etwa einem Viertel des Wertes für Erstbruten liegt, bei späten Zweitbruten sogar noch niedriger. Mit Blick hierauf müsste es überraschen, wenn sich die Lebenserwartung der Altvögel mit der Absolvierung einer Zweitbrut tatsächlich reduzierte. Tatsächlich gibt es allerdings mittlerweile eine Reihe von Untersuchungen, die keinen Effekt von Ersatz- und Zweitbruten auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Altvögel nachweisen konnten oder sogar einen positiven Effekt, der damit erklärt wird, dass gerade die Altvögel mit der höchsten Qualität zur Absolvierung weiterer Bruten neigen (Becker & Zhang 2011, Buchmann et al. 2009, Michell et al. 2012). Ob auch bei den Wendehälsen des Halberstädter Raumes das Zeitigen von Ersatz- und Zweitbruten ohne Einfluss auf die Lebenserwartung bleibt und inwieweit die Rekrutierungswahrscheinlichkeit in einem Zusammenhang mit der Siedlungsdichte im Geburts- oder Ansiedlungsjahr steht, bedarf weiterer Untersuchungen.

Zusammenfassung

In einem Untersuchungsgebiet bei Halberstadt (Sachsen-Anhalt) werden seit 1999 brutbiologische Studien am Wendehals durchgeführt. Im Zeitraum bis 2019 konnten 1.018 Brutversuche der Art näher verfolgt werden. Das betraf 673 Erst-, 103 Ersatz- und 220 Zweitbruten. Bei 22 Bruten erfolgte keine Einordnung nach dem Bruttyp. Neben möglichst vielen Altvögeln wurden alle Jungvögel ($n = 4.147$) beringt. Von den Jungvögeln konnten 91 Individuen in späteren Jahren als Brutvögel im Gebiet festgestellt werden. Eine genauere Analyse der Rekrutierungswahrscheinlichkeit anhand eines gemischten Binomial-Modells zeigt, dass eine hohe Abhängigkeit der Rekrutierungswahrscheinlichkeit der Jungvögel vom Bruttyp und dem Legebeginn besteht. Keine

Korrelation ließ sich hingegen zwischen Gelegegröße und Anzahl der Nestgeschwister auf der einen Seite sowie der Rekrutierungswahrscheinlichkeit auf der anderen Seite finden. Die Rekrutierungswahrscheinlichkeit liegt für Jungvögel der Erstbruten bei 2,7 %, also etwa drei- bis viermal höher als für solche der Zweit- und Ersatzbruten. Noch stärker ist der Effekt bei einer Betrachtung des Legebeginns. Während bei den frühesten Bruten mit Legebeginn um den 1. Mai die Rekrutierungswahrscheinlichkeit bei knapp 4 % liegt, sinkt diese im Laufe der Saison auf nur noch 0,34 %, also ein Zehntel des Ausgangswertes. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass Immigration in der lokalen Population eine erhebliche Rolle spielt und werfen zugleich Fragen nach der Bedeutung von Zweit- und Ersatzbruten für die Fitness der Altvögel auf.

Literatur

- Bairlein, F., J. Dierschke, V. Dierschke, V. Salewski, O. Geiter, K. Hüppop, U. Köppen & W. Fiedler (2014): Atlas des Vogelzugs – Ringfunde deutscher Brut- und Gastvögel. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, & S. Walker (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. In: *J. Stat. Soft.* 67 (1). DOI: 10.18637/jss.v067.i01 (2005):
- Becker, D. & D. Tolkmitt (2007): Zur Brutbiologie des Wendehalses *Jynx torquilla* im nordöstlichen Harzvorland – Die Gelegegröße. *Ornithol. Jber. Mus. Heineanum* 25: 29-47.
- Becker, D. & D. Tolkmitt (2008): Monitoring des Wendehalses *Jynx torquilla* in Sachsen-Anhalt. *APUS* 13: 340-347.
- Becker, D. & D. Tolkmitt (2011): Monitoring des Wendehalses *Jynx torquilla* in Sachsen-Anhalt – 2. Ergebnisreport. *Ornithol. Jber. Mus. Heineanum* 29: 63-70.
- Becker, D., D. Tolkmitt & B. Nicolai (2014): Zur Brutbiologie des Wendehalses im nordöstlichen Harzvorland – IV. Brutgröße und Fortpflanzungsziffer. *Ornithol. Jber. Mus. Heineanum* 32: 43-57.
- Becker, P. H. & H. Zhang (2011): Renesting of Common Terns *Sterna hirundo* in the life history perspective. *J. Ornithol.* 152 (Suppl. 1): 213-225.

- Buchmann, M., B. Helm, P. Rothery & H. Flinks (2009): Auswirkung von Spätbruten auf Mauser und Rückkehrate bei einem Weistreckenzieher, dem Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*). Vogelwarte 47: 125-133.
- Geiser, S., R. Arlettaz & M. Schaub (2008): Impact of weather variation on feeding behaviour, nestling growth and brood survival in Wrynecks *Jynx torquilla*. J. Ornithol. 149: 597-606.
- Gill, F. B. (2007): Ornithology. Third Edition, Freeman and Company, New York.
- Hansson, B., S. Bensch & D. Hasselquist (2002): Predictors of natal dispersal in great reed warblers: results from small and large census areas. J. Avian Biol. 33: 311-314.
- Lack, D. (1967): The Natural Regulation of Animal Numbers. Clarendon Press, Oxford.
- Lundberg, A. & R. V. Alatalo (1992): The Pied Flycatcher. T & A D Poyser, London.
- Matthysen, E. (1989): Territorial and nonterritorial settling juvenile Eurasian Nuthatches (*Sitta europaea* L.) in summer. Auk 106: 560-567.
- Matthysen, E. (1998): The Nuthatches. T & A D Poyser, London.
- Michell, G. W., N. T. Wheelwright, C. G. Guglielmo & D. R. Norris (2012): Short- and long-term costs of reproduction in a migratory songbird. Ibis 154: 325-337.
- Newton, I. (1989): Lifetime Reproduction in Birds. Academic Press, London.
- Newton, I. (2008): The Migration Ecology of Birds. Academic Press, London.
- van Nieuwenhuysse, D., J.-C. Génot & D. H. Johnson (2008): The Little Owl – Conservation, Ecology and Behaviour of *Athene noctua*. Cambridge University Press.
- PECBMS – Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (2007): State of Europe's Common Birds. CSO/RSPB, Prag.
- Perrins, C. M., J.-D. Lebreton & G. M. Hirons (1991): Bird Population Studies. Oxford University Press, Oxford.
- Rossmannith, E., K. Hönsch, N. Blaum & F. Jeltsch (2007): Reproductive success and nestling diet in the Lesser Spotted Woodpecker (*Picoides minor*): the early bird gets the caterpillar. J. Ornithol. 148: 323-332.
- Schaub, M., T. S. Reichlin, F. Abadi, M. Kery, L. Jenni & R. Arlettaz (2012): The demographic drivers of local population dynamics in two rare migratory birds. Oecologia 168: 97-108.
- Tolkmitt, D., D. Becker, T. Reichlin & M. Schaub (2009): Variation der Gelegegrößen des Wendehalses *Jynx torquilla* in Untersuchungsgebieten Deutschlands und der Schweiz. In: Nationalparkverwaltung Harz (Hrsg.): Aktuelle Beiträge zur Spechtforschung – Tagungsband 2008 zur Jahrestagung der Projektgruppe Spechte der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft. Schriftenreihe Nationalpark Harz, Band 3: 69-77.
- Van Wijk, R., M. Schaub, D. Tolkmitt, D. Becker & S. Hahn (2013): Short-distance migration of Wrynecks *Jynx torquilla* from Central European populations. IBIS 155: 886-890.
- Wink, M., D. Becker, D. Tolkmitt, V. Knigge, H. Sauer-Gürth & H. Staudter (2011): Mating system, paternity and sex allocation in Eurasian Wrynecks (*Jynx torquilla*). J. Ornithol. 152: 983-989.

Dr. Dirk Tolkmitt
Menckestraße 4
D-04155 Leipzig
tolkmitt-leipzig@t-online.de

Detlef Becker
Museum Heineanum
Domplatz 36
D-38820 Halberstadt

Dr. Urs Kormann
Oikostat GmbH
Moosgasse 1
CH-3225 Müntschemier



Impression vom Osthuy als nördlichem Teilgebiet der Untersuchungsflächen um Halberstadt. Typisch sind kleinere Busch- und Baumgruppen, in denen für den Wendehals Nistkästen angebracht sind, in einer eher offenen Landschaft. Foto: 18.05.2018, M. Wadewitz.

Für das Auftreten des Wendehalses stellt Beweidung einen wesentlichen Faktor dar. Sie gewährleistet eine optimale Erreichbarkeit der vorhandenen Ameisen. Foto: 06.06.2020, D. Becker.

