

LUSCINIA	45	Heft 5/6	Seite 299-321	Frankfurt/M. 1986
----------	----	----------	---------------	----------------------

Untersuchungen zum Einfluß von Frühjahrstemperaturen und Sonnenschein auf den Legebeginn bei Staren (*Sturnus vulgaris*)

I. Nagy und F. W. Merkel

1. EINLEITUNG

Die Initiation des Legebeginnes bei Höhlenbrütern unterliegt der Wechselwirkung endogener und exogener Faktoren, über deren Einfluß und Zusammenspiel noch weitgehend Unklarheit herrscht.

Als endogene oder individuelle Komponenten können die endogene Periodik (z.B. innere Uhr, Bereitschaft zur Eiablage), das Alter der Brutvögel, ihr genetisches Material, die Paarbildung und die soziale Stellung der Vögel in der Population angesehen werden (NICE 1933/34, BERTHOLD 1970, PERRINS 1970, IMMELMANN 1971, VERHEYEN 1980, FEARE 1984).

Zu den exogenen Faktoren zählen Klimaeinflüsse, geographische Lage des Brutgebietes, die Tageslängenzunahme sowie das Nahrungsangebot (NICE 1933/34, KLUIJVER 1951, KESSEL 1957, KÄLLANDER 1974, ZANG 1980, SCHMIDT u. HAMANN 1983).

Da die endogenen Bedingungen zur Eiablage nur in Grenzen faßbar sind, werden neben einigen individuellen Aspekten exogene Faktoren wie Temperatur und Sonnenschein besondere Beachtung finden. Anhand der in einer seit 1970 bestehenden künstlichen Starenkolonie (Stierstadt Kolonie III / MERKEL) kontinuierlich gesammelten Daten zur Brutpaarbildung, Eiablage und Aufzucht der Jungen, sowie unter Zuhilfenahme umfangreicher klimatischer Aufzeichnungen eines 15jährigen Beobachtungszeitraumes, wird versucht, die Ursachen für die jährlichen Schwankungen des Legebeginnes aufzudecken und zur Klärung nachstehender Fragen beizutragen.

- Sind Winter-/Frühjahrstemperaturen von entscheidender Bedeutung für den Beginn der Eiablage?
- Beschränkt sich eine eventuelle Abhängigkeit auf Tagesdurchschnittstemperaturen oder ist diese auch für Tageshöchsttemperaturen zu ermitteln?
- Existieren Temperaturschwellen oder wärmesensible Zeiträume für diesen exogenen Faktor?
- Besteht ein Zusammenhang zwischen Sonnenscheindauer und Legebeginn?
- Können hierfür Schwellenwerte oder kritische Zeiträume aufgezeigt werden?
- Handelt es sich bei den erwähnten exogenen Einflüssen um koope-

rative Faktoren und in wie weit läßt sich ein derartiges Zusammenwirken nachweisen?

- Liefern die Aufzeichnungen der 15jährigen Beobachtungen Hinweise zur Existenz endogener Faktoren, welcher Art sind diese und wie intensiv ist ihr Einfluß auf die Initiation des Legebegins?

2. MATERIAL

Die Basis für diese Untersuchung bilden die in einer Starenkolonie in Stierstadt/Oberursel (50° 11' N / 8° 35' E. 150 m NN) gewonnenen Daten zum Eiablagebeginn einzelner Brutvögel und zur Zusammensetzung der Brutpaare innerhalb eines Zeitraumes von 15 Jahren. Die Kolonie befand sich seit 1969 im Aufbau und wurde 1975 mit insgesamt 16 Nistkästen fertiggestellt; ihre eingehendere Beschreibung, die hier situierte Population und deren Sozialstruktur sind in MERKEL (1980) dargestellt.

Um die Eiablagetermine mit verschiedenen Winter- und Frühlings-Klima-Faktoren (Temperatur und Sonnenschein) vergleichen zu können, werden für die Jahre 1969 - 1984 Witterungsberichte des Deutschen Wetterdienstes in Offenbach/M für den Großraum Frankfurt/M. herangezogen. Zu deren Ergänzung stehen seit Fertigstellung der Starenkolonie (1975) auch vor Ort registrierte klimatische Meßdaten zur Verfügung.

3. METHODE

Die Ermittlung der jährlichen Legebeginne beruht auf von Prof. F.W. Merkel unternommenen brutbiologischen Beobachtungen. War der exakte Legebeginn anhand von Kontrollen nicht festzustellen, so besteht bei Höhlenbrütern aufgrund der Tatsache, daß nur ein Ei pro Tag gelegt wird, die Möglichkeit, unter Einbeziehung der im Nest vorhandenen Eier, auf den Beginn der Eiablage zurückzurechnen (DECKERT 1970, SCHNEIDER 1971, FEARE 1984).

4. DATENERMITTLUNG

4.1. INDIVIDUELLER LEGEBEGINN UND EIABLAGE-MEDIAN

Unter Berücksichtigung möglicher individuell variierender Dispositionen für das Legeverhalten regulierende Faktoren wird für jedes Versuchsjahr neben dem frühesten Eiablagebeginn auch ein Eiablagemedian ermittelt, welcher als allgemeiner Legezeitpunkt der Population angesehen werden kann. Dieser definiert jenen Tag, an dem 50% der Population mit der Eiablage begonnen haben (SCHMIDT 1984).

4.2. TEMPERATUR (WÄRMESUMMEN) UND EIABLAGE

Um eine den frühesten Legebeginn bzw. den Eiablagemedian determinierende Wirkung der Winter-/Frühjahrstemperaturen aufzeigen zu können, werden neben Tagesdurchschnitt-(mittlere Tagestemperatur) auch Tageshöchsttemperaturen zur Prüfung herangezogen. Analog dem hierfür erstellten Analyseverfahren (4.2.1.) soll als drittes Kriterium auch die Sonnenscheindauer betrachtet werden.

4.2.1. ANALYSEVERFAHREN

Die Wahrscheinlichkeit, daß ein einzelner Tageswärmewert (Tagesdurchschnitts- bzw. Tageshöchsttemperatur) die Initiation des Legebegins bedingt, erscheint äußerst gering. Betrachtet man hingegen die zahlreichen Hinweise in der Literatur, so wird die Erfassung größerer Zeiträume ersichtlich. Bei deren Festlegung sollte jedoch berücksichtigt werden, daß die Wahl zu ausgedehnter Zeitspannen kritische Perioden verwischen bzw. verdecken könnte. Deshalb erscheint es sinnvoll, den folgenden Analyseschritten die Wärmesummen einzelner Wochen zugrunde zu legen:

- 1) Die Einzelwochen - Temperaturaddition wird für jedes der 15 Beobachtungsjahre mit dem 31. März begonnen und rückschreitend max. bis zum 20. November des Vorjahres weitergeführt. Jede Wochenwärmesumme wird zusätzlich in verschiedene Temperaturbereiche (0, 2, 4, ... usw. Grad Celsius) unterteilt. Zur Erläuterung sei ein kurzes Beispiel gegeben: Für den Zeitraum einer Woche werden alle Temperaturen über 0 Grad Celsius addiert. Man erhält eine bestimmte Wärmesumme, die in mehrere Temperaturbereiche (s.o.) zerlegt wird. Wählt man den Bereich 0 Grad Celsius, so sind in ihm alle Temperaturen oberhalb dieser Schwelle erfaßt. Die Wärmemenge 6 Grad Celsius hingegen vernachlässigt alle Meßdaten unterhalb dieser Schwelle, so daß sich die Temperatursummen mit steigendem Schwellenwert verringern. Diese Abstufung dient der Berücksichtigung möglicher für den Vogel relevanter Schwellen bei der Temperaturkompensation (SCHMIDT 1984). Die so erstellten Wärmesummen identischer Wochen der 15 Untersuchungsjahre werden auf einen Zusammenhang mit dem entsprechenden Eiablagebeginn bzw. dem -median überprüft.
- 2) Neben der Möglichkeit eines Effektes durch einwöchige Temperatursummen kann auch postuliert werden, daß Stare Temperaturen über längere Zeiträume hinweg addieren. Aufgrund dieser These wird dazu übergegangen, Einzelwochenwärmemengen aufzusummieren. Zum besseren Verständnis sei ein Beispiel angeführt: Zu den nach Temperaturbereichen (0, 2, ... 12 Grad Celsius) aufgefächerten Wärmesummen der Woche vom 31. März bis 25. März treten die Summen der entsprechenden Schwellen des Zeitraumes vom 24. März bis 18. März hinzu. Diese 2-Wochen-summen werden wiederum auf ihre Auswirkung auf den Legebe-

ginn (-median) untersucht. Durch weitere Addition einzelner Wochen erhält man Zeitspannen von 3, 4, 5,...19 Wochen, deren Wärmesummen gleichermaßen nach Schwellenwerten aufgesplittet und der Überprüfung unterzogen werden.

- 3) Im oben erstellten 19-Wochenzeitraum (Block 1) vom 31. März bis zum 20. November des vorangegangenen Jahres könnten temperaturkritische Zeiträume auftreten. Um diese nicht zu überdecken, werden zusätzlich Zeitblöcke (Block 2, Block 3 usw.) erstellt, deren Beginn jeweils um eine Woche zum vorhergehenden Block verschoben ist (s. Abb. 1). Dies soll die Abgrenzung der "temperatursensiblen Phase" in bezug auf Anfangs- und Endtermin gewährleisten. Im weiteren wird mit jedem dieser Zeitblöcke, wie unter Ziffer 2 beschrieben, verfahren.

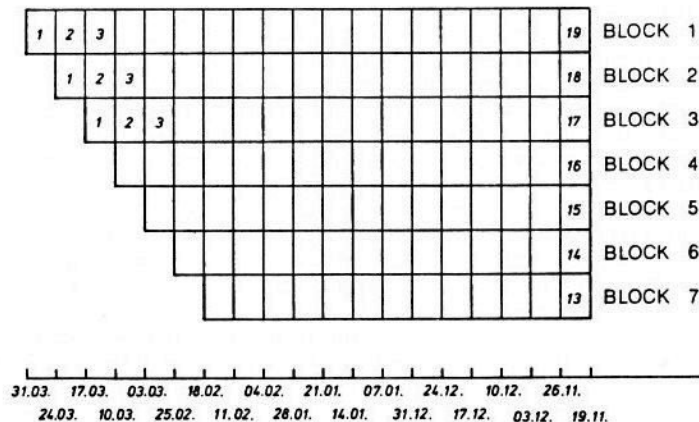


Abb.1: Zusammensetzung der einzelnen Zeitblöcke. Jedes Rechteck (1, 2, 3,...) entspricht einer bestimmten Woche des zugehörigen Zeitblockes. Die Blöcke 1 - 7 beginnen jeweils um 1 Woche zum Jahresbeginn versetzt, die durch die Anzahl der Wochen repräsentierte Temperatursumme bis zu einem fixen Datum (Abszisse) wird damit verringert.

Wie bereits erwähnt, werden die 3 Analyseschritte auch für die Ergründung einer eventuell stimulierenden Wirkung der Sonnenscheindauer auf Legebeginn und Eiablagemedian angewandt. Notwendig ist dabei lediglich eine Abänderung der Schwellenwerte in "0, 1, 5, 10 Stunden".

4.3. STATISTIK

Die ermittelten frühesten Legebeginne und Eiablagemediane sollen einer Überprüfung auf Abhängigkeit von verschiedenen Klimafaktoren unterzogen werden. Dabei werden Summen sowohl aus Tagesdurchschnitts- bzw. Tageshöchsttemperaturen als auch aus Sonnenscheindauer einzelner Wochen sowie größerer Zeiträume auf eine mögliche Beeinflussung des Legezeitpunktes untersucht. Als statistisches Maß für den Zusammenhang erweist sich dabei die lineare Korrelation, welche mit Hilfe des Korrelationskoeffizienten r den Grad der Kovarianz zweier differenter Faktoren wiedergibt. Der Korrelationskoeffizient bewegt sich zwischen -1 und $+1$; ist $r = 0$, so besteht kein Zusammenhang zwischen den beiden untersuchten Variablen (KOLLER 1969). (Im Anhang befindet sich die graphische Darstellung einer linearen Korrelation).

Signifikanzniveau

Tritt eine Überschreitung der Signifikanzschwellen statistischer Prüfgrößen in Abhängigkeit von n auf, so wird die jeweilige Nullhypothese mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% ($p < 0,05$), 1% ($p < 0,01$) bzw. 0,1% ($p < 0,001$) abgelehnt. Wird der Schwellenwert von 5% überschritten, nicht aber der von 1%, dann ist der Zusammenhang als "statistisch auffällig" anzusehen. Wird der Schwellenwert von 1% überschritten, so kann der Zusammenhang als "statistisch signifikant" bezeichnet werden. Ein "hochsignifikanter" Zusammenhang ist bei einem Signifikanzniveau von 0,1% nachgewiesen.

5. ERGEBNISSE

Die mir von Prof. Dr. F. W. Merkel freundlicherweise überlassenen, aus 15 Untersuchungsjahren stammenden Daten zum Legebeginn in seiner Starenkolonie erlauben die Erstellung eines Eiablagemedians (s. 4.1.), der den Legebeginn der Gesamtpopulation widerspiegeln soll. Die Legebeginne aller 15 Jahre sind der Abbildung 2 zu entnehmen. Betrachtet man die letzten 4 Brutperioden (1981 - 1984), so lassen sich bereits hier Tendenzen zur Synchronisation der Legestarts eines Jahres erkennen, d.h. alle Brutbeginne einer Periode häufen sich ohne große Streuung um ein bestimmtes Datum.

Da in nachstehenden Untersuchungen Klimaeinwirkungen auf den Eiablagemedian bzw. auf den frühesten Legebeginn eines Brutintervalles nachgewiesen werden sollen, sind beide Legezeitpunkte einander in Tabelle 1 gegenübergestellt. Hierbei fällt die früheste Eiablage im gesamten Untersuchungszeitraum auf den 1. April (1977), der zugehörige Median auf den 5. April. Erwähnenswert erscheint schon hier, daß keines der Gelege vor dem 1. April begonnen wird. Beim Vergleich beider Legetermine ist zu erkennen,

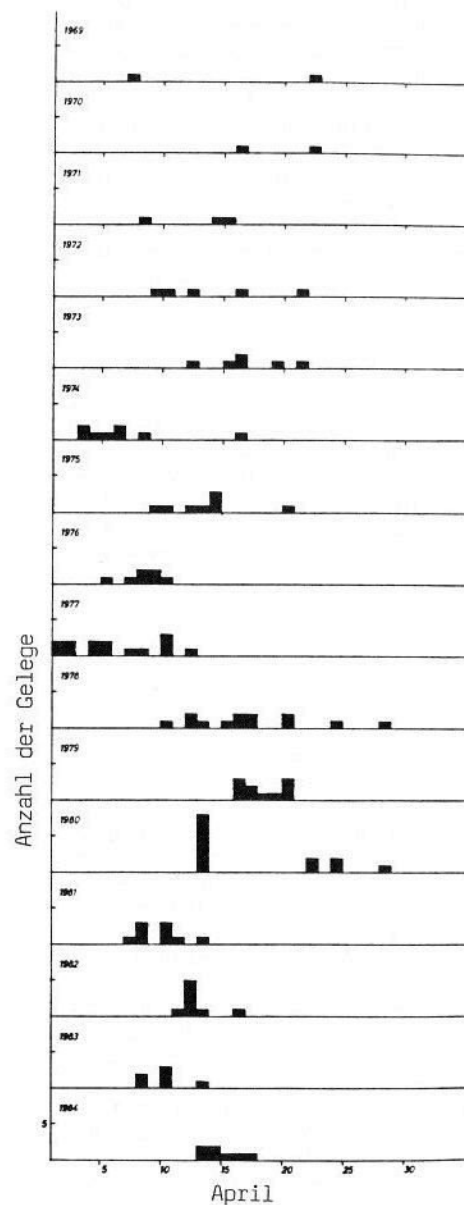


Abb. 2 : Verteilungsmuster der verschiedenen Legebeginn während der 1. Brutzeit der Jahre 1969-1984. Die Ordinate gibt die Anzahl der begonnenen Gelege, die Abszisse das zugehörige Eiablagemedian wieder.

daß während der letzten 6 Jahre die Anzahl der zwischen ihnen liegenden Tage geringer wird. Die Verkürzung des Legezeitraumes in einer Population und damit das zeitliche Zusammenrücken von frühestem Legebeginn und Eiablagemedian lassen, wie erwähnt, einen deutlichen Trend zur Legesynchronisation erkennen.

Tabelle 1:

Jahr	frühester Legebeginn	Eiablage- median	Unterschied (Tage)
1970	16.4.	19.4.	3
1971	8.4.	14.4.	6
1972	9.4.	12.4.	3
1973	12.4.	16.4.	4
1974	3.4.	5.4.	2
1975	9.4.	13.4.	4
1976	5.4.	8.4.	3
1977	1.4.	5.4.	4
1978	10.4.	16.4.	6
1979	16.4.	17.4.	1
1980	13.4.	13.4.	-
1981	7.4.	10.4.	3
1982	11.4.	12.4.	1
1983	8.4.	10.4.	2
1984	13.4.	16.4.	3

Gegenüberstellung von frühestem Legebeginn (Individuum) und Eiablagemedian (Population) der 15 Untersuchungsjahre. Frühestes Datum des 1. Legebeginnes und zugehöriger Median sind unterstrichen.

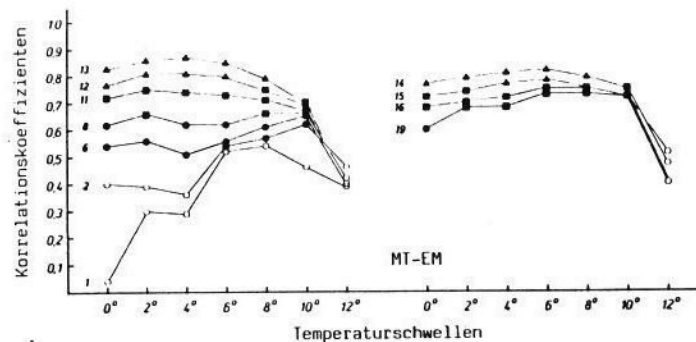
5.1. WINTER-/FRÜHJAHRSTEMPERATUREN UND LEGEBEGINN

Um einen Einfluß der Winter-/Frühjahrstemperaturen auf das Einsetzen einer Brutperiode nachweisen zu können, werden diese auf einen Zusammenhang sowohl mit der frühesten Eiablage als auch dem Eiablagemedian statistisch überprüft (s. 4.3.). Infolge dieser Untersuchung werden die vorab nach Temperaturschwellen unterteilten Einzelwochenwärmesummen herangezogen.

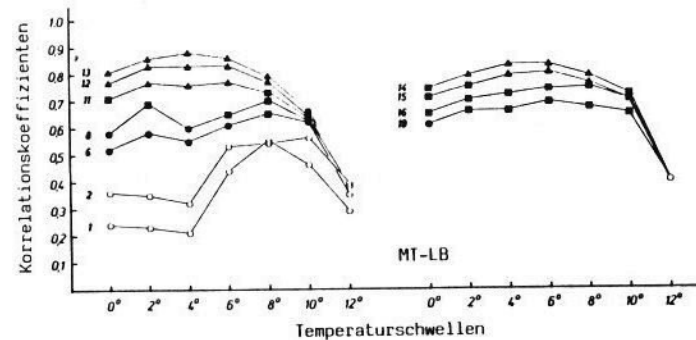
Es läßt sich jedoch eindeutig erkennen, daß sich die Majorität der die 5%-Signifikanzschwelle überschreitenden Resultate zwischen der ersten Dekade des Januar und der zweiten Dekade des März befindet. Wobei sich der früheste Legebeginn einer Brutperiode aus der Einzelreaktion eines Individuums ergibt, während der Temperatureinfluß sich zumindest bei der Einzelwochenbetrachtung stärker auf einzelne Stare als auf die Gesamtpopulation auszuwirken scheint.

Dies gibt zumindest erste Hinweise auf eine Temperaturabhängigkeit beider Legezeitpunkte und eine zeitlich limitierte "wärmesensible Phase".

Zur Bestimmung dieses temperatursensiblen Zeitintervalles werden die Einzelwochen mit ihren Wärmesummen zu größeren Zeitabschnitten zusammengefaßt (s. DATENERMITTLUNG 2.1.). Zu den nach Temperaturschwellen aufgeteilten Wärmemengen der 1. Woche (25. März - 31. März) werden schwelkenhomologe Summen der 2. Woche (18. März - 24. März) addiert und die Resultate mit Eiablagebeginn und -median korreliert. Die statistischen Werte der Korrelationskoeffizienten weisen jedoch nur auf statistisch auffällige Zusammenhänge hin (Abb. 3).



1.

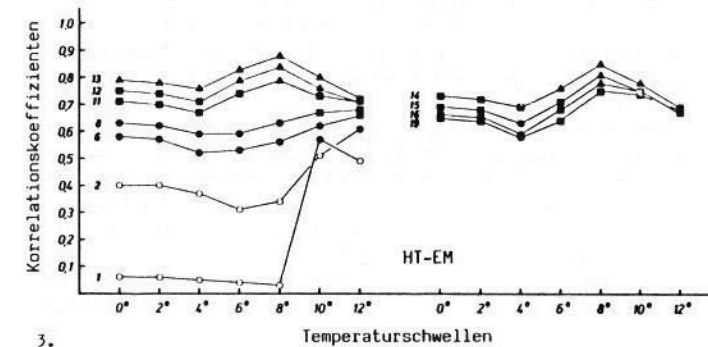


2.

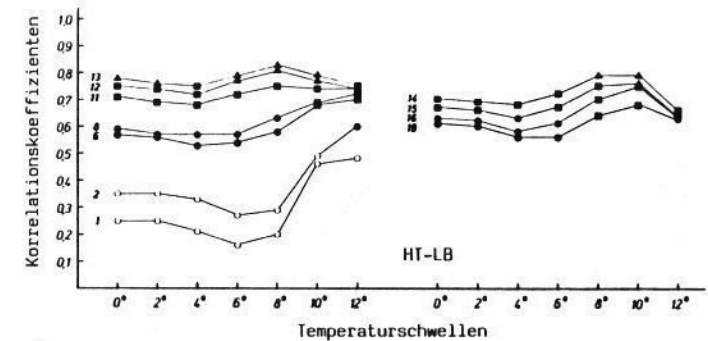
Abb. 3: Ergebnisse aus den Korrelationen zwischen aufaddierten Wochenwärmesummen der mittleren Tagestemperaturen (MT) und dem

1. Eiablagemedian (EM) bzw. 2. frühesten Legebeginn (LB)

1. Eiablagemedian (EM) bzw. 2. frühesten Legebeginn (LB)



3.



4.

Ergebnisse aus den Korrelationen zwischen aufaddierten Wochenwärmesummen der Tageshöchsttemperaturen (HT) und dem

3. Eiablagemedian (EM) bzw. 4. frühesten Legebeginn (LB)

Der berücksichtigte Zeitintervall: 20. November bis 31. März

Die Zahlen vor den Kurven geben die addierte Wochenanzahl wieder: 1 Woche (W): 25.3. - 31.3.; 2 Wochen: 18.3. - 31.3.; 6 W: 19.2. - 31.3.; 8 W: 5.2. - 31.3.; 11 W: 15.1. - 31.3.; 12 W: 8.1. - 31.3.; 13 W: 1.1. - 31.3.; 14 W: 25.12. - 31.3.; 15 W: 18.12. - 31.3.; 16 W: 11.12. - 31.3.; 19 W: 20.11. - 31.3.

○ = n.s. ● = p<0.05 (*)
■ = p<0.01 (**) ▲ = p<0.001 (***)

Wird das zu untersuchende Zeitintervall auf 6 Wochen ausgedehnt und die Wärmesummen aus Tagesdurchschnitts- bzw. Tageshöchsttemperaturen mit dem frühesten Legebeginn verglichen, wird erstmals die Signifikanzgrenze $p < 0,01$ erreicht. Die Korrelationen der zeitlich entsprechenden Tageshöchsttemperatursummen mit dem Eiablagemedian führen ebenfalls zu signifikanten Ergebnissen, bleiben hingegen bei Betrachtung der Tagesdurchschnittstemperatursummen weiterhin auf das 5%-Niveau beschränkt. Obwohl sich die Korrelationen durch weiteres Aufaddieren stetig verbessern, zeigen sich erst bei einer 11-wöchigen Temperatursumme hochsignifikante Zusammenhänge ($p < 0,001$). Im 12-Wochen-Zeitraum sind sie bei Tagesdurchschnittstemperaturen nur für die Schwellen 6, 8 und 10 Grad Celsius zu finden. In allen Fällen ergeben jedoch die Korrelationen der Wärmesummen mit frühestem Legebeginn bzw. Eiablagemedian über einen Zeitraum von 13 Wochen (31. März - 1. Januar) die besten Zusammenhänge (Abb. 4). Hierbei sollte erwähnt werden,

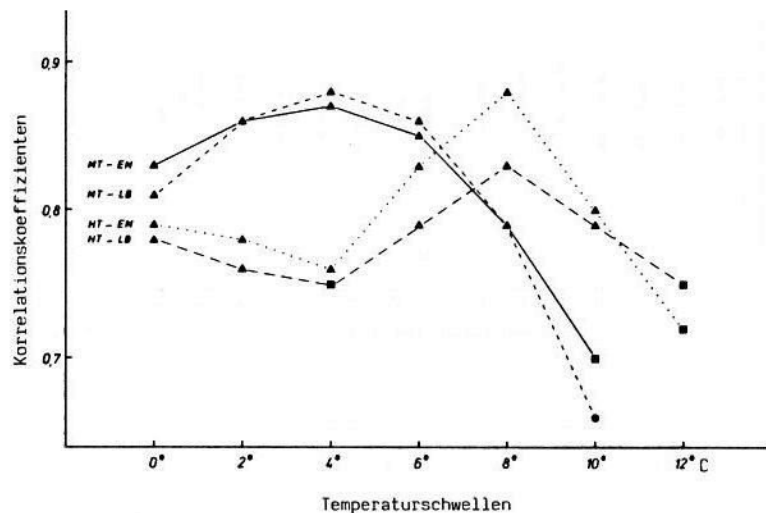


Abb. 4: Vergleich der besten Korrelationsergebnisse aus den 4 Überprüfungen der Abb. 3

MT = Mittlere Temperatur
HT = Höchste Temperatur
EM = Eiablagemedian
LB = frühester Legebeginn

● = $p < 0,05$ (*) ■ = $p < 0,01$ (**) ▲ = $p < 0,001$ (***)

daß möglicherweise die Tagesdurchschnittstemperaturen der 4 Grad Celsius-Grenze, die Tageshöchsttemperaturen jedoch oberhalb der 8 Grad Celsius-Schwelle bevorzugt aufgenommen und verarbeitet werden (= beste Korrelationswerte). Weiteres Hinzufügen von Wochenwärmesummen (14, ...19 Wochen) führt, wie aus Abbildung 3 ersichtlich, zur Verschlechterung der Korrelationen. Die Koeffizienten der vier Zusammenhangsüberprüfungen haben bereits im 16-Wochenbereich die Signifikanzschwelle $p < 0,01$ verlassen, im 17-Wochenbereich wird sogar das 1%-Niveau teilweise unterschritten.

Alle vier Korrelationsvarianten:

- Tagesdurchschnittstemperaturen mit frühestem Legebeginn
- Tagesdurchschnittstemperaturen mit Eiablagemedian
- Tageshöchsttemperaturen mit frühestem Legebeginn
- Tageshöchsttemperaturen mit Eiablagemedian

bestätigen im Zeitintervall vom 1. Januar - 31. März mit statistisch hoher Signifikanz die Existenz einer temperatursensiblen Phase, während der Wärme addiert wird und die resultierende Summe den Legezeitpunkt eindeutig beeinflusst (Abb. 4).

Es muß jedoch die Möglichkeit in Erwägung gezogen werden, daß nicht der am besten korrelierende Zeitraum vom 31. März - 1. Januar diese Phase repräsentiert, sondern eventuell auch kürzere oder um jeweils eine Woche zum Jahresanfang hin verschobene, in der Wochenanzahl gleichbleibende Zeiträume diese wärmesummierende Periode definieren. Zur Einengung von Anfangs- und Endtermin wird deshalb dazu übergegangen, neue Zeitblöcke (s. 4.2.1. und Abb. 5) zu erstellen, die sich voneinander durch Subtraktion der jeweils ersten Woche des vorhergehenden Blockes unterscheiden, somit auf ein fixes Datum (z.B. 1. Januar) bezogen, immer geringere Wärmemengen aufweisen. Zur Klärung der Frage, ob der temperaturkritische Zeitraum bereits vor dem 1. Januar beginnen oder vor dem 31. März enden könnte, werden deshalb analog der Wochenaddition von Wärmesummen des Zeitblockes 1 (s. Abb. 1) Temperatursummen dieser Blöcke mit frühestem Legebeginn bzw. Eiablagemedian korreliert.

Zeitblock 1 vom 31. März bis zum 20. November des Vorjahres

wurde bereits oben beschrieben und beschränkte in diesem Falle die geforderte Phase auf das Zeitintervall vom 31. März bis zum 1. Januar. (siehe Abb. 3 u. 4).

Zeitblock 2 vom 24. März bis zum 20. November des Vorjahres

Mit Addition der Wochenwärmesummen erhöhen sich die aus dem statistischen Test resultierenden Koeffizienten bis zum 1. Januar, erreichen aber zu keinem Zeitpunkt die Werte der Korrelationsergebnisse aus Block 1. Die weiteren Wochenadditionen zum Zeitintervall vom 24. März bis zum 1. Januar führen auch in diesem Falle zum Absinken der Werte. Diese Überprüfung setzt den Beginn der temperatursensiblen Phase ebenfalls auf den 1. Januar fest (höchste Koeffizienten).

Auf gleicher Berechnungsgrundlage wurde mit den Blöcken 3, 4, 5,

6 und 7 verfahren, wobei sich die besten Korrelationen stets bei Berücksichtigung der Wärmesummen vom jeweiligen Blockanfang (z.B. 17.März, 10 März usw.) bis zum 1.Januar ergeben. Gehen weitere Temperatursummen in das bestehende Zeitintervall mit ein, so verschlechtern sich die Überprüfungsergebnisse deutlich (s. als Beispiel Abb. 5).

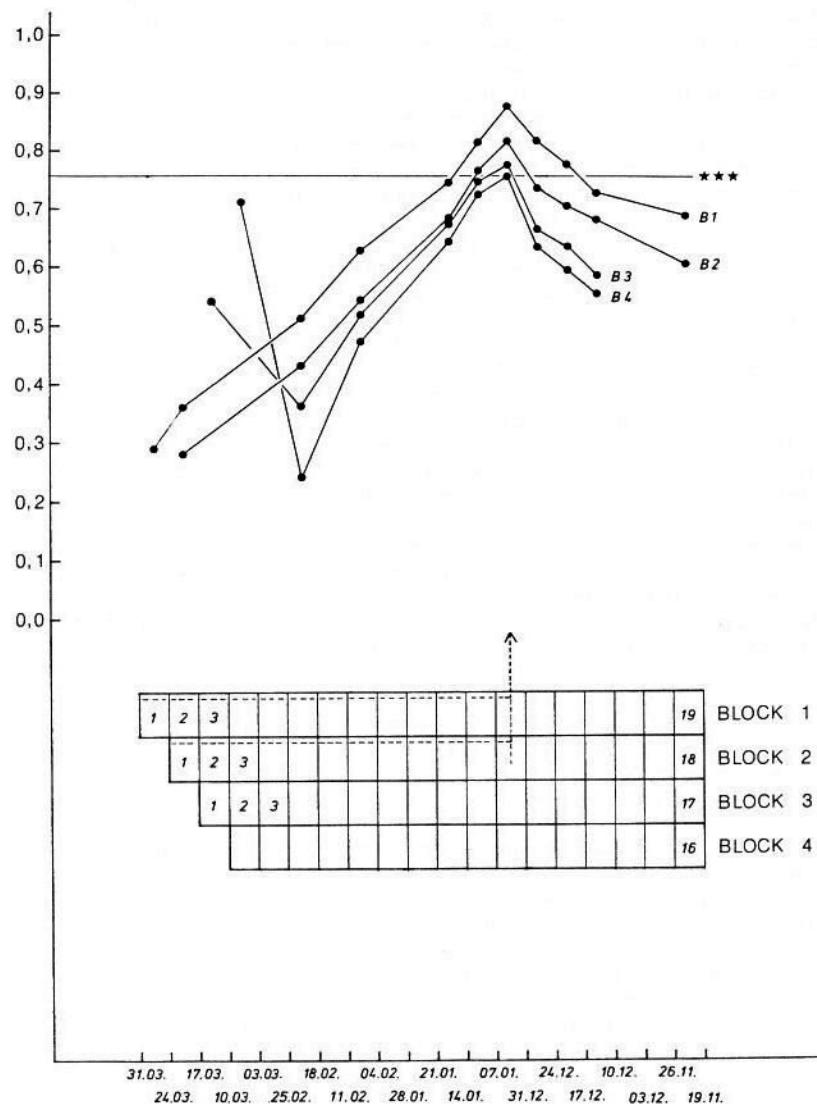


Abb.5: Korrelationskoeffizienten aus dem Vergleich von Wärmesummen variierender Zeiträume und zugehörigem Eiablagemedian am Beispiel "Tagesdurchschnittstemperaturen mit EM der 4 Grad-Schwelle".

Untere Darstellung: Blockdiagramm. Darstellung der gegeneinander verschobenen Untersuchungszeiträume (Block 1, Block 2, usw.) mit ihren Einzelwochen (1, 2, 3,...). Jeder kleinere Block unterscheidet sich vom vorhergehenden durch Abzug der letzten, dem Beginn der Brutperiode am nächstenliegenden Woche, so daß die Wärmemengen ab dem jeweiligen Blockanfang bis zu einem fixen Datum geringer werden.

Obere Darstellung: Korrelationskoeffizienten. Jeder Punkt der Kurven gibt den aus den Zusammenhangsüberprüfungen zwischen der Wärmesumme eines bestimmten Zeitraumes eines jeden Jahres ($n=15$) und dem zugehörigen Eiablagemedian erhaltenen Korrelationskoeffizienten wieder.

Auf der Abszisse sind die Untersuchungszeiträume, auf der Ordinate die Korrelationskoeffizienten dargestellt. (Zur Vereinfachung sind in Abbildung 5 nur die Zeitblöcke 1 - 4 erfaßt.)

Beispiel:

Die über 13 Wochen aufaddierte Wärmesumme bei Block 1 (31.März - 1.Januar) zeigt mit $r = 0,88$ einen hochsignifikanten Zusammenhang zwischen den Schwankungen von Eiablagemedian und der Wärmemenge vom 1.Januar - 31.März eines jeden Jahres.

Verkürzt sich der für die Vögel zur Wärmesummierung verfügbare Zeitraum, z.B. um eine Woche (Block 2, 24.März - 1.Januar), so ist schon hier ein deutlich schlechterer Zusammenhang ($r = 0,81$) zu erkennen.

Mit sich weiter verkürzender Zeitspanne (Block 3,4,...) ab einem fixen Datum (z.B. dem 1.Januar) werden die Korrelationen zunehmend schlechter.

Die Bestwerte finden sich bei jedem Block für die Wärmesummen vom Blockfang bis zum 1.Januar (gestrichelte Linien).

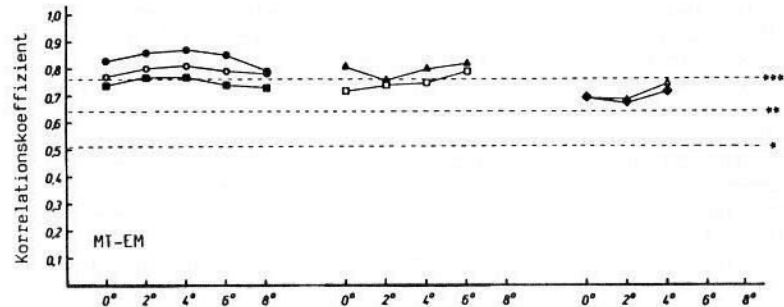
Weitere Erläuterungen siehe Text.

Die Zeit um den Jahresanfang scheint somit von entscheidender Bedeutung für den Beginn der Akkumulation der den Legezeitpunkt beeinflussenden Wärmemenge.

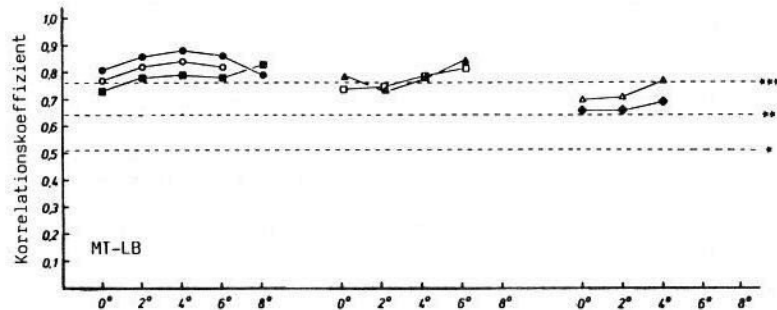
Vergleicht man die 7 Blöcke unter Angabe eines bestimmten Datums (z.B. 18.Februar), so wird zum Erreichen dieses Zeitpunktes eine unterschiedliche Wochenanzahl benötigt. Bei Korrelation der aus den verschiedenen Zeitintervallen resultierenden Wärmesummen mit dem Eiablagemedian (bzw. dem frühesten Legebeginn) nehmen die Werte der Koeffizienten mit Verkürzung des zur Verfügung stehenden Zeitraumes ab (s. Abb. 5).

Abbildung 5 steht stellvertretend für alle statistisch nachweisbaren Zusammenhänge zwischen den nach Temperaturbereichen aufgefächerten Wärmesummen verschiedener Zeiträume und dem 1.Legebeginn bzw. dem Eiablagemedian.

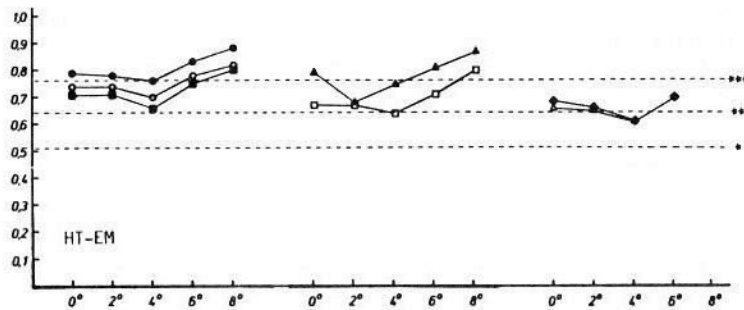
In jedem Block finden sich die besten Korrelationen für das Zeitintervall "Anfang - 1. Januar". Dies gilt sowohl für jede der 4 Korrelationsbeziehungen als auch für ihre einzelnen Temperaturschwellen (Abb. 6).



1.

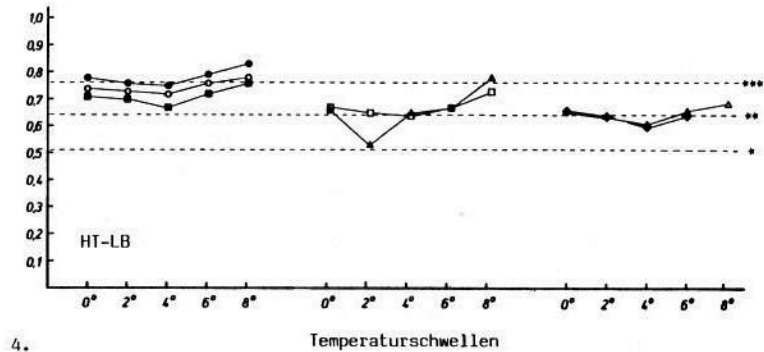


2.



3.

Temperaturschwellen



4.

Abb. 6:

Übersicht zu den aus den 7 Zeitblöcken stammenden bestkorrelierenden Zeitintervallen (Wärmesummen). Jedes Zeitintervall, d.h. jede Kurve, repräsentiert das statistische Ergebnis der Zusammenhangsüberprüfung zwischen den nach Temperaturbereichen aufgefächerten Wärmesummen und den jeweiligen Legezeitpunkten.

MT = Mittlere Temperatur HT = Höchste Temperatur
EM = Eiablagemedian LB = Frühester Legebeginn

● = 31.03.-01.01. ○ = 24.03.-01.01. ■ = 17.03.-01.01.
□ = 10.03.-01.01. ▲ = 03.03.-01.01. △ = 25.02.-01.01.
◇ = 18.02.-01.01.

Die Wärmesummen der Durchschnitts- bzw. Höchsttemperaturen über 13 Wochen (1. Januar - 31. März) ergeben insgesamt höhere Korrelationen als über kürzere Zeitintervalle (Abb. 6). Mit Verminderung der Wochenanzahl bis zum 1. Januar geht eine Verschlechterung der Koeffizienten einher. Hierbei ist es gleichgültig, ob als Vergleichsfaktor die früheste Eiablage oder der Median gewählt wird, da beide Legezeitpunkte einen hochsignifikanten Zusammenhang mit den Temperatursummen aufzeigen. Untersucht man nun z.B. das Zeitintervall 1. Januar - 31. März auf einen Temperaturschwelleneffekt, so ist bei Überprüfung der Tagesdurchschnitts- und Tageshöchstwärmemengen auffällig, daß die Durchschnittswärmesummen höhere und über mehrere Temperaturbereiche beständigere Koeffizienten aufweisen. Aufgrund dieser Untersuchungen ist es jedoch nicht möglich, eine Bevorzugung einer dieser beiden Temperaturklassen nachzuweisen, zumal bei Überprüfung des Zusammenhanges zwischen mittleren und höchsten Temperaturen in bezug auf alle Schwellen hochsignifikante Koeffizienten erreicht werden. Ein eindeutiger Unterschied in bezug auf beide Legezeitpunkte ist nicht zu ermitteln.

5.2. SONNENSCHENDAUER UND LEBEGEINN

Trotz der statistisch hochsignifikanten Zusammenhänge zwischen Winter-/Frühjahrstemperaturen und der Eiablage besteht die Möglichkeit, daß zusätzliche Faktoren exogener oder endogener Art (s. Literaturhinweise in der Fragestellung) bei der Bestimmung des Legezeitpunktes eine Rolle spielen. So könnte beispielsweise die Sonnenscheindauer als kooperativer Umweltfaktor wirken, da sie mit Aktivität und Kasteninteresse der Höhlenbrüter gekoppelt scheint (SCHMIDT u. DRENGWITZ-NEES 1984; MERKEL persönl. Mitteilung). Zur Klärung dieser Frage wird nun im weiteren der Einfluß der Sonnenscheindauer auf den Legezeitpunkt untersucht. Hier wird das gleiche Analyseverfahren (s. Datenermittlung 4.2.1.) wie bei der Temperaturüberprüfung angewandt. Für Einzelwochen erstellte, nach Stundenschwellen aufgefächerte Sonnenscheindauersummen werden mit dem frühesten Legebeginn und -median korreliert, wobei wieder mit der Woche vom 25.März - 31.März rückschreitend begonnen wird.

Es ist bemerkenswert, daß die statistisch auffälligen ($p < 0,05$) bzw. signifikanten Zusammenhänge ($p < 0,01$) ausnahmslos in einer einzigen Woche (vom 25.März - 31.März) aufzufinden sind. Selbst bei Überprüfung einzelner Wochensummen bis weit hinter den 11.Dezember des Vorjahres sind keine Zusammenhänge erkennbar.

Wie aus den Beziehungen Temperatur und Legezeitpunkt bekannt, kann auch hier ein eventueller Summationseffekt vermutet werden. Deshalb wird auch in diesem Falle dazu übergegangen, die Sonnenscheindauersummen der Einzelwochen zu 2, 3, 4, usw. Wochenabschnitten zusammenzufassen und in Verbindung mit den Legezeitpunkten dem statistischen Test zu unterziehen. Entgegen der Erwartung sinken jedoch auch die 1%-Werte unter das 5%-Niveau.

Verfährt man wie bei der Temperaturuntersuchung weiter, indem jeweils um die 1.Woche reduzierte Zeitblöcke mit den entsprechenden Sonnenscheindauersummen erstellt werden, so sind auch bei diesen verkürzten Zeiträumen keinerlei signifikante Ergebnisse zu verzeichnen. Somit scheint nur die 1.Woche vom 25.März - 31.März einen Einfluß auf den Legebeginn bzw. -median auszuüben und damit den für diesen Klimafaktor einzigen kritischen Zeitraum auszuüben.

Der eindeutige Zusammenhang zwischen den jährlich schwankenden Legezeitpunkten bei Staren und den zugehörigen Wärmesummen der Tageshöchst- bzw. -durchschnittstemperaturen im Zeitintervall 1.Januar - 31.März ist in Abbildung 7 aufgezeigt, eine Sonnenscheindauersumme über die gleiche Periode findet jedoch nicht statt.

5.3. DETERMINATION DES LEBEGEITPUNKTES DURCH ENDOGENE FAKTOREN

Geht man von der Annahme aus, daß alle Stare einer Population den gleichen Umwelteinflüssen unterliegen, so erhebt sich die Frage,

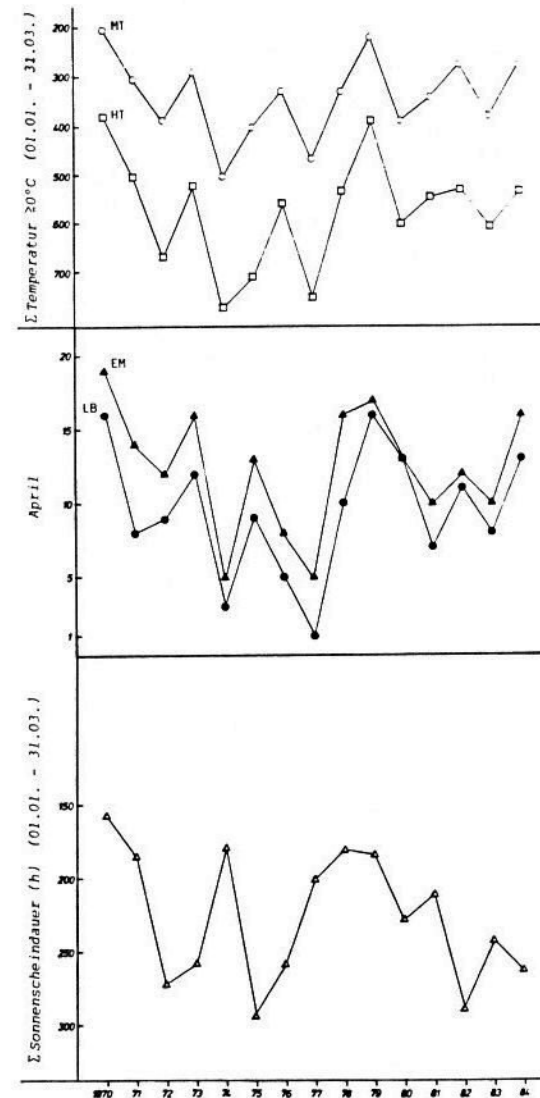


Abb. 7: Darstellung der jährlich variierenden Legebeginne (●) bzw. -mediane (▲) im Vergleich zu den Wärmesummen der Tagesdurchschnitts- (○) bzw. Tageshöchsttemperaturen (□) des Zeitintervalles 31.März - 1. Januar sowie zur Sonnenscheindauer (Δ) des gleichen Zeitraumes.

weshalb während einer Brutperiode die Legebeginne nicht annähernd zum gleichen Zeitpunkt einsetzen, sondern oft um mehrere Tage - in manchen Fällen sogar über 2 Wochen - differieren (s. Abb. 2). Diese Streuung scheint auf der individuellen Veranlagung, d.h. der verschiedenen schnellen Einzelreaktion des Stares auf exogene Reizfaktoren, dem Alter, der sozialen Stellung innerhalb der Kolonie und einer genetischen Komponente zu basieren.

Untersucht man die einzelnen Legezeiträume (erster bis letzter Legebeginn) von 1975 - 1984, so ist zu erkennen, daß bei der Mehrzahl der Brutpaare mit frühen Eiablageterminen mindestens ein Partner 3 Jahre oder älter ist. Jüngere Starenpaare schreiten meist erst nach dem Zeitpunkt des Medians zur Eiablage.

Neben dem Alter scheint auch die soziale Stellung des Brutvogels einen Einfluß auf die Eiablage auszuüben. (Beta)- und (gamma)-Weibchen beginnen ihr Gelege aufgrund der Polygynie (das Männchen nimmt sich während der Brutperiode in Abständen von wenigen Tagen (gelegentlich auch simultan) bis zu drei Weibchen = (alpha, beta, gamma), so daß jene gezwungen sind, ihre Eiablage zeitlich versetzt zu starten; s. Diskussion) später als (alpha)-Tiere.

Als weiterer individueller Faktor kann die soziale Stimulation, d.h. die aus den sozialen Wechselwirkungen innerhalb der Starenpopulation resultierenden positiven oder negativen Reizeinflüsse, angesehen werden (FEARE 1984). Erstellt man die Hypothese, daß soziale Stimulation innerhalb einer eingefahrenen Starenpopulation den höchsten Wirkungsgrad in bezug auf Legeinitiation entfalten kann, so kann auch dieser Effekt zur Determination bzw. Synchronisation der Eiablage beitragen (s. Abb. 2, bes. die Legeperiode von 1982 - 1984).

Hinweise auf einen Einfluß der individuellen Veranlagung zur verschieden schnellen Reizreaktion finden sich bei der Einzelbetrachtung der Tiere über mehrere Brutperioden hinweg; so ist z.B. das Weibchen Nr. 295 - bis auf eine Ausnahme - immer einer der Vögel mit den frühesten Legebeginn, wobei sein Alter keine Rolle zu spielen scheint. Verfolgt man jedoch das Weibchen mit der Nummer 174, so schreitet sie in jeder Legeperiode spät zur Brut; auch dieser Fall scheint altersunabhängig. Eine Beeinflussung der Eiablage durch genetische Komponenten konnte anhand des Datenmaterials nicht nachgewiesen werden.

6. DISKUSSION

Um die Nestlinge durch mangelnde Ernährung nicht zu gefährden, erfolgt die Aufzucht der Jungen zur Zeit des maximalen Nahrungsangebotes (LACK 1954). Zu dieser Synchronisation muß die Fortpflanzung zeitlich optimal eingepaßt werden, um dann sofort auf die zur Verfügung stehende Nahrungsfülle reagieren zu können. Der Start der Brutsaison und somit der Legebeginn müssen deshalb schon dann eingeleitet werden, wenn Nahrungsangebot und Witterungsverhältnisse noch wenig vorteilhaft erscheinen.

Der Legebeginn bei Staren wird sowohl durch exogene als auch endogene Einflüsse (s. EINLEITUNG) gesteuert. So sind zwar einige der den Legezeitpunkt determinierenden Faktoren bekannt, die Intensität ihres Einflusses und ihre Kooperation allerdings noch weitgehend ungeklärt (FEARE 1984, SCHMIDT 1984).

Um die Eiablage zum optimalen Zeitpunkt durchführen zu können, muß sich der Star einen zuverlässigen Indikator wählen. Der eindeutigste Anzeiger für das künftige Auftreten eines ausreichenden Nahrungsangebotes wird in Europa durch die Tageslängenzunahme im Frühjahr repräsentiert, wobei dieser Parameter durch die Temperatur als Trigger ergänzt wird (IMMELMANN 1971, SCHMIDT 1984). Neben anderen Autoren stellen auch KLUIJVER (1951) und VERHEYEN (1980) die Frühjahrstemperatur als direkte Regulationsfaktoren für den Legebeginn in den Vordergrund.

Dagegen postulierten DUNNET (1955, zitiert nach FEARE 1984) und FEARE (1984) und andere eine eher indirekte Wirkungsweise der Frühjahrstemperaturen. So könnte ein frühzeitiges Auftreten der Tupulidenlarven als Hauptnahrung der Stare in dieser Jahreszeit das Vorverlegen der Eiablage bedingen.

Das vorliegende Datenmaterial war geeignet, die Vermutung nach einer direkten Temperaturregulation der Eiablage zu erhärten. Beim Vergleich der frühesten Legebeginne des 15jährigen Beobachtungszeitraumes in Kolonie I war eine Variationsbreite von bis zu 16 Tagen auffällig.

Die Behauptung, der zum Vergleichsjahre zeitlich schwankende Beginn der Eiablage könne durch jährlich fluktuierende Wärmeeinflüsse vor dem Legebeginn bewirkt werden, sollte anhand eines speziellen Analyseverfahrens überprüft und bestätigt werden.

Daraus resultierend besitzen Einzelwochenwärmesummen aus Tagesdurchschnitts- oder Tageshöchsttemperaturen auch im Hinblick auf Wärmeaddition oberhalb bestimmter Schwellen keinen nachweisbaren Einfluß.

Die zum Definieren einer temperatursensiblen Phase rückschreitend vom 31. März aufsummierten Wärmemengen der Einzelwochen bringen mit zunehmender Wochenanzahl ansteigende Korrelationsergebnisse, die beim Erreichen des 1. Januars ihre (hochsignifikanten!) Gipfelwerte erlangen und bei weiterer Addition von Wärmemengen des Vorjahres wieder kontinuierlich abfallen.

Damit ist bereits eine direkte Wirkung der Frühjahrstemperatursummen des Zeitraumes 1. Januar - 31. März auf den Legebeginn in Form einer Tagesdurchschnitts- oder Tageshöchsttemperatursumme nachgewiesen, wobei Beginn und Ende der Wärmeakkumulationsdauer noch festzulegen sind.

Eine annähernde Terminierung beider Zeitpunkte kann dadurch erreicht werden, daß die zur Wärmesummierung verfügbaren Zeiträume in Richtung zum Legestart verkürzt werden, d.h. die für den Star zur optimalen Wärmeaufnahme erforderliche Zeit verkürzt wird. In jedem der 7 erstellten, kürzer werdenden Zeiträume (siehe Abb. 5, Block 1-7) finden sich die höchsten Korrelationskoeffizienten

beim Vergleich der Zeitspannen von Blockanfang bis zum 1. Januar. Sie erreichen jedoch niemals die Werte des längsten Zeitintervalles (1. Januar - 31. März). Somit erweist sich das längste Untersuchungszeitintervall zwischen dem 1. Januar - 31. März als richtungsweisend für die Determination von Anfangs- und Endpunkt der temperatursensiblen Phase.

Tagesdurchschnitts- und Tageshöchsttemperaturen weisen annähernd entsprechende Korrelationsergebnisse auf, es deutet sich lediglich ein Unterschied in der Bevorzugung bestimmter Temperaturschwellen (Mittlere Temperatur: 4 Grad Celsius-Grenze, Höchste Temperatur: 8 Grad Celsius-Grenze) an.

Ein Einfluß der Sonnenscheindauer auf den Legestart kann lediglich für die letzte Märzwoche postuliert werden, da ausschließlich hier signifikante Korrelationen auftreten. Er könnte damit die Wirkung der Temperatur als kooperativer Faktor unterstützen. Größere Zeiträume aufaddierter Wochen weisen auf keinerlei Zusammenhänge hin, womit sich die Thesen von KLUJVER (1951) und VERHEYEN (1980) teilweise bestätigen.

Es zeichnet sich also ein für die Fortpflanzungsbereitschaft der Stare bedeutendes Wirkungsgefüge ab, dessen Basis durch die Tageslängenzunahme im Frühjahr gegeben ist. Dieser grobe Regulationsfaktor wirkt sich neben anderen fördernd auf das Gonadenwachstum aus, mit welchem die Schnabelumfärbung einhergeht (BERTHOLD 1964).

Wie das Ergebnis dieser Untersuchung darlegt, wird nun der weitere Entwicklungsprozeß entscheidend durch die Akkumulation von Wärmemengen gesteuert. Die Wirkung beider Umweltbedingungen wird schließlich durch die Sonnenscheindauer im letzten Märzabschnitt ergänzt.

Somit scheint die Kooperation dieser 3 exogenen Faktoren für die jährlichen Schwankungen des frühesten Eiablagetermines verantwortlich zu sein.

Hingegen zeigen die innerhalb einer Brutperiode variierenden Legestarts eine überwiegende Abhängigkeit von endogenen Einflüssen. Diese können sowohl im Alter der Brutvögel, ihrer sozialen Position, der individuellen Veranlagung sowie der sozialen Stimulation innerhalb einer eingefahrenen Population begründet sein (s.a. IMMELMANN 1972, VERHEYEN 1980, FEARE 1984).

Zu erwähnen bleibt, daß die Individuen der stadtnahen Kolonie I (Stierstadt/Taunus) früher zur Eiablage schritten als die der außerorts gelegenen Population III (Bergen-Enkheim). Dies könnte auf das Stierstädter Mikroklima, die bessere Futterversorgung und auf die gefestigte Sozialstruktur in der Kolonie zurückzuführen sein.

7. ZUSAMMENFASSUNG

- Die jährlichen Schwankungen im Eiablagebeginn bei Staren sind mit den Frühjahrstemperaturen korreliert.
- Temperaturen einzelner Wochen üben keinen Einfluß auf den Legestart aus.
- Ausschlaggebend sind die Wärmesummen eines 13 Wochen-Zeitintervalles (1. Januar - 31. März).
- Eine bevorzugte Aufnahme von Tagesdurchschnitts- oder Tageshöchsttemperaturen ist nicht nachzuweisen.
- Eine eindeutige Abhängigkeit von Temperaturschwellen bei der Aufnahme von Wärmemengen scheint nicht gegeben.
- Frühester Eiablagebeginn eines einzelnen Individuums und der Eiablagemedian (Legezeitpunkt, an dem 50% der Population mit der Eiablage begonnen haben) führen im Zusammenhang mit den Temperaturen zu nahezu identischen Korrelationsergebnissen und können damit unabhängig voneinander zu allgemeingültigen Aussagen über die Populationsdynamik herangezogen werden.
- Ein Einfluß der Sonnenscheindauer ist nur während eines kurzen Zeitraumes vor der Eiablage erkennbar.
- Entgegen den exogenen Faktoren sind endogene Parameter ausschließlich für die Synchronisation der Legezeitpunkte innerhalb einer Brutperiode bestimmend.

LITERATUR

- | | |
|----------------|--|
| BERTHOLD, P. | 1964: Über den Fortpflanzungszyklus südwestdeutscher Stare (<i>Sturnus vulgaris</i>) und über bedingende Faktoren der Brutreife. Vogelwarte 22, 236-275. |
| ders. | 1970: Zur Jahreperiodik von Staren (<i>Sturnus vulgaris</i>) aus Früh- und Spätbruten. Vogelwelt 91, 88-95. |
| DECKERT, G. | 1970: Nestbautechnik, Jungenaufzucht und postnatale Entwicklung beim Star. Beitr. Vogelk. 16, 50-58. |
| FEARE, C. | 1984: The Starling. Oxford University Press 1984. |
| IMMELMANN, K. | 1971: Ecological aspects of periodic reproduction. In: Farner, D.S. u. J. R. King: Avian Biology 1, 341-389. |
| KÄLLANDER, H. | 1974: Advancement of laying of Great Tits by the provision of food. Ibis 116, 365-367. |
| KESSEL, B. | 1957: A study of the Breeding Biology of the European Starlings. Amer. Midl. Nat. 58, 257-331. |
| KLUIJVER, H.N. | 1951: The Population ecology of the Great Tit. Ardea 39, 1-135. |

- KOLLER, S. 1969: Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dr.Dietrich Steinkopff Verlag Darmstadt.
- LACK, D. 1966: Population studies of birds. Clarendon Press: Oxford.
- ders. 1968: Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen XII, 409.
- MERKEL, F.W. 1978: Sozialverhalten von individuell markierten Staren (*Sturnus vulgaris*) in einer kleinen Nistkastenkolonie (1. Mitteilung). *Luscinia* 43, 163-181.
- ders. 1980: Sozialverhalten von individuell markierten Staren (*Sturnus vulgaris*) in einer kleinen Nistkastenkolonie (3. Mitteilung). *Luscinia* 44, 133-158.
- ders. 1983: Zum Wandertrieb der Stare (*Sturnus vulgaris*). *Luscinia* 45, 63-74.
- NICE, M. 1933/34: Zur Naturgeschichte des Singammers. *J. Orn.* 81,82, 552-595, 1-96.
- PERRINS, C.M. 1970: The Timing of Birds' Breeding Seasons. *Ibis* 112, 242-255.
- SCHMIDT, K.H. 1984: Temperatur und Legebeginn bei Meisen (*Parus*). *J. Orn.* 121, 321-331.
- ders. u. DRENGWITZ-NEES, U. 1984: Untersuchungen zum Übernachten von Höhlenbrütern in den Wintermonaten mit neuen Kontrollmethoden. *Ökol. Vögel* 6, 195-202.
- ders. u. HAMANN, H.J. 1983: Unterbrechung der Legefolge bei Höhlenbrütern. *J.Orn.* 124, 163-176.
- SCHNEIDER, W. 1971: Der Star. Neue Brehm Bücherei, Heft 248, Wittenberg: Ziemsen.
- VERHEYEN, R.F. 1980: Breeding strategies of the Starling. In: Birds problems in agriculture. British Crop Protection Council Croydon.
- ZANG, H. 1980: Einfluß der Höhenlage auf Siedlungsdichte und Brutbiologie höhlenbrütender Singvögel im Harz. *J. Orn.* 121, 371-386.

Anschrift der Verfasser:

Ibolya Nagy
Brandenburgerstraße 7
6050 Offenbach

Prof.Dr.F.W. Merkel
Karlsbaderstraße 19
6370 Oberursel- 6 (Stierstadt)

ANHANG

Hier sind korreliert die früheste Eiablage bzw. der Median der einzelnen Jahre (y-Achse) mit den dazugehörigen Wärmesummen der 4 Grad Celsius-Schwelle (Tagesdurchschnittstemperatur) für den Zeitraum 1. Januar bis 31. März.

O = frühester Legebeginn ● = Eiablagemedian

