



Universität für Bodenkultur Wien

Department für Integrative Biologie und Biodiversitätsforschung
Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft (IWJ)

**Reproduction in Great Tits (*Parus major*, L. 1758)
and nestling condition in relation to sea level and food
availability**

**Reproduktion der Kohlmeise (*Parus major*, L. 1758)
und Kondition ihrer Nestlinge in Abhängigkeit von Seehöhe und
Nahrungsverfügbarkeit**

Masterarbeit zur Erlangung des akademischen Grades
Master of Science in Wildlife Ecology and Wildlife Management

vorgelegt von

Judith Ohm

Betreuung:

Univ. Prof. Dr. Klaus Hackländer, Dr. Sabine Hille

Wien, im März 2012

Danksagung

Mein Dank geht vor allem an Dr. Sabine Hille und Prof. Dr. Klaus Hackländer für die Betreuung und Hilfe während der Masterarbeit. Weiterhin gilt mein Dank den Österreichischen Bundesforsten, die mir Daten zum Untersuchungsgebiet zur Verfügung stellten sowie finanzielle Mittel für die Fahrten ins Untersuchungsgebiet bereitstellten. Zudem danke ich besonders herzlich Manu Polo und Raimund Barth, die die Kontrollen der Nistkästen durchgeführt haben und mich trotz ihrer ausgefüllten Tage wenn immer möglich gerne unterstützten. Ich danke Emma Blackwell dafür, dass sie sich die Zeit nahm den englischen Teil zu korrigieren. Ebenfalls danke ich allen weiteren Freunden, allen voran Daniel Eschle, die mich, in welcher Art und Weise auch immer, beim Entstehen dieser Arbeit unterstützt haben.

Inhalt

1	Einleitung	1
1.1	Biologie der Kohlmeise.....	3
1.1.1	Artbeschreibung.....	3
1.1.2	Habitat.....	3
1.1.3	Nahrung.....	4
1.1.4	Reproduktion	4
1.2	Biologie der Lepidopteren im Larvenstadium	5
2	Reproduction in Great Tits and nestling condition in relation to sea level and food availability.....	7
2.1	Abstract	7
2.2	Introduction.....	7
2.3	Material and methods.....	10
2.3.1	Study area	10
2.3.2	Reproduction parameters.....	10
2.3.3	Frass drop samples.....	11
2.3.4	Data analyses	12
2.4	Results	14
2.4.1	Laying date, begin of incubation and hatching date related to sea level.....	14
2.4.2	Incubation period and nestling period	18
2.4.3	Condition of the nestlings related to sea level	20
2.4.4	Caterpillar abundance.....	21
2.4.5	Reproduction parameters related to the three altitudinal levels	23
2.4.6	Caterpillar peak related to hatching	24
2.4.7	Caterpillar abundance related to ambient temperature.....	29

2.5	Discussion	31
2.5.1	Laying date, incubation begin and hatching date related to sea level	31
2.5.2	Incubation period and nestling period	31
2.5.3	Condition of the nestlings related to sea level	32
2.5.4	Caterpillar abundance	33
2.5.5	Reproduction parameters related to caterpillar peak	34
2.5.6	Caterpillar abundance related to ambient temperature	35
3	Methodenkritik	37
3.1	Untersuchungsgebiet	37
3.2	Reproduktionsparameter	37
3.3	Raupenkot Proben	39
4	Ausblick	40
5	Literatur	42
6	Appendix	46

1 Einleitung

Das Thema dieser Masterarbeit ist die Untersuchung von Reproduktionsparametern von Kohlmeisen und der Kondition ihrer Nestlinge hinsichtlich der verfügbaren Nahrung entlang eines Höhengradienten im Wienerwald. Die Masterarbeit findet im Rahmen des „Alpine Biodiversity Project“ statt. Im Mittelpunkt dieses Projektes steht die Erforschung der Plastizität von Vogel- und Kleinsäugerarten hinsichtlich ihrer Lebensgeschichte (life history) und Phänotyps in Bezug auf Seehöhe und Temperatur (Alpine Biodiversity Project 2010).

Die Kohlmeise ist als sekundärer Höhlenbrüter für die Reproduktion auf das Vorkommen natürlicher Höhlen oder künstlich angebrachte Nisthilfen angewiesen. Da Nistkästen von Kohlmeisen sehr gut angenommen werden und sie sogar eine Neigung zeigt, Nistkästen natürlichen Höhlen gegenüber zu bevorzugen (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993), ist eine systematische Untersuchung der Reproduktionsparameter durch regelmäßige Kontrollen der Nistkästen möglich.

Für eine erfolgreiche Brut und Aufzucht der Jungen sind vor allem die jahreszeitlich wechselnden Ressourcen entscheidend. Daher werden die Eier idealerweise zeitlich so gelegt, dass die Jungvögel schlüpfen, wenn die Bedingungen für deren Aufzucht am günstigsten sind. Bei insektivoren Arten wie der Kohlmeise ist das Vorkommen geeigneter Nahrung während des Zeitraums der maximalen Nahrungsbedürfnisse der Jungen ausschlaggebend für eine erfolgreiche Reproduktion (VAN BALEN 1973, BAIRLEIN 1996, VISSER *et al.* 2006). Die Jungenaufzucht findet etwa Anfang bis Mitte Mai statt (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993, siehe auch 1.1.4). Die Nahrungsbedürfnisse der Jungvögel erreichen acht Tage nach dem Schlupf das Maximum (VAN BALEN 1973, KELLER & VAN NOORDWIJK 1994, VISSER *et al.* 2004, BOTH *et al.* 2009). Die Larven verschiedener Lepidopterenarten stellen die Hauptnahrung für die Jungvögel dar (VAN BALEN 1973; VAN NOORDWIJK *et al.* 1995; NAEF-DAENZER & KELLER 1999; NAEF-DAENZER *et al.* 2000). Diese sind nur in einer begrenzten Zeitperiode, von ihrem Schlupf bis zu ihrer Verpuppung im Frühjahr, vorhanden. Für die Jungenaufzucht steht aufgrund der begrenzten Nahrungsressourcen folglich nur ein sehr enges Zeitfenster zur Verfügung. Die Adulten sollten daher anstreben, diese Ressourcen so gut wie möglich zu nutzen und ihre Reproduktion zeitlich an dieses Vorkommen anzupassen.

Herbivore Raupenarten schlüpfen idealerweise an demselben Zeitpunkt, an dem die Knospen ihrer Wirtsbäume aufbrechen, da die jungen Blätter die beste Nahrung für sie darstellen

(BRANDT 1964, VAN ASCH & VISSER 2007, BOTH *et al.* 2009). Der Zeitpunkt des Knospenaufbruchs der Bäume und der Zeitpunkt an dem die Raupen schlüpfen werden von der Temperatur beeinflusst (BUSE *et al.* 1999, VAN ASCH & VISSER 2007). In Jahren mit frühen höheren Frühlingstemperaturen finden Knospenaufbruch und Blattentfaltung daher früher statt (ROOT *et al.* 2003) und somit beginnen auch die herbivoren Raupen früher mit ihrer Entwicklung (BUSE *et al.* 1999). In höheren Lagen ist daher mit einem späteren Entwicklungsbeginn der Raupen und somit einem später auftretenden Höhepunkt des Nahrungsangebots für die Nestlinge zu rechnen.

Legebeginn, und folglich auch Brutbeginn sowie Schlupf der Nestlinge verschieben sich entsprechend der späteren Vegetationsentwicklung, und damit der späteren Nahrungsverfügbarkeit auch mit zunehmender Seehöhe (ZANG 1980, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993), also einhergehend mit abnehmender Temperatur. Verschieben sich das Legedatum und der Höhepunkt der Nahrungsverfügbarkeit jedoch nicht in demselben Maße, führt dies zu einer Diskrepanz zwischen den maximalen Bedürfnissen der Jungen und dem Höhepunkt an verfügbarer Nahrung (VISSER *et al.* 1998).

Die Höhenlage hat offenbar auch Einfluss auf die Kondition der Nestlinge. Laut VAN NOORDWIJK *et al.* (1995) haben Nestlinge in höheren Lagen ein geringeres Körpergewicht als in tieferen Lagen und haben somit geringere Überlebenschancen.

Aus diesen Überlegungen heraus ergeben sich die folgenden Fragestellungen:

Wie hängen Nahrungsverfügbarkeit und Seehöhe mit dem Legebeginn, dem Brutbeginn und dem Schlupfdatum zusammen? Wie hängen Bebrütungsdauer und Nestlingsdauer mit der Höhenlage zusammen? Haben andere Faktoren wie Gelegegröße und das mittlere Eigewicht einen Einfluss auf die Bebrütungsdauer? Beeinflusst das Gewicht und die Anzahl der Nestlinge die Nestlingsperiode? Hat die Höhenlage Einfluss auf die Nestlingsgewichte und somit die Kondition der Jungvögel? Gibt es entlang des Höhengradienten Verschiebungen am Höhepunkt der Nahrungsbedürfnisse der Nestlinge und dem Höhepunkt der verfügbaren Raupenbiomasse? Die Einleitung umfasst einige Aspekte der Biologie der Kohlmeise sowie der Raupen, die den Nestlingen als Nahrung dienen. Der zweite Teil dieser Arbeit umfasst ein in Englisch verfasstes Manuskript, in welchem die Methoden sowie die Ergebnisse der Untersuchung dargestellt und anschließend diskutiert werden. Der dritte Teil umfasst einige Kritikpunkte der Methoden und mögliche Lösungsvorschläge. Der vierte Teil besteht aus einem kurzen Ausblick, in dem über Möglichkeiten weiterer Untersuchungen zu dem Thema diskutiert wird.

1.1 Biologie der Kohlmeise

1.1.1 Artbeschreibung

Die Kohlmeise (*Parus major*, L. 1758) gehört zur Familie der Echten Meisen (*Paridae*), einer Familie von kleinen, waldlebenden Singvögeln mit einem relativ kurzen Schnabel und kräftigen Füßen. Zur Brutzeit im Frühjahr schließen Meisen eine monogame Saisonehe. Während dieser Zeit verhalten sich die Männchen territorial und verteidigen einen kleinen Bereich um das mit ihnen verpaarte Weibchen. Im Winter schließen sich oft mehrere Arten zu gemischten Trupps zusammen. Alle Meisen sind vorwiegend Standvögel (BEZZEL 1993, SVENSSON *et al.* 1999). Die Kohlmeise ist mit einer Körpergröße von etwa 13,5 bis 15 cm knapp sperlingsgroß und damit die größte der in Europa vorkommenden Meisenarten (BEZZEL 1993, SVENSSON *et al.* 1999, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993).

Sie hat ein sehr weites Verbreitungsgebiet, das fast die gesamte Paläarktis, mit Ausnahme von Tundren und Wüsten, sowie große Teile der Orientalis umfasst (Glutz von Blotzheim 1993; Bezzel 1993). In Mitteleuropa ist die Kohlmeise zumindest im Tiefland die häufigste Meisenart, aber auch bis in die Montanstufe kommt sie als häufiger Brutvogel vor. Mit zunehmender Seehöhe nimmt allerdings ihre Populationsdichte ab (ZANG 1980, BEZZEL 1993). In Mitteleuropa sind die höchsten Brutnachweise bei 1450 m ü. NN in Bayern sowie in Tschechien und Polen, bis ausnahmsweise 1900 m ü. NN in der Schweiz zu finden (BEZZEL 1993). In Asien gibt es Nachweise bis in Höhen von 4300 m ü. NN im südlichen China (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993).

1.1.2 Habitat

Kohlmeisen kommen wie alle anderen Meisenarten in Wäldern, Parks und Gärten vor. Sie brüten in Laub- sowie Nadelwäldern, bevorzugen als Lebensraum jedoch Laub- und Mischwälder (VAN BALEN 1973). Im Norden Europas ist sie ebenfalls in der Taiga zu finden. Da sie wenig Scheu gegenüber dem Menschen zeigt, ist die Kohlmeise sehr häufig in Parks und Gärten anzutreffen und kann oft bei Fütterungen beobachtet werden. Um eine erfolgreiche Reproduktion der Kohlmeise zu ermöglichen, muss der Lebensraum allerdings geeignete Nahrung für die Jungvögel wie auch für die Adulten, sowie geeignete Nistmöglichkeiten bieten. Neben Nestern in Höhlen und Nistkästen sind auch Brutn an sehr menschnahen, ungewöhnlichen Orten zu finden, wie beispielsweise in Briefkästen (SVENSSON *et al.* 1999).

1.1.3 Nahrung

Als insektivore Art ernährt sich die Kohlmeise hauptsächlich von einer Vielzahl verschiedener Invertebraten, insbesondere jedoch von den Larven, Puppen und Imagines verschiedener Lepidopteren. Bei Nahrungsknappheit kann sie jedoch ein sehr breites Spektrum an verschiedenen Nahrungsquellen nutzen (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). So wird ihr Speiseplan, vor allem bei knappem Nahrungsangebot, ergänzt durch Spinnen *Araneae* und Weberknechte *Opiliones*, Zweiflügler *Diptera*, Käfer *Coleoptera* und Hautflügler *Hymenoptera* (BEZZEL 1993, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). Im Herbst und im Winter, wenn das Angebot an Insekten knapp ist, weicht die Kohlmeise entsprechend dem Angebot auf Sämereien, Nüsse und Beeren aus. Tierische Nahrung wird jedoch gegenüber pflanzlicher Nahrung zu jeder Jahreszeit bevorzugt (BEZZEL 1993, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). Die Kohlmeise ist sehr anpassungsfähig was die Beschaffung von Nahrung angeht und besitzt die Fähigkeit, auch neue Nahrungsquellen zu erschließen. (ESTÓK *et al.* 2010).

Während die adulten Kohlmeisen ein sehr breites Spektrum an Nahrung nutzen, besteht die Nahrung der Nestlinge ausschließlich aus Insekten. Zu Beginn der Entwicklung werden kleinere Insekten wie Spinnen bevorzugt, im Laufe der Entwicklung nimmt der Anteil an Schmetterlingslarven zu. Während der Phase der höchsten Nahrungsbedürfnisse der Nestlinge besteht deren Nahrung zum größten Teil aus Larven verschiedener Arten von Lepidopteren (VAN BALEN 1973; VAN NOORDWIJK *et al.* 1995; NAEF-DAENZER & KELLER 1999; NAEF-DAENZER *et al.* 2000).

1.1.4 Reproduktion

Die Reproduktion ist, neben der Mauser und dem Zug, ein sehr energieaufwändiger Abschnitt in der „life history“ von Vögeln. Sie wird daher zeitlich so in den Jahresverlauf eingepasst, dass eine maximale Überlebenswahrscheinlichkeit der Adulten und der Jungvögel erreicht wird. In einer Umgebung mit charakteristischen Jahreszeiten und damit verbunden einem zyklisch schwankendem Nahrungsangebot wird eine maximale Überlebenswahrscheinlichkeit dann erreicht, wenn die Reproduktion in die Zeit der größten Nahrungsverfügbarkeit fällt (BEZZEL & PRINZINGER 1990).

In mittleren Breiten beginnt die Brutperiode Anfang bis Mitte April. Die Aufzucht der Jungen fällt, nach einer Brutdauer von 12 – 17 Tagen, bis zum Schlupf Anfang bis Mitte Mai in den Spätfrühling oder Frühsommer (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). Die Fortpflanzung ist jedoch auch

stark von aktuell herrschenden Umweltbedingungen abhängig. Daher sind große Variationen in Beginn und Länge in der Brutzeit zu erwarten (BEZZEL & PRINZINGER 1990).

Der Legebeginn wird über mittelbare Faktoren (ultimate factors) und unmittelbare Faktoren (proximate factors) gesteuert. Mittelbare Faktoren wirken indirekt über die Generationenfolge und steuern somit eine „Evolution der günstigsten Brutzeit“ (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Individuen, die zu einem ungünstigen Zeitpunkt brüten, hinterlassen weniger fortpflanzungsfähige Nachkommen als solche, die im optimalen Zeitrahmen brüten. Die Erbfaktoren, welche für diese ungünstig gelegenen Bruttermine verantwortlich sind, verschwinden somit nach und nach aus der Population (BEZZEL & PRINZINGER 1990). In saisonaler Umwelt sind vor allem die jahreszeitlich wechselnden Ressourcen, wie die Nahrungsverfügbarkeit, für Brut und Aufzucht der Jungen die wichtigsten mittelbaren Faktoren (BAIRLEIN 1996).

Da die meisten der mittelbaren Faktoren nicht sofort zu Beginn des Brutzyklus wirksam werden, sind andere, unmittelbare Faktoren nötig, die das Einsetzen der Fortpflanzungsperiode veranlassen. Diese unmittelbaren Faktoren (proximate factors) wirken als aktuelle Signale und veranlassen den Organismus direkt, mit der Fortpflanzung zu beginnen. In mittleren Breiten spielt die Photoperiode die wichtigste Rolle als Zeitgeber für den Beginn des Fortpflanzungszyklus. Aber auch das Nahrungsangebot kann als wichtiger unmittelbarer Faktor wirken, da es starken Schwankungen unterliegen kann (BAIRLEIN 1996). Die Verfügbarkeit geeigneter Nahrung stellt daher einen der wichtigsten mittelbaren Faktoren dar. Da die Nahrung darüber hinaus als unmittelbarer Faktor dient, sollte die Brutzeit auf eine optimale Ernährung der Jungvögel ausgerichtet sein.

1.2 Biologie der Lepidopteren im Larvenstadium

Als Futter für die Nestlinge kommen nur diejenigen Schmetterlingsarten infrage, die im Zeitraum der Brutsaison, etwa von April bis Juni, im Larvenstadium in Buchenwäldern zu finden sind. Im Rahmen von Untersuchungen des Raupenvorkommens im Studiengebiet wurden verschiedene Arten von Lepidopteren gefunden (HOFMANN, unpubl. data). Eindeutig identifiziert wurden dabei der Große Frostspanner (*Erannis defoliaria*, Clerck, 1759) und der kleine Frostspanner (*Operophtera brumata*, Linnaeus, 1758). Frostspanner legen ihre Eier direkt auf geeignete Futterpflanzen, an denen die daraus im Frühjahr schlüpfenden Raupen unmittelbar zu fressen beginnen. Durch höhere Temperaturen wird die Entwicklung des Embryos im Ei beschleunigt (BRANDT 1964). Dadurch findet der Schlupf der Raupen bei wärmeren

Frühjahrstemperaturen früher statt und sie sind somit auch früher als Nahrung für die Nestlinge der Kohlmeisen vorhanden. Die frisch geschlüpften Raupen fressen zunächst an den aufbrechenden Knospen und später an den entfalteten Blättern. Im Verlauf der Entwicklung wird die Raupe an Körpergröße zunehmen. Wie die Eientwicklung ist auch die Entwicklung der Larven von äußeren Einflüssen wie der Temperatur abhängig. Geringe Temperaturen, Abweichungen von der optimalen Luftfeuchtigkeit sowie eine zu geringe Nahrungsaufnahme verzögern die Entwicklung der Raupen (BRANDT 1964). ZANG (1980) geht zudem in Laubwäldern von einer geringeren Nahrungsverfügbarkeit in höheren Lagen aufgrund der niedrigeren Temperaturen aus. Es ist also zu erwarten, dass in höheren Lagen weniger Raupen als Nahrung vorhanden sind und diese zudem durch eine verzögerte Entwicklung erst später vorhanden sind als in niedrigeren Lagen.

2 Reproduction in Great Tits and nestling condition in relation to sea level and food availability

2.1 Abstract

Timing of reproduction is crucial for insectivorous birds like the Great Tit (*Parus major*). They should manage to time their breeding so that nestlings can grow up in a period with high food availability. The topic of this study is the timing of reproduction and condition of Great Tit nestlings regarding food availability at different sea levels of a Great Tit population in a mountainous beech forest in eastern Austria. The reproduction parameters are laying date, incubation begin, hatching date, fledging date, the duration of the incubation period and the nestling period. The nestlings body mass was documented to estimate their condition. To estimate food availability, samples of caterpillar droppings were collected under single trees at different sea levels. This paper describes how these parameters and food availability vary between sea levels. It could be shown that the laying date, as well as the beginning of the incubation and the hatching of the nestlings was delayed at higher sea levels. The peak of caterpillar as food for the nestlings as well as the hatching dates showed a delay with increasing sea level. Furthermore caterpillar abundance was higher at lower sea levels, indicating better food supply for the nestlings at lower sea levels. The incubation period, the nestling period and the condition of the nestlings did not seem to be affected by sea level.

2.2 Introduction

In temperate climates such as Europe food resources fluctuate seasonally. Therefore birds should adapt energy-demanding activities - like reproduction - to periods with high prey abundance (BARBA *et al.* 1994). As the food for Great Tit nestlings in deciduous forests is known to consist mainly of caterpillars (VAN BALEN 1973, VAN NOORDWIJK *et al.* 1995, NAEF-DAENZER & KELLER 1999, NAEF-DAENZER *et al.* 2000) the availability of caterpillars during the growing phase of the nestlings is crucial. Hence, hatching of the nestlings should be timed so that the period of maximum food requirements of the nestlings coincides with the caterpillar peak (VAN BALEN 1973, VISSER *et al.* 2004, 2006). As the food requirements are at a maximum when the nestlings are eight days old (VAN BALEN 1973, KELLER & VAN NOORDWIJK 1994, VISSER *et al.* 2004, BOTH *et al.* 2009) they should hatch eight days before the caterpillar peak to match it.

Higher temperatures accelerate the development of caterpillars. In warmer springs the caterpillars hatch earlier and grow faster and are therefore available as food for the Great Tit nestlings earlier. As the caterpillars feed on the open buds after hatching and later on the defoliated leaves they are also dependent on the defoliation of their host trees (BRANDT 1964). Temperature decreases and defoliation is reduced in accordance to increasing sea levels. Additionally, ZANG (1980) pointed out that in deciduous forests food availability decreases with increasing sea levels. It is also expected that there is less caterpillar biomass available as food for the nestlings at higher sea levels, as caterpillars are supposed to be less numerous and smaller in size at higher than at lower sea levels.

Due to the delayed development of caterpillars at higher sea levels, a correlation between the sea level and the date of reproduction parameters like egg laying and hatching is expected. According to LANDSBOROUGH-THOMSON (1950) and LACK (1954) the beginning of egg laying of birds defers with increasing sea level at similar geographic coordinates in order to adapt the reproduction to the period with high food availability. For Great Tits, this relationship was found by ZANG (1980), who reported that the beginning of egg laying and hatching of Great Tits was delayed at higher sea levels in the Harz Mountains in Germany. This is due to the lower mean temperature at higher sea levels which delays the beginning of the growing season.

When reproduction parameters change along sea levels due to varying temperatures, climate change may have a serious effect on the timing of reproduction of Great Tits. In the last decades, the average global temperature has increased continuously (e.g. HOUGHTON 2001) which results in an earlier start of the growing phase and defoliation of trees in seasonal environments (FITTER *et al.* 1995, MYNENI *et al.* 1997, MENZEL 2000, BAUER *et al.* 2010).

The climate change affects species like the Great Tit that are dependent on seasonally fluctuating conditions. For a successful reproduction they have to respond to these changes. Therefore, Great Tits should shift their timing of reproduction in order to match the most favourable conditions for raising their offspring.

Though Great Tits are flexible in their timing of reproduction and are able to react to increasing spring temperatures with advanced laying dates (VAN BALEN 1973, VISSER *et al.* 2004, BAUER *et al.* 2010), the reproduction parameters and the peak of the caterpillar abundance may shift to a different extent. This can lead to a mismatch between the maximum food requirements of the nestlings and the peak of available food (VISSER *et al.* 1998, 2004).

Objectives of research

In former studies, objectives of research were the shift of caterpillar peak and reproduction parameters over the past decades due to climate change (e.g., VISSER 1998, 2003, 2004, 2006, VAN ASCH & VISSER 2007) or the differences of caterpillar abundance in different habitats (van Balen 1973). To my knowledge, no study on the change of the reproduction parameters in relation to the caterpillar peak of Great Tits with increasing sea levels has been conducted so far. In this study, data from nest boxes were used to describe the change of reproduction parameters of Great Tits and caterpillar abundance at different sea levels. It was hypothesized that the reproduction parameters laying date, incubation begin and hatching date delay with increasing sea levels due to decreasing temperatures, the delay of tree defoliation and caterpillar development.

Furthermore it was assumed that incubation period and nestling period are influenced by several parameters and interactions between these parameters. The incubation period was assumed to be related to sea level, clutch size and egg mass. The nestling period was assumed to be related to sea level, body mass of the nestlings and number of nestlings.

Apart from the influence of changing environmental conditions on reproduction parameters, it was assumed that the condition of the nestlings is affected as well. Body mass of the nestlings was assumed to decrease with increasing sea levels in accordance with decreasing food availability.

As the development of caterpillars is related to temperature and thus sea level (BRANDT 1964), there were less caterpillars expected in higher altitudes. Furthermore a delay of the caterpillar peak with increasing altitude was expected.

The timing of reproduction is crucial for seasonal dependent birds like the Great Tit, and therefore it was hypothesized that hatching takes place at a date which provides optimal feeding conditions at the time of the maximum food requirements of the nestlings. The caterpillar peak and the hatching dates were assumed to shift to a similar extend with increasing sea levels.

By analyzing how reproduction parameters and caterpillar abundance shift with increasing sea levels, conclusions about the adaptability of Great Tits on changing environmental conditions can be drawn. This may lead to a better understanding regarding the influence of climate change that affects seasonal-dependent species like the Great Tit.

2.3 Material and methods

2.3.1 Study area

Field work was carried out in a mountainous beech forest located about 50 km southwest of Vienna in north-western Austria. The study area is located around the 'Schöpf', in the immediate vicinity of the village 'Sankt Corona am Schöpf' (48 ° 4'N, 15 ° 55 E). It consists of about 1750 ha mixed forest with beech (*Fagus sylvatica*) as main tree species and fir (*Abies alba*) as undergrowth (Österreichische Bundesforste AG, unpubl. data). Within this study area 208 nesting boxes have been installed along forest roads at sea levels ranging from 488 m to 878 m a.s.l. Nest boxes are accessible by several forest roads, which are closed for public transport.

2.3.2 Reproduction parameters

All 208 nest boxes were controlled continuously during the whole breeding season. Breeding season in 2010 lasted from 9th April, when the first egg was laid in the study area, to 19th July, when the last nestling fledged. These nest box controls provided data on the parameters laying date (LD), begin of incubation = clutch completion (CC), hatching date (HD), and fledging date (FD). Incubation period (IP), nestling period (NP) and body mass of the nestlings at day 15 (d15) was also documented.

LD is defined as the day, the first egg was laid. CC is the day when the last egg of the clutch was laid. If these dates were not exactly known, it was counted back assuming that the female lays one egg a day (WINKEL 1970, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). HD was the day, when the first nestling hatched. FD was the day when no more nestlings were left in the nest. Incubation period is the period from the date of clutch completion until the first known hatching. Nestling period (NP) is the period from the first hatching (= HD) until the day the last nestling left the nest box (= FD). As not every box could be checked every day, some of the parameters could not be estimated exactly in some cases. This particularly concerns the incubation period and the fledging date. To minimize the error that could result out of this inaccuracy, an accuracy-code was given to each date. With 0, the date is known exactly, 1 means an error of one day, 2 represents an error of two days, 3 represents an error of three days and so on. For calculations, the dates with an accuracy of at least 2 were used, accepting only a difference of 2 days. In cases, in which the sea level of a nest box in the study area was not known from former measurements, it was

measured to 5 m accuracy. Using this data, correlations between the reproduction parameters and sea level had been conducted.

To gain information on food availability related to sea level, three altitudinal levels (in the following A, B and C) were chosen. Level A is at about 560 m a.s.l., level B at about 690 m a.s.l. and level C at about 880 m a.s.l. In order to compare the shift of reproduction parameters in the three altitudinal levels, all occupied nest boxes were assigned to the levels A = 488-618 m a.s.l., B = 619-748 m a.s.l. and C = 749-878 m a.s.l.

2.3.3 Frass drop samples

Caterpillar abundance was estimated with a method that has already been used and validated in several studies (TINBERGEN 1960, TINBERGEN & DIETZ 1994, ZANDT 1994, FISCHBACHER *et al.* 1998, VISSER *et al.* 1998, VISSER *et al.* 2006). Caterpillar droppings (in the following named “frass”) were collected continuously with nets in three day-periods between April 29th and June 22th 2010. Sampling began shortly before bud burst of the trees and ended with the end of the nestling period of the first clutches. The frass nets were made of 0.25 m² (50 x 50 cm) cheese cloth placed in a wooden frame. This was suspended in four metal poles that were stuck in the ground. The frass nets were placed in three areas of matured beech forests under single beech trees. Two nets were placed beneath each tree crown with a distance of about 1 m from the stem and weighed down with a stone.

As the focus in this study is the change of caterpillar abundance with sea levels, the nets were placed in the three different altitudinal levels A, B and C (see 2.3.2). A total of 48 nets was installed, 8 x 2 in each level, resulting in a total of 16 nets per level. Samples were collected in paper bags and subsequently dried at 60° C for 24 hours. Afterwards they were sieved to four sizes (> 2mm, > 1mm, > 0.6mm and < 0.6mm). Frass content of each size range was weighed to the nearest 1 mg. As the sampling interval was three days, the frass content counts for the sampling day plus the two previous days. As it wasn't possible to identify caterpillar species or families by the faeces, all the frass from the samples were grouped in one single category.

For each altitudinal level (A, B and C) the date with highest caterpillar frass (in gram) in the nets was defined as the caterpillar peak date. As more than one peak could be observed during the sampling period, the one that occurred when nestlings were present in the study area was considered as the main peak.

2.3.4 Data analyses

Reproduction parameters

To analyse the relationship between the reproduction parameters LD, CC and HD and the sea level, single regression analyses were conducted. Correlation was tested using a Pearson Product-Moment Correlation. As data on body mass of the nestlings at day 15 (d15) was not normally distributed and transformation showed no improvement, correlation between d15 and sea level was tested using a Spearman-Rank Correlation.

As IP and NP were assumed to be affected by other factors besides sea level, and this data was available from the nest box checks, a generalized linear model (GLM) was conducted. For the IP, the model includes the factors sea level, mean egg mass per nest (EM), clutch size (CS) and interactions between these factors. The model analysing the NP includes the factors sea level, body mass of the hatchlings at day 15 (d15), number of the hatchlings and interactions between these factors. As the data on IP and NP showed a right-skewed distribution the GLMs were conducted assuming a poisson-distribution of the response variables. Afterwards, stepwise elimination of the non-significant factors ($p > 0.05$) was conducted, beginning with interactions. The best model was chosen using the AIC_c, the Akaike information criterion with a correction for finite sample sizes.

Data on LD, CC and HD was normally distributed. However, the visual inspection of the scatterplots indicates that the relationships between these parameters and the sea level are not linear. Therefore, different transformations were tested until the best result according to linearity was obtained (FOWLER *et al.* 1998). This was the log-transformation of the predictor in the cases of LD and CC (Fig. 1 and Fig. 2). In the case of HD against sea level, a double-log-transformation of the predictor showed the best results (Fig. 3).

All analyses of the reproduction data were restricted to first broods, excluding all broods that were started later than 30 days after the first egg in that year (VISSER *et al.* 2003, BOTH *et al.* 2004, BOTH *et al.* 2005).

Caterpillar abundance

Data about the abundance of caterpillars in the three levels was gained from the mean sum of frass mass per tree for each level. The data was normally distributed but a Levene-test showed heterogeneity of variances. Therefore a Kruskal-Wallis test was conducted to reveal whether

there are differences between the levels. In this case only the abundance of differences was of interest, thus no post-hoc test was conducted.

Caterpillar abundance related to hatching

To test whether differences exist between the HD in relation to the caterpillar peak in the three levels a Kruskal-Wallis test was conducted. As food requirements of the nestlings are highest when they are eight days old (VAN BALEN 1973, KELLER & NOORDWIJK 1994, VISSER *et al.* 2004, BOTH ET AL. 2009) these dates were compared to the caterpillar peak date for each altitudinal level.

In order to get information about differences of the reproduction parameters regarding food availability, nest boxes were assigned to the three levels A, B and C according to their sea level (2.3.2). For each level, the mean LD, CC, HD, FD, IP, NP and d15 of the included nest boxes were calculated.

Ambient temperature

In each altitudinal level a temperature logger (thermochron iButtons, modell DS19922L, maxim integrated products, Inc. Sunnyvale, CA) was fixed to record the ambient temperature. They recorded the current ambient temperature once an hour in a time period from January until July 2010. With the obtained data mean temperature values in the area were calculated for each level.

Statistic software

Regression analyses and generalized linear models were performed using R version 2.12.2 (R Development Core Team 2011)

2.4 Results

2.4.1 Laying date, begin of incubation and hatching date related to sea level

The Pearson Product-Moment Correlation that was conducted with the reproduction parameters and the sea level showed a significant positive correlation between the laying date (LD) and the sea level, the begin of incubation (= clutch completion CC) and the sea level and also between the hatching date (HD) and the sea level (Fig. 1, Fig. 2 and Fig. 3; $p < 0.001$). The Great Tits in this population in higher altitudes begin with egg laying and consecutively with incubation and hatching later than those in lower altitudes. The strongest correlation was found between CC and sea level (Fig. 3: $r = 0.591$).

Table 1. Summary of the results of the Pearson Product-Moment Correlations of LD, CC and HD, respectively, with the sea level.

	LD	CC	HD
p	< 0.001	< 0.001	< 0.001
r	= 0.465	= 0.591	= 0.495
n	= 65	= 62	= 52

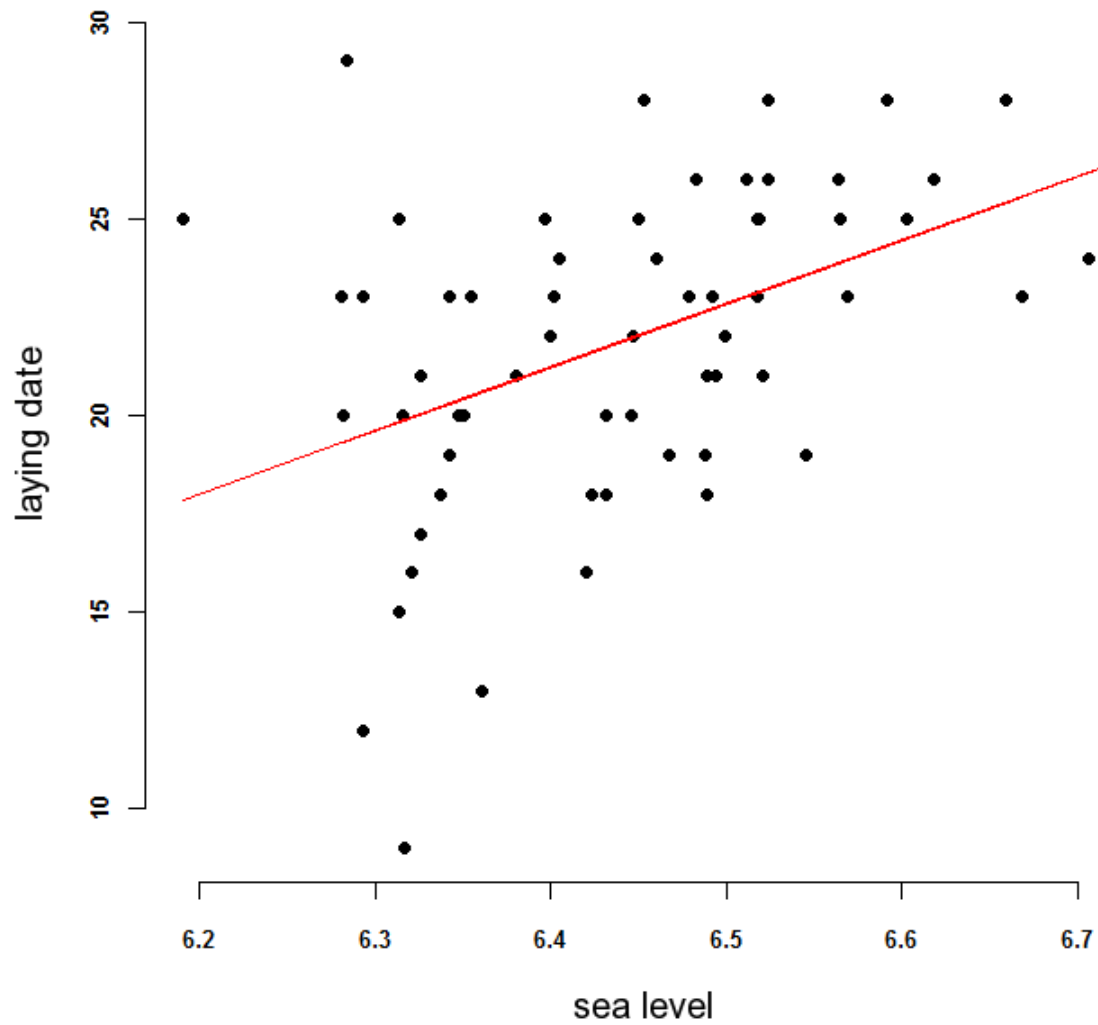


Fig. 1. Correlation between LD with sea level, with the log-transformed values of sea level on the x-axis and the laying date of the first egg in each nest on the y-axis (day 1 = 1th April 2010). The trendline visualizes the positive correlation between the parameters.

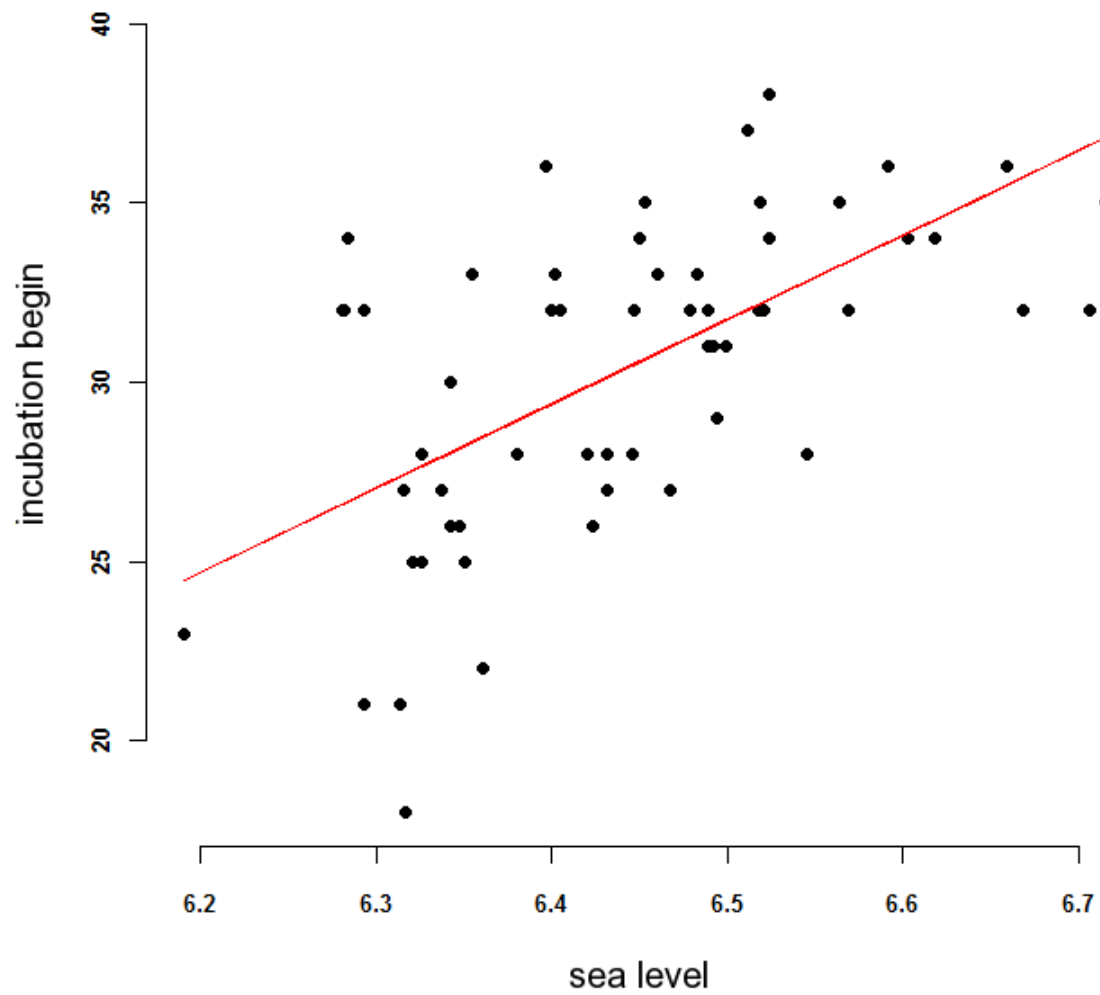


Fig. 2. Correlation between CC with sea level, with the log-transformed values of sea level on the x-axis and the incubation begin of each nest on the y-axis (day 1 = 1th April 2010). The trendline visualizes the positive correlation between the parameters.

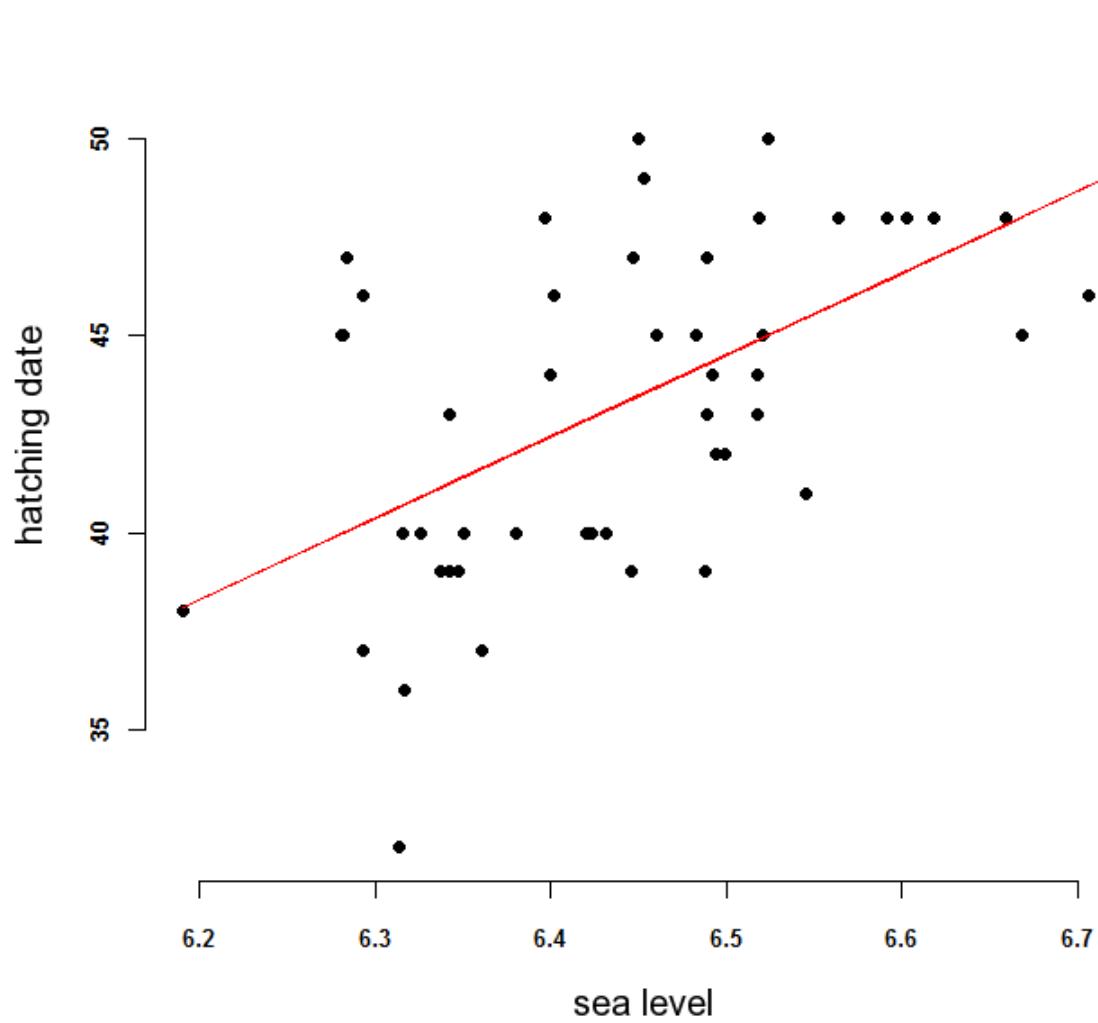


Fig. 3. Correlation between HD with the double-log-transformed values of sea level on the x-axis and the hatching date of each nest on the y-axis (day 1 = 1th April 2010). The trendline visualizes the positive correlation between the parameters.

2.4.2 Incubation period and nestling period

According to ZANG (1980) and BADYAEV (1997) clutch size and mean egg mass generally decreases with increasing altitude. Incubation period may be affected by these parameters as well. Therefore it was tested whether the IP correlates with mean egg mass, clutch size and sea level, respectively. The GLM showed no correlation or interaction between mean egg mass, clutch size and sea level with the incubation period in the study area in this breeding season (Table 2). After the stepwise elimination of the non-significant factors and interactions, only the parameter sea level remained in the model (model 6), which was not significant as well. Using the AIC_c for choosing the best model, this model was best suited (AIC_c = 240.00). None of the factors had an influence on the duration of the incubation in Great Tits in the study area.

Table 2. The results of the GLM with incubation period as response variable. There was no significant influence of any of the factors on the IP.

Model		<i>P</i>	AIC _c
[1]	<i>sea level</i>	0.847	252.16
	<i>eggsize</i>	0.879	
	<i>clutchsize</i>	0.890	
	<i>sea level *eggsize</i>	0.822	
	<i>sea level*clutchsize</i>	0.834	
	<i>eggsize*clutchsize</i>	0.934	
[2]	<i>sea level</i>	0.858	249.49
	<i>eggsize</i>	0.818	
	<i>clutchsize</i>	0.825	
	<i>sea level*eggsize</i>	0.831	
	<i>sea level*clutchsize</i>	0.819	
[3]	<i>sea level</i>	0.814	246.98
	<i>eggsize</i>	0.816	
	<i>clutchsize</i>	0.952	
	<i>sea level*eggsize</i>	0.830	
[4]	<i>sea level</i>	0.504	244.57
	<i>eggsize</i>	0.865	
	<i>clutchsize</i>	0.985	
[5]	<i>sea level</i>	0.493	242.22
	<i>eggsize</i>	0.864	
[6]	<i>sea level</i>	0.481	240.00

The results of the GLM with the nestling period were similar to those of the IP. No significant relationships or interactions between the variables sea level, body mass of the nestlings (d15), number of nestlings (nn) and interactions between these parameters were found. The best model using AICc was model 6 that only included the parameter sea level (AIC_c = 136.67, Table 3).

Table 3. The results of the GLM with nestling period as response variable. There was no significant influence of any of the factors on the NP.

Model		<i>P</i>	AIC _c
[1]	<i>sea level</i>	0.880	152.32
	<i>d15</i>	0.943	
	<i>nn</i>	0.725	
	<i>sea level *d15</i>	0.919	
	<i>sea level*nn</i>	0.593	
	<i>d15*nn</i>	0.994	
[2]	<i>sea level</i>	0.877	148.62
	<i>d15</i>	0.922	
	<i>nn</i>	0.609	
	<i>sea level*d15</i>	0.915	
	<i>sea level*nn</i>	0.592	
[3]	<i>sea level</i>	0.949	145.56
	<i>d15</i>	0.926	
	<i>nn</i>	0.857	
	<i>sea level*d15</i>	0.930	
[4]	<i>sea level</i>	0.796	142.53
	<i>d15</i>	0.959	
	<i>nn</i>	0.848	
[5]	<i>sea level</i>	0.789	139.76
	<i>d15</i>	0.840	
[6]	<i>sea level</i>	0.795	136.76

2.4.3 Condition of the nestlings related to sea level

The Spearman-Rank-Correlation that was conducted showed no correlation between the sea level and the body mass of the nestlings at day 15 (Fig. 4: $p = 0.29$, $\rho = -0.21$). This indicates that nestlings in the study area are not lighter in higher altitudes. Therefore, sea level is not supposed to affect the survival chances of the nestlings.

This result does not change much even when the late broods are included (d15 ~ sea level: $p = 0.35$, $\rho = -0.17$).

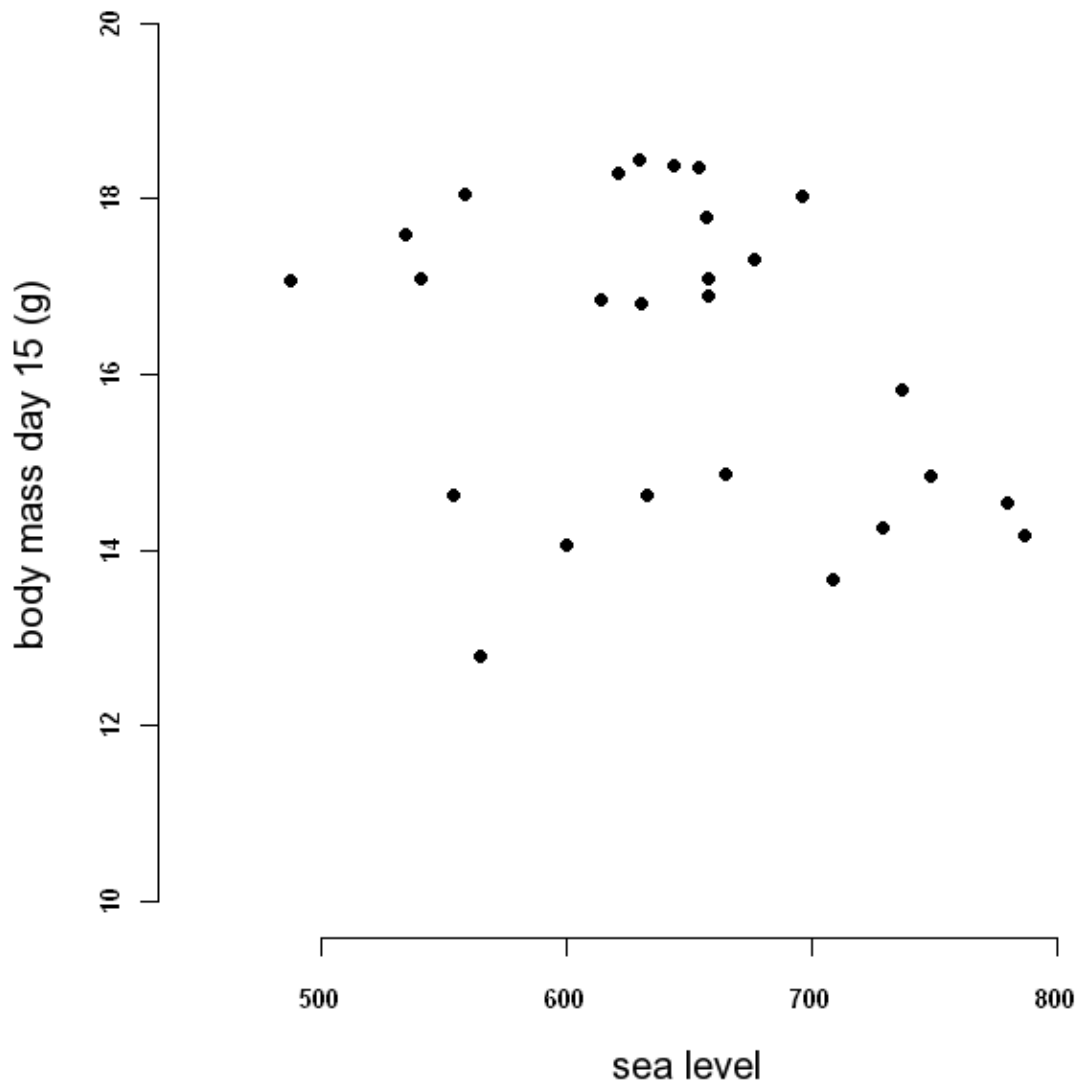


Fig. 4. Correlation of the first clutches between body mass of the nestlings at day 15 with sea level.

2.4.4 Caterpillar abundance

The mean sum of frass per tree differed between the three altitudinal levels (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16.805$, $df = 2$, $p < 0.001$). As Fig. 5 shows, the amount of caterpillar frass is decreasing with increasing sea level. As expected this implies a higher abundance of caterpillars and consequently more available food for the nestlings in lower altitudes. In level C the standard deviation (SD) shows a low variability in the frass mass, which implies that caterpillar abundance in this level was very low over the whole sampling period.

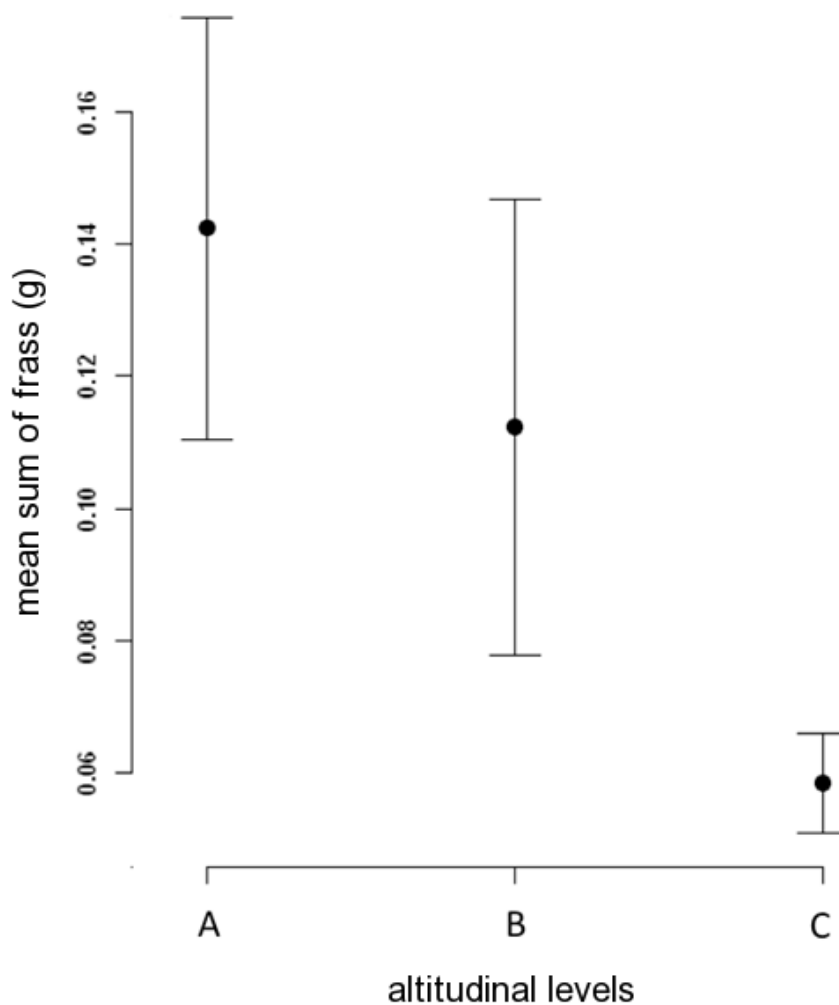


Fig. 5. Mean sum of frass per tree (g) in the three levels with the upper and lower standard deviation (SD). There were significant differences between the three levels (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16.805$, $df = 2$, $p < 0.001$)

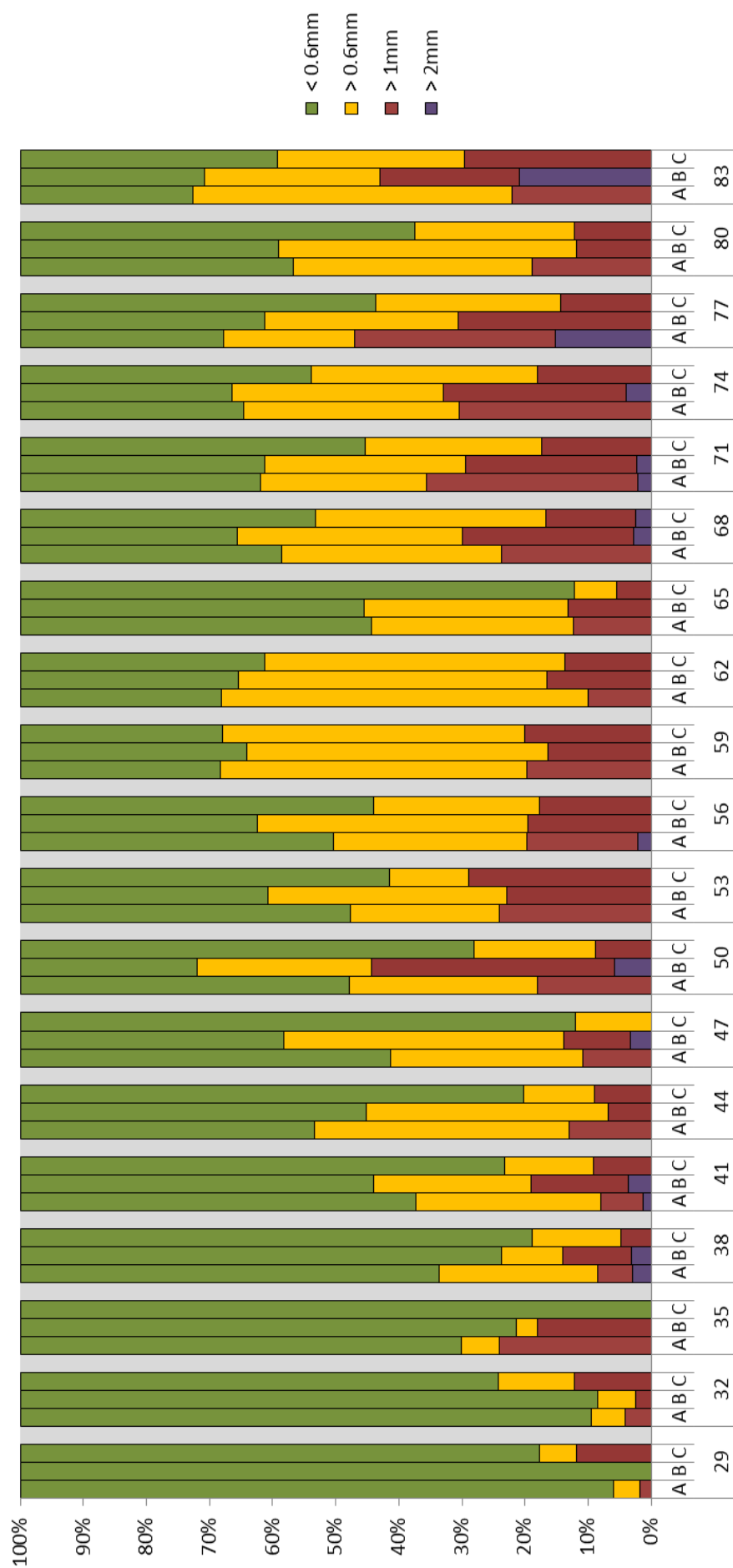


Fig. 6. Proportions of the different size ranges of caterpillar frass droppings in the three altitudinal levels.
Day 1 = 1 April 2010; 1 = 560 m a.s.l., 2 = 690 m a.s.l., 3 = 880 m a.s.l.

Additionally, the development of the caterpillars is slower in colder environments and therefore higher altitudes and they stay smaller in size than at lower sea levels. As shown in Fig. 6, the smallest frass pellets are dominant in the first sampling days. This means that at the beginning of sampling small caterpillars were most abundant. By and by the proportion of larger frass pellets, and thereby the amount of larger caterpillars, increases. At the highest altitudinal level the proportion of small frass pellets is always much higher than in the others. This is presumably due to the fact that the growth of the caterpillars is decelerated due to the lower ambient temperature and caterpillars are also limited to smaller sizes in higher altitudes.

2.4.5 Reproduction parameters related to the three altitudinal levels

In the previous chapter the reproduction parameters were directly correlated to sea level. To be able to compare the shift of the parameters in the three altitudinal levels, which were chosen for caterpillar frass sampling, nest boxes were assigned to the three altitudinal levels of the frass sampling A, B and C.

As shown in Table 4, the parameters shifted in time. Laying date shifted almost six days between level A and C, where altitude difference is 320 m. Between level A and B, the low and the middle level, the shift is about four days. The shift between level B and C, the middle and the high level is barely about two days. A similar pattern of shifting is to be found in between the other parameters CC, HD, FD and the altitudinal level.

Variation differed between parameters. The variance of LD was greater than the variance of CC and the variance of CC was greater than the variance in HD. FD showed the smallest variance, but sample size was already reduced due to nest losses. Variation within parameters was less at the highest altitudinal level. However this may be a result of the small sample size at level C.

Table 4: Reproduction parameters in the three altitudinal levels of the Great Tit population. The values are given as mean $\pm$ SD, and are followed by sample size in parentheses. Dates are calculated taking April 1 as day 1.

	LD	CC	HD	FD
A	20.0 $\pm$ 4.52 (27)	27.77 $\pm$ 4.62 (26)	40.95 $\pm$ 4.05 (22)	58.67 $\pm$ 3.91 (9)
B	24.09 $\pm$ 4.40 (32)	33.17 $\pm$ 4.23 (30)	45.32 $\pm$ 4.09 (25)	64.53 $\pm$ 3.74 (15)
C	25.83 $\pm$ 2.71 (6)	35.00 $\pm$ 3.33 (6)	48.0 $\pm$ 3.08 (5)	66.75 $\pm$ 2.36 (4)

The other parameters IP, NP and body mass of the nestlings (d15) did not show much variation between and also within the altitudinal levels (Table 5). Differences of the IP were about hardly one day. NP showed a difference of about two days between level B and C. The longest NP was found at the middle level B. Noticeable is also the body mass of the nestlings at day 15 as a parameter for the condition of the nestlings. The nestlings in the middle altitudinal level had the highest body mass on average when data is assigned to the three altitudinal levels. It may be assumed that a longer nestling period may have a positive effect on the body mass of the nestlings. However, NP and d15 are not related to each other, as already shown in Table 3.

Table 5: The incubation period (IP, days), the nestling period (NP, days) and the body mass of the nestlings at day 15 after hatching (d15, mean body mass per nest in grams) given as mean $\pm$ SD, and are followed by sample size in parentheses.

	IP	NP	d15
A	13.45 $\pm$ 1.44 (22)	18.33 $\pm$ 1.41 (9)	16.01 $\pm$ 1.92 (8)
B	12.76 $\pm$ 1.23 (25)	19.38 $\pm$ 1.82 (16)	16.71 $\pm$ 1.65 (15)
C	12.80 $\pm$ 0.84 (5)	17.67 $\pm$ 1.15 (3)	15.42 $\pm$ 1.51 (5)

2.4.6 Caterpillar peak related to hatching

As shown in Fig. 7, Fig. 8 and Fig. 9 the amount of frass increases at the beginning of the sampling period and decreases at the end. In the course of the sampling period the amount of frass fluctuated, showing several peaks and declines. In all levels one frass peak showed up in the beginning of the sampling period, when in very few nest boxes nestlings had hatched. A second peak is found in the middle of the sampling period, when most of the nestlings were present in the study area. A third peak occurred in the end of the sampling period, when almost all nestlings had already left the nest. Regarding the time period in which the greatest amount of Great Tit nestlings were abundant during the breeding season, the peak in the middle of the sampling period is of importance if it is assumed that the peaks imply a higher availability of caterpillars as nestling food.

As this peak occurred at day 50 in level A (Fig. 7), at day 56 in level B (Fig. 8) and at day 59 in level C (Fig. 9) the peak shifted in time, occurring later with increasing altitude. This result indicates a later peak of food availability with higher altitude.

The hatching of the Great Tit nestlings took place during the period when caterpillar frass was present and caterpillars are assumed to be available as nestling food in all three levels (Fig. 7, Fig. 8 and Fig. 9). As Table 4 shows, the hatching dates also shifted in time when they are assigned to the altitudinal levels.

Taking the mean HD as a basis, the days between HD and caterpillar peak date was nine days at Level A and 11 days at the levels B and C, respectively.

The hatching dates of all nest boxes compared to caterpillar peak date in each of the three levels were compared to reveal relationships between the hatching and the caterpillar peak. To find out whether the time span between the hatching dates and the caterpillar peak differs in the three levels, a Kruskal-Wallis test was conducted.

The result showed no significant differences between the altitudinal levels (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2.5347$, $df = 2$, $p = 0.2816$). Hence, the HD seems to shift to a similar extent as the caterpillar peak. Bearing in mind that food requirements are highest when nestlings are eight days old (VAN BALEN 1973, KELLER & NOORDWIJK 1994, VISSER *et al.* 2004, BOTH ET AL. 2009) hatching should ideally take place eight days before the caterpillar peak. This was the case in only 4 of the nests, all of them at level B. As the date of caterpillar peak is estimated by samples of the previous three days, all nests with a difference of 0 to 3 days were assumed to match the peak. This was the case for nine nests out of 22 nests at level A, nine out of 25 nests at level B and two out of five at level C. All in all, 20 out of 52 nests had a difference of not more than 3 days in the study area. On the other hand, the remaining nests failed to match the peak.

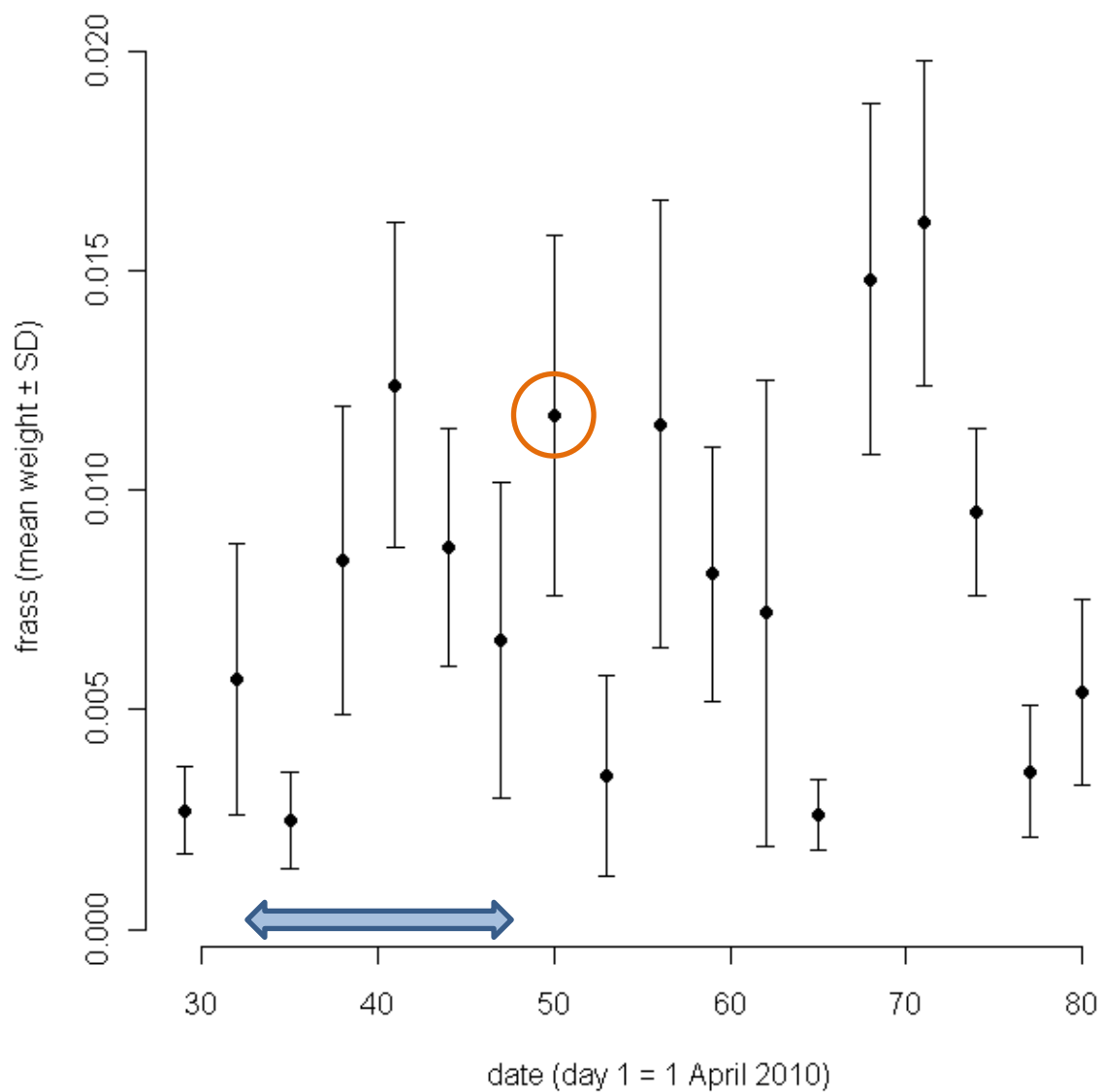


Fig. 7. Mass of caterpillar frass and the time of hatching at level A. Time period when hatching took place is illustrated by the blue arrow. Hatching took place from day 32 to day 48. The relevant caterpillar peak is marked with a circle.

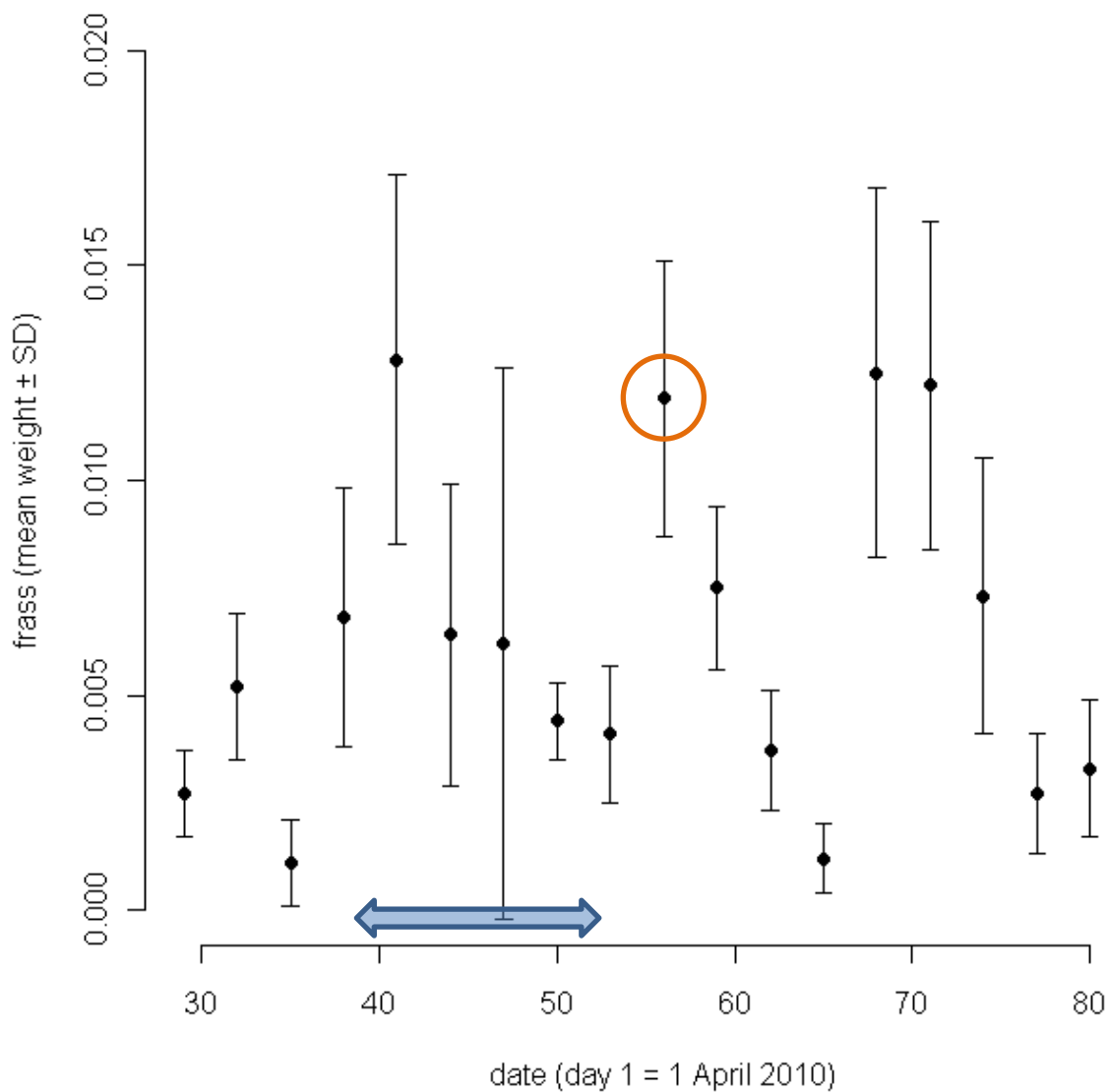


Fig. 8. Mass of caterpillar frass and the time of hatching at level B. Time period when hatching took place is illustrated by the blue arrow. Hatching took place from day 39 to day 53. The relevant caterpillar peak is marked with a circle.

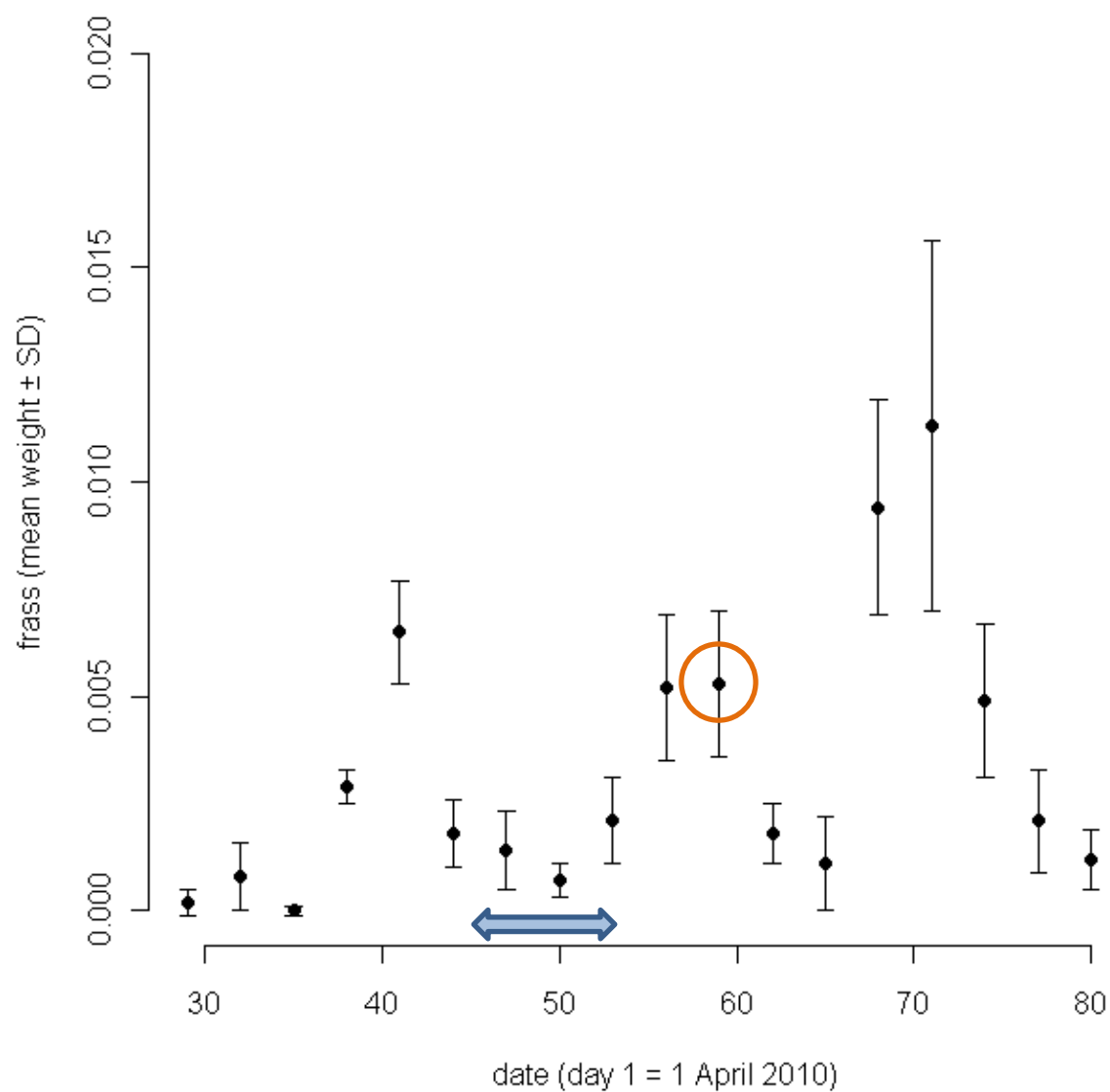


Fig. 9. Mass of caterpillar frass and the time of hatching at level C. Time period when hatching took place is illustrated by the blue arrow. Hatching took place from day 45 to 53. The relevant caterpillar peak is marked with a circle.

2.4.7 Caterpillar abundance related to ambient temperature

The ambient temperature differed in the monthly mean from February to June and between altitudinal levels. At the lower levels A and B the mean monthly temperatures were higher than at level C, with an exception in July when the mean ambient temperature was higher in level C than in level B and even in level A (Fig. 10).

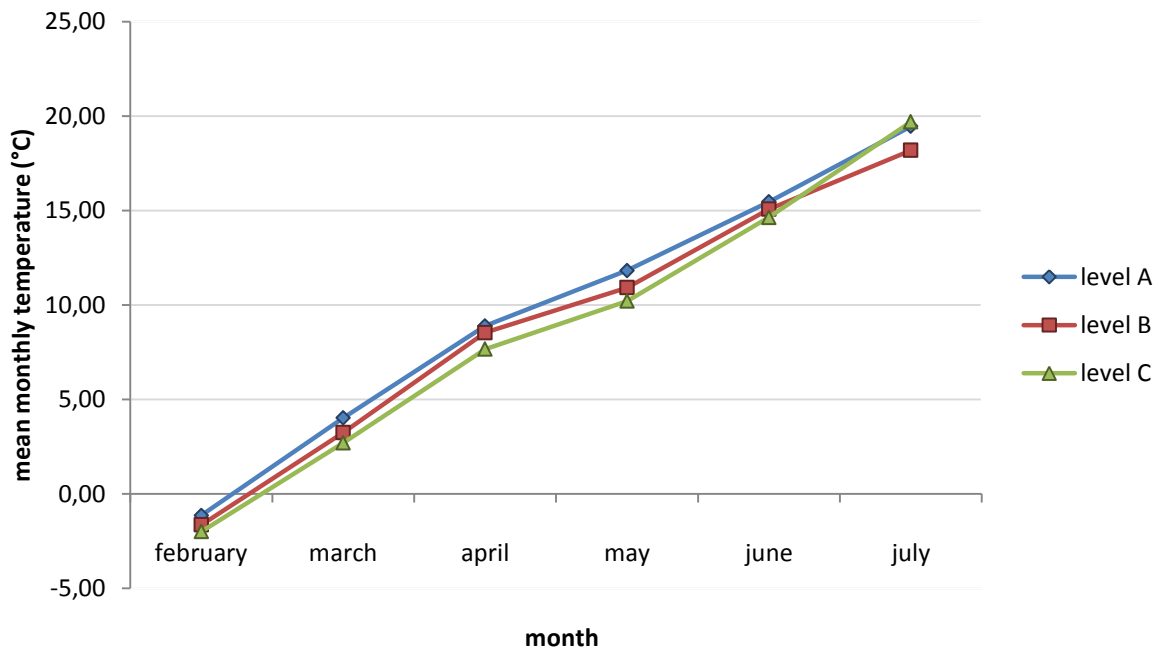


Fig. 10. Mean monthly ambient temperature in the study area in each altitudinal level.

A more precise scaling on the temperature data revealed a remarkable similarity between the temperature curve and the caterpillar abundance in all levels. The three sharp declines in caterpillar frass occurred similarly to the variation of ambient temperature as shown in Fig. 11.

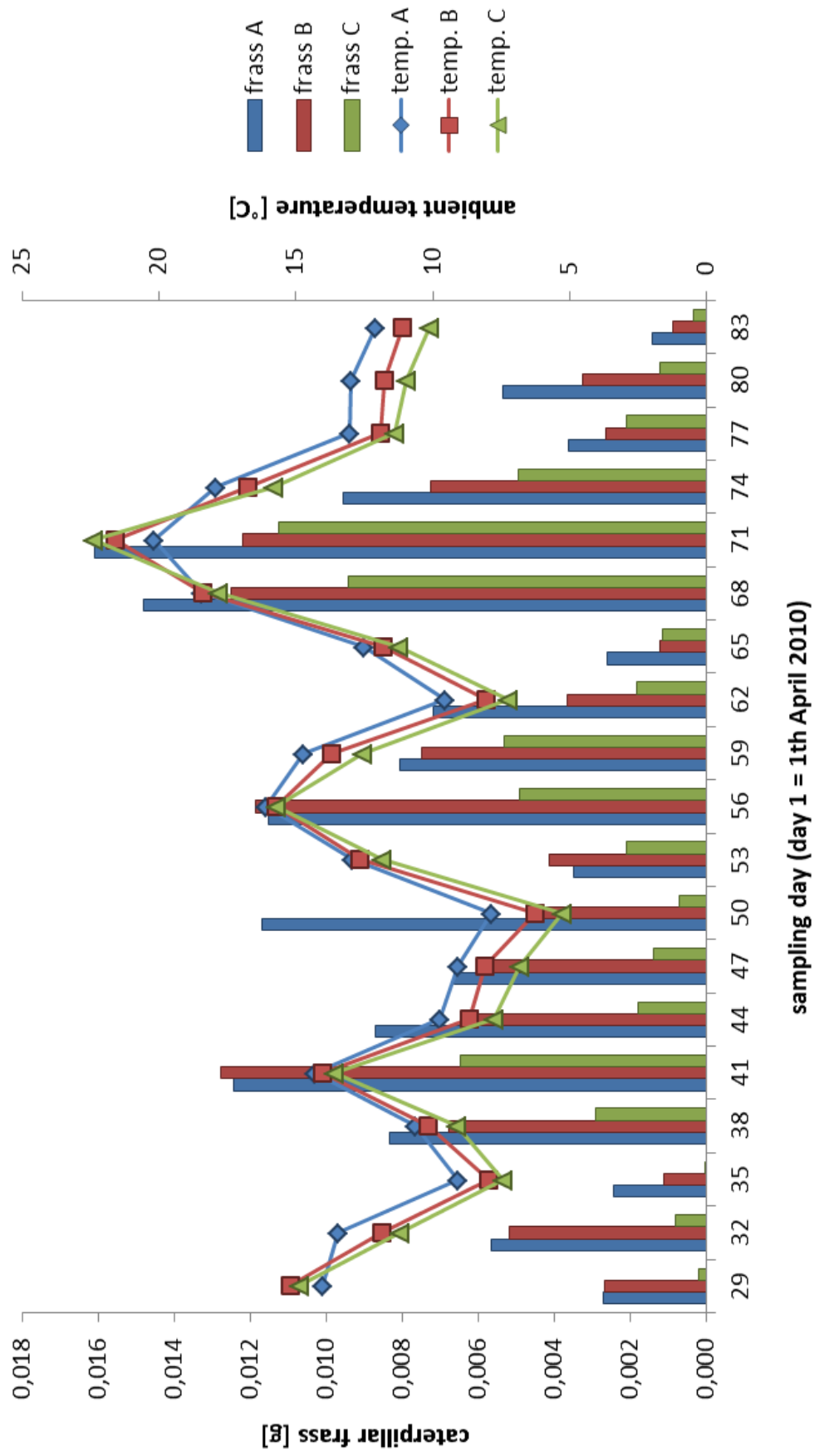


Fig. 11. Mean sum of frass at each sampling day for each level (bars) and the mean ambient temperature at each sampling day in each level (lines).

2.5 Discussion

2.5.1 Laying date, incubation begin and hatching date related to sea level

Phenology of the reproduction parameters LD, CC and HD was significantly delayed at higher sea levels, as it was expected according to the results of previous studies (e. g. ZANG 1980). However, the regression coefficients reveal that the relationships between sea level and the three reproduction parameters are significant, although not very strong (LD: $r^2 = 0.20$; CC: $r^2 = 0.37$; HD: $r^2 = 0.31$). Especially the LD is not as strongly influenced by sea level as CC and HD, which implies that other factors which are not directly related to altitude are important for the timing of the LD. ZANG (1980) pointed out, that the delay of the laying date takes place in order to adapt the timing of reproduction to the food availability (= caterpillars) in higher altitudes. According to different studies, the main factor for the timing of the laying date is the pre-breeding temperature (WINKEL 1970, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993, VISSER *et al.* 2006, AHOLA *et al.* 2009). Besides these factors, the age and the size of the adults may have an effect on the laying date. Younger females tend to lay later in the season than older females (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993) whereas small females lay earlier than large females (VAN BALEN 1973).

In the course of the breeding season, factors that are related to sea level such as vegetation development and thus food availability (caterpillar abundance) become present and may become important for the parameters CC and HD which start later in the breeding season. If they act as additional cues for the CC and the HD, this may result in a stronger effect of sea level on CC and HD than on LD.

2.5.2 Incubation period and nestling period

In contrast, IP and NP did not correlate with sea level. Furthermore, IP was not related to egg mass or clutch size (Table 2). Thus these parameters did not affect the incubation period in the study area. Furthermore, there were no interactions between the parameters.

The IP was defined as the period from the last egg that was laid until the first hatching. Therefore, any interruptions during the IP are not taken into account in these analyses. The incubation behaviour may affect the effective time that is needed for incubation. According to VAN BALEN (1973), in a colder environment and therefore in higher altitudes, the incubation is more continuous. The incubation is disrupted less often and the females consecutively are expected to need less time for incubation. A more continuous breeding in higher altitudes thus could explain that there are no differences in the IP between sea levels.

The nestling period did not correlate with sea level or with the other factors like body mass of the nestlings at day 15 (d15) or number of nestlings (Table 3) and there were no interactions between the parameters.

The hypothesis that NP is shorter in higher altitudes could not be confirmed with the results of this study. It was based on the assumption that the adults are able to increase the feeding rate in order to catch up with the delay due to later egg-laying and hatching. This is possible according to the findings of NAEF-DAENZER & KELLER (1999), who analysed the effect of prey density and size on the foraging performance of the adults and its consequences for growth and fledging mass of Great Tit nestlings. They showed a correlation between growth rate and fledging mass of the nestlings with rate of food delivery. In their study the time needed for foraging increases with decreasing prey biomass and a maximal foraging performance was reached when caterpillars were both, abundant and large. The data on the caterpillar frass show that fewer caterpillars were available in high altitudes and those available were also smaller in size. Regarding the results of NAEF-DAENZER & KELLER (1999) the nestling period would be even longer in higher altitudes. Food availability is less in higher altitudes but may be high enough for raising a brood. The ability to speed up the feeding rate might allow the adults to shorten the duration of the nestling period in higher altitudes to the same length of those in lower altitudes in order to catch up the delay. Furthermore it could be beneficial to shorten the nestling period as a prolonged nestling period can increase the probability of nest predation (KELLER & VAN NOORDWIJK 1994).

2.5.3 Condition of the nestlings related to sea level

The hypothesis that the body mass of the nestlings (d15), as a measure of their condition, decreases with increasing sea level could not be confirmed. The lower food availability in higher altitudes may be compensated with increasing delivery rates (NAEF-DAENZER & KELLER 1999). This could at least partly explain the lacking correlation, as it is assumed to be the case in the relation between the NP and the sea level. If Great Tit adults are able to compensate the lower food availability in higher altitudes with a higher delivery rate, the body mass of the nestlings will not differ between sea levels. Another explanation may be that food supply for the nestlings during the caterpillar peak was sufficient. If there are enough caterpillars available for rearing a brood in all three levels, no differences will show up in the body mass of the nestlings. It is also mentionable that the sample size of broods was very small and nests with nestlings that reached day 15 were scarce especially at the highest altitudinal level.

2.5.4 Caterpillar abundance

As food availability is a crucial factor in the timing of reproduction in Great Tits, the results regarding the reproduction parameters are assumed to be affected by caterpillar abundance. As the results show, caterpillars in higher altitudes are less numerous (Fig. 5) and smaller in size (Fig. 6). This is probably due to their inhibited development in colder environments (Brandt 1964). These results confirm the hypothesis that food availability for Great Tit nestlings decreases with increasing altitude in the study area. The results also show that the peak of caterpillar abundance occurs later at each altitudinal level (Fig. 7, Fig. 8 and Fig. 9) which also means a later peak of food availability for Great Tit nestlings.

The fact that caterpillars are smaller and also less numerous in higher altitudes forces the adults to search longer for each prey item (NAEF-DAENZER & KELLER 1999). Their response might be an increase of the feeding rate which enables Great Tit adults to compensate the smaller size and reduced abundance of their main nestling food. This is reflected in the fact that the nestling period in higher altitudes is not significantly longer than in lower altitudes and nestlings body mass does not differ between sea levels (see also 2.5.2 and 2.5.3).

It appears that there are no effects on the nestlings, but maybe there are effects on the adults. If adults are able to compensate effects like smaller prey size for the nestlings it is possible that their own condition is affected. As an increase of the feeding rate is energy-demanding (VISSER & LESSELLS 2001, GIENAPP & VISSER 2006), adults may have reduced chances for a successful reproduction in the next breeding season.

An interesting aspect is the fact that at the highest level C, where least nestling food in the form of caterpillars was available, many more aphids were abundant than at the lower levels A and B (HOFFMANN, unpubl. data). In general, the size of preferred prey items complies with the size of bird species. As the Great Tit is the largest of the tit species in Europe, very small prey items like aphids are only fed during the first nestling days, but generally play a minor role as nestling food (BEZZEL 1993, SVENNISON *et al.* 1999, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). Aphids are a more important part of the nestling food for the smaller coal tits (*Parus ater*, L. 1758) (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993).

2.5.5 Reproduction parameters related to caterpillar peak

The reproduction parameters LD, CC and HD as well as the caterpillar peak delayed with increasing altitude (2.4.1), what suggests that Great Tits are able to adapt their timing of reproduction according to the changing conditions that come along with different altitudes.

Taking the mean HD as a basis, the caterpillar peak is best matched by Great Tits breeding at level A, with nine days difference between HD and the peak. At the higher located levels B and C the difference is 11 days. As Great Tits initiate egg-laying much earlier in year than caterpillars are abundant as food for their nestlings they are responding to cues that occur earlier in the breeding season, like the pre-breeding temperature (WINKEL 1970, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993, VISSER *et al.* 2006, AHOLA *et al.* 2009, see also 2.4.1). To match the caterpillar peak exactly Great Tits need to be able to adapt their timing of breeding between the laying date and the hatching of the nestlings.

The fact that in 20 out of 52 nests hatching took place so that the caterpillar peak is matched at the highest food requirements of the nestlings (2.4.6) indicates that at least these were able to “fine-tune” the hatching date by delaying or speeding up their breeding after the laying date. Nevertheless the bigger part failed to match the peak. Mentionable in this context is the fact that independently of the sea level most of the nests that failed to match the second, relevant peak, were a few days too early. According to VAN NOORDWIJK *et al.* (1995) it is easier for Great Tits to delay their breeding than to speed it up once they started laying. Such a delay can be achieved by an interruption of laying for one or several days (WINKEL 1970). Furthermore incubation may start before clutch completion in order to start hatching earlier (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). In this case, nestlings would hatch more asynchronous what leads to reduced fledging success (LACK 1954, AMUNDSEN & SLAGSVOLD 1998). Furthermore the maximum food requirements of the nestlings would be spread over several days.

Relative to the caterpillar peak, it is beneficial to lay earlier rather than later (irrespective of the sea level). Earlier reproduction may also be a benefit because the juveniles have a prolonged period before winter (CRICK *et al.* 1997). Furthermore, the adults may try to have two broods in the breeding season. An earlier beginning of the first brood could increase the chances for a second brood.

Another mentionable aspect is the occurrence of not only one, but three peaks in the caterpillar abundance at all three levels during the study period (Fig. 7, Fig. 8 and Fig. 9). In other studies that were analyzing caterpillar abundance by frass fall, only one caterpillar peak

during the breeding season is mentioned (e.g. VISSER *et al.* 1998, 2004, 2006) whereas in the present study three peaks could be observed. The question whether these peaks are actually due to higher caterpillar abundance or to different species occurring during the breeding season cannot be answered conclusively. An explanation could be the occurrence of different caterpillar taxa during the course of the sampling period. NAEF-DAENZER and KELLER (1999) already reported a trimodal shape of the curves of caterpillar biomass in their study. They assumed these curves to reflect the development of three different taxa forming the largest proportion of prey biomass and assigned all three peaks to a certain caterpillar taxa. This might be the case in this study as well. This assumption is supported by findings of HOFFMANN (unpubl. data), who analysed caterpillar abundance directly from branch samples in the study area. He observed that a different species of caterpillar occurred at the end of the breeding season which would coincide with the last caterpillar peak at about day 70. To prove this assumption identification of the caterpillar species or at least the biological family would be necessary. However, if the peaks reflect the food availability for the nestlings, the peak that occurs later in the season (at about day 70) might be worth looking at regarding the period after fledging. As already pointed out, this peak is no longer relevant for nestlings, as nestling period is finished at this time. However, it may be important for the period after fledging if one bears in mind that the fledglings are still fed by the adults up to three weeks after they left the nest (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). This peak could be also important for the adults as after the long period of feeding their food requirements are high.

2.5.6 Caterpillar abundance related to ambient temperature

A very important aspect with regard to ambient temperature is the question about the presence and the availability of caterpillars. The three declines in temperature and frass mass at nearly the same time (Fig. 11) suggest that the caterpillars are directly affected by ambient temperature. This does not necessarily mean that fewer caterpillars are abundant. Regarding the influence of nestling food on Great Tit reproduction parameters, it is important to know the caterpillars that are actually available. It is not of interest whether caterpillars are present when they are not available as food for the nestlings.

As shown in Fig. 6, the size of the caterpillar frass droppings increased at the beginning of the sampling period and then remained at a relatively stable level. During the whole sampling period several declines occurred. An explanation for this phenomenon could be that the caterpillars were still abundant and available for the Great Tits, but they reduced their feeding

activity and were therefore producing less frass. It is possible that the caterpillars were seeking coverage during bad weather conditions and were therefore more difficult for the Great Tits to find. Furthermore, if the temperature declines were accompanied by rainfall, the caterpillars may have been washed off the leaves. If they dropped down, they had to relocate the host plant and climb up again (WAKISAKA *et al.* 1992, ZALUCKI *et al.* 2002). As during the breeding season the main foraging habitat of Great Tits is the canopy of trees (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993), caterpillars that fell down are probably not available as food.

Data that was collected about caterpillars directly on branches of the sampling trees (HOFFMANN, unpubl. Data) showed that the curves of frass and caterpillars are very similar. The peaks occur at the same time. The peak at day 50 occurred despite the temperature decline in both, the caterpillar frass samples and the samples of caterpillar branch samples. This strongly supports the assumption that caterpillars are not available for Great Tits during the decreases displayed in the curves of frass mass. Their availability is obviously not directly correlated to temperature. Considering this fact the amount of available food for the Great Tit nestlings is actually well reflected by the curves of caterpillar frass mass.

3 Methodenkritik

3.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet am Schöpfel bietet ein genügend großes Vorkommen an Kohlmeisen und einen Höhengradienten von knapp 400 Höhenmetern. Trotz des relativ geringen Gradienten ließen sich signifikante Veränderungen in den Reproduktionsparametern mit der Höhenlage zeigen, wie es erwartet wurde.

Die drei Untersuchungsflächen, auf denen die Netze zum Sammeln des Raupenkotes aufgestellt wurden, wurden in erster Linie nach dem Kriterium „Seehöhe“ ausgewählt. Für die Untersuchung war es besonders wichtig, Flächen zu wählen, die zwischen den einzelnen Stufen annähernd denselben Höhenunterschied aufweisen. Ein weiteres Kriterium war der Waldbestand. Um die Vergleichbarkeit der Flächen gewährleisten zu können, wurden Flächen mit demselben Waldtyp (Buchenaltbestand) ausgewählt. Die Flächen, die diese zwei Kriterien erfüllten, waren rar. Daher konnten weitere Kriterien, die eventuell das Ergebnis beeinflussen würden, nicht berücksichtigt werden. So spielen laut ZANG (1980) auch die Exposition der Flächen und die Pflanzendecke eine Rolle bei der Verzögerung der Reproduktion. Die untere Fläche befand sich an einem südwest-exponierten Hang, während sich die mittlere und die obere Fläche in einigermaßen ebenem Gelände befanden. Die oberste Fläche war zudem viel windexponierter als die anderen. Ebenso waren die Bäume der obersten Fläche kleiner als weiter unten, was jedoch auf die höhere Lage an sich zurückzuführen ist, und nicht durch die Auswahl des Gebietes hätte beeinflusst werden können.

3.2 Reproduktionsparameter

Bei einigen der Reproduktionsparameter war mit einer gewissen Ungenauigkeit zu rechnen. Das Schlupfdatum (HD) birgt insofern eine Ungenauigkeit in sich, als dass der Schlupf der Jungvögel nicht immer am selben Tag stattfindet, sondern sich oft über zwei oder mehrere Tage verteilt (sog. asynchrones Schlüpfen, WINKEL 1970 und GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993). Da bei der Nestlingszeit zwei Daten eine Rolle spielen (das Schlupfdatum sowie das Datum des Ausfliegens) gibt es zwei mögliche Quellen für Ungenauigkeiten. Da nicht alle Nistkästen jeden Tag kontrolliert wurden, ist das Datum des Ausfliegens nicht auf den Tag genau bekannt. Um diese Ungenauigkeit zu reduzieren wurden nur die Werte verwendet, bei denen das Datum des Ausfliegens auf mindestens zwei Tage genau bestimmt werden konnte (s. dazu auch Kap. 2.3.2).

Es zeigte sich, dass die Daten über die IP und NP sich innerhalb des Untersuchungsgebiets sehr wenig unterscheiden, unabhängig von der Höhenlage. Eventuell ist dies zumindest teilweise auf Ungenauigkeiten der Daten zurückzuführen. Zudem war auch hier die Stichprobe relativ gering. Da alle Reproduktionsparameter jedoch jeweils einheitlich mit derselben Definition errechnet wurden, wirken sich diese Ungenauigkeiten auf alle Analysen gleich aus und somit relativieren sich diese Fehler.

Um die Reproduktionsparameter direkt in Bezug zu der in der Umgebung vorhandenen Nahrung zu setzen, war zu Beginn der Untersuchung gedacht, nur Nistkästen mit in die Analysen (die Nahrung betreffend) einzubeziehen, die in der unmittelbaren Nähe der „Raupen-Flächen“ stehen. Da jedoch in unmittelbarer Nähe der Probeflächen nur sehr wenige Kästen vorhanden waren, und von diesen auch nicht alle mit Kohlmeisen belegt waren, wäre die Stichprobe viel zu gering ausgefallen, um signifikante Ergebnisse gewinnen zu können. Daher wurden alle Daten der brütenden Kohlmeisen im gesamten Gebiet mit einbezogen, obwohl sich die Bedingungen wie z. B. Nahrungsvorkommen eventuell unterscheiden.

Durch eine heterogene Auswahl der Probeflächen und mehrere Höhenstufen wären möglicherweise differenziertere Ergebnisse möglich gewesen. Um die Stichprobenzahl groß genug zu halten und die gestellten Hypothesen beantworten zu können, war es nötig, sich auf einige wenige Parameter zu beschränken. Mehr Probeflächen hätten zudem einen erheblich größeren Aufwand nach sich gezogen, angefangen von den Kosten für Material (wie z.B. Stangen und Netze) und den mit dem Sammeln und Auswerten der Proben verbundenen Zeitaufwand.

Bei der Zuordnung der Nistkästen zu den drei Stufen entsprechend ihrer Höhe ergab sich das Problem, dass Nistkästen, die sehr nahe beieinander liegen in verschiedene Kategorien eingestuft wurden, wenn sie direkt an der Grenze der Zuordnung lagen. So wurden Nistkästen die auf 618 m Seehöhe liegen zu Stufe A zugeordnet, während Nistkästen auf 619 m zu Stufe B zugeordnet. Es wurde kein Puffer zwischen die Zonen eingebaut, um die daraus resultierende Verringerung der Stichprobenanzahl zu vermeiden. Auch daher könnten eventuell Ungenauigkeiten in den Ergebnissen resultieren.

3.3 Raupenkot Proben

Die Methode den Raupenkot zu sammeln wurde von anderen Untersuchungen übernommen und scheint als geeignet, die Verfügbarkeit von Raupen als Nahrungsquelle in einem Gebiet zu bestimmen (ZANDT 1994, FISCHBACHER *et al.* 1998, VISSER *et al.* 1998, VISSER *et al.* 2006).

Da in meinem Fall der Schwerpunkt auf den Unterschieden zwischen den Flächen (A, B, C) und der Veränderung der Parameter mit der Seehöhe lag, war die absolute Zahl der Raupenbiomasse nicht relevant. Starke Regenfälle und Temperaturschwankungen könnten die Proben beeinflusst haben. Da jedoch immer in allen drei Stufen dieselben Witterungsverhältnisse herrschten, ergibt sich hinsichtlich der Vergleichbarkeit der drei Stufen auch hier kein Problem. Lediglich der Gesamtverlauf des Raupenvorkommens ist eventuell davon betroffen (s. Kap. 2.4.7 und Kap. 4)

Wie schon in Kapitel 2.5.4 erwähnt, konnte anhand der Kot-Pellets nicht auf die Familie oder Art des Schmetterlings geschlossen werden. Bei Untersuchungen der vorkommenden Raupen an den Ästen wurden lediglich zwei Arten identifiziert, es kamen jedoch neben diesen mit Sicherheit noch einige andere Arten im Gebiet vor. Die Annahme war, dass alle Kot-Pellets im Netz von Raupen stammen. Verwechslungen mit anderen Arten können daher nicht ausgeschlossen werden.

Weiterhin gilt in der Untersuchung die Annahme, dass Raupen der Hauptbestandteil der Nestlingsnahrung sind. Wird jedoch neben Raupen ein großer Anteil anderer Nahrung gefüttert, bzw. nimmt dieser Anteil mit der Brutsaison zu, müsste dies in den Ergebnissen berücksichtigt werden (s. Kap. 4). Die Erfassung aller möglichen Nahrungskomponenten und deren Anteile ist jedoch sehr aufwändig und daher kaum realisierbar.

4 Ausblick

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass die Phänologie der Reproduktionsparameter sich mit zunehmender Höhenlage zeitlich nach hinten verschiebt. Bei Legebeginn, Bebrütungsbeginn und Schlupf konnten signifikante Zusammenhänge festgestellt werden. Interessant wäre herauszufinden, welche weiteren Faktoren neben der Seehöhe die Reproduktion beeinflussen. In folgenden Untersuchungen könnten eventuell weitere Einflussfaktoren mit berücksichtigt werden, wie z.B. die Exposition und die Pflanzendecke der Probeflächen (s. auch Kap. 3.1). Die Größe und das Alter der adulten Kohlmeisen können offenbar Einfluss auf den Legebeginn haben (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993, VAN BALEN 1973 und s. Kap. 2.5.1).

Hinsichtlich der Dauer der Bebrütung und der Nestlingsperiode sowie der Kondition der Nestlinge fehlen jedoch signifikante Ergebnisse. Dies resultiert möglicherweise, wie im Kapitel Methodenkritik bereits erwähnt, aus der Stichprobenanzahl, die besonders in den hohen Lagen sehr gering ausfiel. Durch Maßnahmen, wie z. B. eine Erhöhung der Anzahl an Nistkästen im Gebiet würde die Stichprobe im Gebiet vermutlich nicht wesentlich erhöht, da diese jedenfalls zum Teil aus der Populationsdichte der Kohlmeise resultiert, und sich mit zunehmender Höhenlage verringert (ZANG 1980). Erhöhen ließe sich eventuell jedoch die Genauigkeit der Daten. Beispielsweise könnten mit Hilfe von Temperaturdaten direkt aus den Nistkästen der Zeitpunkt des Bebrütungsbeginns sowie die Bebrütungsdauer exakter bestimmt werden. Zudem könnte man Auskunft über die Kontinuität der Bebrütung erhalten, und daraus die effektive Bebrütungszeit errechnen (siehe dazu auch Kap.2.5.2).

Interessant wäre auch, den Einfluss der Witterung auf die Raupen genauer zu untersuchen. Die Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Außentemperatur das Vorkommen der Raupen beeinflusst. Durch starke Temperaturstürze und oder Regenfälle wird die Verfügbarkeit von Raupen als Nestlingsnahrung eventuell verringert. Die Vermutung ist, dass die Raupen zwar noch vorhanden sind, jedoch nicht verfügbar als Nestlingsnahrung, da sie sich verstecken oder von starken Regenfällen von ihren Wirtspflanzen gespült werden und diese erst wieder hochklettern müssen. Neben der unmittelbaren Auswirkung der Außentemperatur auf das Verhalten und Vorkommen der Raupen, wäre auch interessant herauszufinden, ob es wie in verschiedenen Studien beschrieben (siehe WINKEL 1970, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1993, VISSER *et al.* 2006, AHOLA *et al.* 2007), eine Zeitperiode gibt, die den Legebeginn mit beeinflusst. Dies könnte durch Datenreihen über mehrere Jahre untersucht werden.

Weiterhin ist, wie im Methodenteil beschrieben, die zugrunde liegende Annahme, dass Raupen der Hauptbestandteil der Nahrung der Nestlinge sind. Durch Video-Überwachung einiger Nistkästen könnte genauer ermittelt werden, was den Nestlingen verfüttert wird und wie groß der Anteil an Raupen in der Nestlingsnahrung tatsächlich ist und ob bzw. wie dieser Anteil sich im Laufe der Brutsaison ändert. Darüber hinaus könnten die Fütterungsgewohnheiten der Kohlmeisen in verschiedenen Höhenlagen beobachtet werden. So könnte herausgefunden werden, ob Kohlmeisen, wie vermutet (s. Kap.2.5.2), in höheren Lagen tatsächlich ihre Fütterungsrate erhöhen, um die geringere Nahrungsverfügbarkeit auszugleichen.

Es ergab sich in dieser Untersuchung kein signifikanter Zusammenhang von Nestlingsgewicht und Seehöhe. Sollte allerdings in kommenden Untersuchungen ein Zusammenhang festgestellt werden, könnte man dort ansetzen und den Reproduktionserfolg über mehrere Jahre beobachten. Das Nestlingsgewicht könnte Einfluss auf den Reproduktionserfolg im folgenden Jahr haben. Auch ein Einfluss auf die Adulten ist denkbar, da eine höhere Fütterungsrate einen erhöhten Energieaufwand bedeutet. (GIENAPP & VISSER 2006) Eventuell sind Adulte, die eine höhere Fütterungsrate aufweisen, im nächsten Jahr leichter und haben daher einen vergleichsweise geringeren Reproduktionserfolg. Dies ließe sich anhand von Wiederfängen von im Vorjahr vermessenen Nestlingen bestimmen. Auch hierfür wäre eine Studie über mehrere aufeinanderfolgende Jahre notwendig.

Es ist zu vermuten, dass bei den verschiedenen Reproduktionsparametern Variationen zwischen den Jahren vorkommen. So gab es im Jahr 2009 einen Zusammenhang zwischen Eimasse und Seehöhe (HILLE, pers. Comment.), im darauffolgenden Jahr jedoch nicht. Solche Variationen lassen sich nur durch die Untersuchung mehrerer aufeinanderfolgender Jahre erkennen. Auch hinsichtlich des Einflusses des Klimawandels wäre eine Langzeitstudie sinnvoll, da nur mit Daten über viele Jahre hinweg eventuelle Veränderungen und deren Auswirkungen auf die Reproduktion von insektivoren Vogelarten wie der Kohlmeise untersucht werden können.

5 Literatur

- AHOLA M. P., LAAKSONEN T., EEVA T. & LEHIKONEN E. 2007: Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. – *Journal of Animal Ecology* 76:1045-52.
- AHOLA M. P., LAAKSONEN T., EEVA T. & LEHIKONEN E. 2009: Great Tits lay increasingly smaller clutches than selected for: a study of climate- and density-related changes in reproductive traits. – *Journal of Animal Ecology* 78: 1298-1306.
- Alpine Biodiversity Project 2010 URL: <http://www.boku.ac.at/alpine_biodiversity/>
- AMUNDSEN T. & SLAGSVOLD T. 1998: Hatching asynchrony in great tits: a bet hedging strategy? – *Ecology* 79: 295-304.
- VAN ASCH M. & VISSER M. E 2007: Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52: 37-55.
- BADYAEV A. V. 1997: Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. – *Oecologia* 111: 365-374.
- BAIRLEIN F. 1996: *Ökologie der Vögel. Physiologische Ökologie – Populationsbiologie – Vogelmgemeinschaften – Naturschutz.* – Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. 149 pp.
- VAN BALEN J. H. 1973: A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. – *Ardea* 61: 1-93.
- BARBA E., GARCÍA D. M., GIL-DELGADO J. A. & LÓPEZ G. M. 1994: Moth abundance and breeding success in a Great Tit population where moths are the main nestling food. – *Ardea* 82: 329-334.
- BAUER Z., TRNKA M., BAUEROVÁ J., MOŽNÝ M., ŠTĚPÁNEK P., BARTOŠOVÁ L. & ŽALUD Z. 2010: Changing climate and the phonological response of Great Tit and collared flycatcher populations in floodplain forest ecosystems in Central Europe. – *International Journal of Biometeorology* 54: 99-111.
- BEZZEL E. 1993: *Kompendium der Vögel Mitteleuropas: Passeres - Singvögel.* – Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BEZZEL E. & PRINZINGER R. 1990: Ornithologie. - 2., neubearb. u. erw. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- BOTH C., ARTEMYEV A.V., BLAAUW B., COWIE R.J., DEKHUIZEN A.J., EEVA T., ENEMAR A., GUSTAFSSON L., IVANKINA E.V., JÄRVINEN A., METCALFE N.B., NYHOLM N.E.I., POTTI J. RAVUSSIN P.-A., SANZ J.J., SILVERIN B., SLATER F.M., SOKOLOV L.V., TÖRÖK J., WINKEL W., WRIGHT J., ZANG H., VISSER M.E.

- 2004: Large - scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. – *Proceedings of the Royal Society B* 271: 1657-1662.
- BOTH C., VAN ASCH M., BIJLSMA R. G., VAN DEN BURG A. B. & VISSER M. 2009: Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? – *Journal of Animal Ecology* 78: 73 – 83.
- BOTH C., BIJLSMA R. G. & VISSER M. E. 2005: Climatic effects on spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. – *Journal of Avian Biology* 36: 368-373.
- BRANDT H. 1964: *Schmetterlinge*. – Universitätsverlag, Carl Winter, Heidelberg.
- BUSE A., DURY S. J., WOODBURN R. J. W., PERRINS C. M. & GOOD J.E.G. 1999: Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pendunculate Oak, Winter moth and Tits. – *Functional Ecology* 13 (Suppl. 1): 74-82.
- ESTÓK P., ZSEBŐK S. & SIEMERS B.M. 2010: Great Tits search for, capture, kill and eat hibernating bats. – *Biology Letters* 6: 59–62.
- FISCHBACHER M., NAEF-DAENZER B. & NAEF-DAENZER L. 1998: Estimating caterpillar density on trees by collection of frass dropping. – *Ardea* 86: 121-129.
- FITTER A. H., FITTER R. S. R., HARRIS I. T. B. & WILLIAMSON M. H. 1995: Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in Central England. – *Functional Ecology* 9: 55-60.
- FOWLER J., COHEN L. and JARVIS P. 1998: *Practical statistics for field biology*. – John Wiley & Sons, New York, 259 pp.
- GIENAPP P. and VISSER M. E. 2006: Possible fitness consequences of experimentally advanced laying dates in Great Tits: differences between populations in different habitats. – *Functional Ecology* 20: 180 – 185.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U.N. 1993 (HRSG.): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 13. Passeriformes. Teil 4.
- KELLER L. F. & VAN NOORDWIJK A. J. 1994: Effects of local environmental conditions on nestling growth in the Great Tit (*Parus major* L.) – *Ardea* 82: 349-362.
- LACK D. 1954: The natural regulation of animal numbers. – Oxford University Press, Oxford.
- LANDSBOROUGH-THOMSON A. 1950: Factors determining the breeding seasons of birds: an introductory review – *The Ibis* 92: 173-184.
- MENZEL A. 2000: Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. – *International Journal of Biometeorology*. 44: 76-81.

- MYNENI R. B., KEELING C. D., TUCKER C. J., ASRAR G. & NEMANI R. R. 1997: Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. – *Nature* 386: 698–702.
- NAEF-DAENZER B. & KELLER L. F. 1999: The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. – *Journal of Animal Ecology* 68: 708-718.
- NAEF-DAENZER L., NAEF-DAENZER B. & NAGER R. G. 2000: Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. – *Journal of Avian Biology* 31: 206-214.
- VAN NOORDWIJK A.J., MCCLEERY R.H. & PERRINS C.M. 1995: Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. – *Journal of Animal Ecology* 64: 451-458.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011: R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- ROOT T. L., PRICE J. T., HALL K. R., SCHNEIDER S. H., ROSENZWEIG C. & POUNDS J. A. 2003: Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – *Nature* 421: 57-60.
- SVENSSON L., GRANT P. J., MULLARNEY K., ZETTERSTRÖM D. 1999: *Der neue Kosmos-Vogelführer - Alle Arten Europas, Nordafrikas und Vorderasiens*. – Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co., Stuttgart. 1999.
- TINBERGEN L. 1960: The natural control of insects in pinewoods, 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 13: 265 - 343.
- TINBERGEN J. M. & DIETZ M. W. 1994: Parental energy expenditure during brood rearing in the Great Tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. – *Functional Ecology* 8: 563-572.
- VISSER M.E., ADRIAENSEN F., VAN BALEN, J.H., BLONDEL J., DHONDT A.A., VAN DONGEN S., DU FEU C., IVANKINA E.V., KERIMOV A.B., DE LAET J., MATTHYSEN E., MCCLEERY R., ORELL M., & THOMSON D.L. 2003: Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. – *Proceedings of the Royal Society B* 270: 367 - 372.
- VISSER M. E., BOTH C. & LAMBRECHTS M. M. 2004: Global climate change leads to mistimed avian reproduction. – *Advances in Ecological Research* 35: 89-110.
- VISSER M.E., HOLLEMANN L.J.M. & GIENAPP P. 2006: Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. – *Oecologia* 147: 164 - 172.

- VISSER M. E. & LESSELLS C. M. 2001: The costs of egg production and incubation in Great Tits (*Parus major*). – *Proceedings of the Royal Society B* 268: 1271-1277.
- VISSER M. E., VAN NOORDWIJK A. J., TINBERGEN J. M. & LESSELLS C. M. 1998: Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). – *Proceedings of the Royal Society B* 265: 1867-1870.
- WAKISAKA, S., TSUKUDA, R. and NAKASUJI, F. 1992: Effects of Natural Enemies, Rainfall, Temperature and Host Plants on Survival and Reproduction of the Diamondback Moth and Other Crucifer Pests. In: "*Diamondback Moth and Other Crucifer Pests: Proceedings of the Second International Workshop*". (Ed): Talekar, N. S., Shanhu, Taiwan, pp. 16-36.
- WINKEL W. 1970: Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*). Über Legeperiode, Eigröße, Brutdauer, Nestlingsentwicklung und Reaktion bei Veränderung der Eizahl. – *Journal of Ornithology* 111: 154 –174.
- ZALUCKI M.P., CLARKE A.R. & MALCOLM S.B. 2002: Ecology and behaviour of first instar larval Lepidoptera. – *Annual Review of Entomology* 47: 361-393.
- ZANDT H.S. 1994: A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. – *Oecologia* 97: 399-406.
- ZANG H. 1980: Der Einfluss der Höhenlage auf Siedlungsdichte und Brutbiologie höhlenbrütender Singvögel im Harz. – *Journal of Ornithology*. 121: 371-386.

6 Appendix

Appendix I: Tabelle der Brutdaten

Appendix II: Tabelle der Raupenkot-Proben

Appendix III: Tabelle der Außentemperaturen

Appendix IV: Karte des Untersuchungsgebietes

Appendix V: Fotos

Anhang I: Brutdaten der von Kohlmeisen belegten Nistkästen im Untersuchungsgebiet. Box = Nummer des Nistkastens; sea level = Meter über Normalnull; LD (Laying date) = Legebeginn; Day 1 = julianisches Datum (1. April 2010) des Legebeginns; CS (Clutchsize) = Gelegegröße; CC (clutch completion) = Bebrütungsbeginn; Egglength = Mittelwert der Länge aller Eier des Geleges in mm; Diameter = Mittelwert des Durchmessers aller Eier des Geleges in mm; Eggsize (Egglength/Diameter) = Eigröße: Verhältnis der Eilänge zum Eidurchmesser; IP (Incubation period) = Dauer der Bebrütung in Tagen; HD (Hatch date) = Schlupfdatum des ersten Jungvogels; hatched = Anzahl der geschlüpften Jungvögel; Fledge date = Datum des Ausfliegens des letzten Jungvogels; fledged = Anzahl der ausgeflogenen Jungvögel; d15 = Mittelwert des Gewichtes aller Jungvögel im Nest in g; accuracy = Genauigkeit der NP; NP (Nestling period) = Dauer der Nestlingszeit (Datum vom Schlupfes bis zum Ausfliegen); Status: tot = Jungvögel tot gefunden, d = verlassen, p = Nesträuber; Ersatz- /Zweitbrut: 1 = Ja.

Box	sea level	level	LD	Day 1 = 1.4	CS	CC	Egg length	Dia meter	Egg size	IP	HD	Day 1 = 1.4	hatched	Fledge date	Day 1 = 1.4	fledged	d15	accuracy	NP	Status	Ersatz - /Zweitbrut
186	554	A	09.04.2010	9	10	18	16,9	13,3	1,27	17	06.05.2010	36	6	25.05.2010	55	5	14,6	2	19		
167	541	A	12.04.2010	12	10	21	17,5	12,8	1,37	16	07.05.2010	37	7	24.05.2010	54	7	17,1	1	17		
53	579	A	13.04.2010	13	10	22	17,9	13,5	1,33	15	07.05.2010	37	9							tot	
41	552	A	15.04.2010	15	7	21	17,8	13,3	1,34	11	02.05.2010	32	4							tot	
46	556	A	16.04.2010	16	10	25	17,0	13,2	1,29	?										d	
201	614	A	16.04.2010	16	10	28	17,4	13,1	1,33	12	10.05.2010	40	6	28.05.2010	58	6	16,9	1	18		
48	559	A	17.04.2010	17	9	25	17,2	12,9	1,33	?										d	
20	621	B	18.04.2010	18	10	27	17,2	13,2	1,30	13	10.05.2010	40	8							p	
24	616	A	18.04.2010	18	9	26	18,0	13,2	1,36	14	10.05.2010	40	8							d	
47	565	A	18.04.2010	18	10	27	17,6	13,3	1,32	13	09.05.2010	39	10	29.05.2010	59	1	12,8	2	20		
104	658	B	18.04.2010	18	14	31	17,6	13,0	1,35	12	13.05.2010	43	10	01.06.2010	62	5	16,9	1	19		
52	568	A	19.04.2010	19	7	26	17,5	13,3	1,32	14	09.05.2010	39	7							p	
72	644	B	19.04.2010	19	9	27	17,1	13,0	1,32	?										d	
75	696	B	19.04.2010	19	8	28	17,8	13,4	1,33	13	11.05.2010	41	8	29.05.2010	59	3	18,0	2	18		
129	657	B	19.04.2010	19	8		18,9	13,8	1,37	14	09.05.2010	39	8	29.05.2010	59	8	17,8	2	20		
29	630	B	20.04.2010	20	7	28	17,4	13,4	1,30	11	09.05.2010	39	6	31.05.2010	61	4	18,5	2	22		
69	571	A	20.04.2010	20	7	26	18,2	13,1	1,39	13	09.05.2010	39	7							p	
141	535	A	20.04.2010	20	13	32	17,7	13,6	1,30	13	15.05.2010	45	13	04.06.2010	65	11	17,6	1	20		
142	553	A	20.04.2010	20	8	27	17,5	13,2	1,33	13	10.05.2010	40	6	27.05.2010	57	6		1	17		
144	573	A	20.04.2010	20	6	25	17,3	12,9	1,34	15	10.05.2010	40	5							d	
148	621	B	20.04.2010	20	9	28	18,4	13,6	1,35	12	10.05.2010	40	9	01.06.2010	62	7	18,3	2	22		
35	658	B	21.04.2010	21	10	32	18,0	13,8	1,30	14	17.05.2010	47	10	04.06.2010	65	5	17,1	1	18		
92	679	B	21.04.2010	21	12	32	16,7	13,5	1,24	13	15.05.2010	45	12							d	
106	661	B	21.04.2010	21	9	29	17,2	13,2	1,30	13	12.05.2010	42	9							p/d	

140	559	A	21.04.2010	21	8	28	17,6	13,2	1,33	12	10.05.2010	40	8	27.05.2010	57	7	18,0	2	17	tot,d
146	590	A	21.04.2010	21	8	28	17,8	13,2	1,35	13	10.05.2010	40	8							
34	665	B	22.04.2010	22	10	31	18,1	13,0	1,39	11	12.05.2010	42	9	01.06.2010	62	8	14,9	1	20	
71	631	B	22.04.2010	22	11	32	17,6	13,4	1,31	15	17.05.2010	47	9	06.06.2010	67	6	16,8	2	20	
165	602	A	22.04.2010	22	11	32	17,9	13,1	1,37	12	14.05.2010	44	11							p
64	541	A	23.04.2010	23	10	32	17,7	14,0	1,26	14	16.05.2010	46	7							d
95	660	B	23.04.2010	23	9	31	17,3	12,8	1,35	13	14.05.2010	44	9							p
99	534	A	23.04.2010	23	10	32	18,3	13,9	1,32	13	15.05.2010	45	10							d
114	677	B	23.04.2010	23	10	32	17,8	13,8	1,29	11	13.05.2010	43	9							p
145	568	A	23.04.2010	23	8	30	17,6	13,5	1,30	13	13.05.2010	43	7							d
153	713	B	23.04.2010	23	10	32	18,4	13,6	1,35	?										d
159	575	A	23.04.2010	23	11	33	18,3	13,8	1,33	?										d
164	603	A	23.04.2010	23	11	33	17,6	13,5	1,30	13	16.05.2010	46	11							p
179	651	B	23.04.2010	23	10	32	17,5	13,7	1,28	?										p
235	787	C	23.04.2010	23	10	32	16,4	13,1	1,25	13	15.05.2010	45	10				14,2			tot
89	639	B	24.04.2010	24	10	33	17,3	13,8	1,25	12	15.05.2010	45	10							p
189	605	A	24.04.2010	24	9	32	17,1	13,4	1,28	?										d
246	818	C	24.04.2010	24	9	32	17,8	13,0	1,37	14	16.05.2010	46	7	04.06.2010	65	3	15,6	1	19	
247	825	C	24.04.2010	24	11	35	17,8	13,5	1,32	?										d
50	552	A	25.04.2010	25	10		17,2	13,2	1,30	?										d
91	677	B	25.04.2010	25	8	32	17,8	13,1	1,36	12	14.05.2010	44	7	03.06.2010	64	7	17,3	2	20	
110	678	B	25.04.2010	25	10	35	17,8	14,0	1,27	13	18.05.2010	48	10							p
131	737	B	25.04.2010	25	10	34	18,0	13,6	1,32	14	18.05.2010	48	9	06.06.2010	67	3	15,8	2	19	
136	633	B	25.04.2010	25	9	34	17,8	13,1	1,36	16	20.05.2010	50	8	09.06.2010	70	5	14,6	1	20	
194	488	A	15.04.2010	25	9	23	17,0	13,0	1,31	15	08.05.2010	38	8	28.05.2010	58	8	17,1	2	20	
200	600	A	25.04.2010	25	12	36	17,4	13,8	1,26	12	18.05.2010	48	12	04.06.2010	65	8	14,1	1	17	
253	710	B	25.04.2010	25	8		17,9	13,7	1,31	?										d
112	681	B	26.04.2010	26	7	34	16,8	13,2	1,27	?										d
125	709	B	26.04.2010	26	10	35	17,9	13,0	1,38	13	18.05.2010	48	7	04.06.2010	65	6	13,7	2	17	
128	673	B	26.04.2010	26	10	37	18,3	13,4	1,37	?										d

130	749	C	26.04.2010	26	9	34	17,6	13,5	1,30	13	18.05.2010	48	9	06.06.2010	67	2	14,9	3	19	p tot	1
176	654	B	26.04.2010	26	8	33	19,0	13,6	1,40	12	15.05.2010	45	6	04.06.2010	65	4	18,4	1	20		
33	635	B	28.04.2010	28	8	35	17,4	13,3	1,31	14	19.05.2010	49	6								
135	681	B	28.04.2010	28	11	38	17,6	13,0	1,35	12	20.05.2010	50	10								
238	729	B	28.04.2010	28	9	36	17,3	13,5	1,28	12	18.05.2010	48	8	09.06.2010	70	2	14,3	1	22	d	1
240	780	C	28.04.2010	28	9	36	17,1	12,8	1,34	12	18.05.2010	48	9	04.06.2010	65	2	14,6	1	17		
63	536	A	29.04.2010	29	6	34	18,1	13,7	1,32	13	17.05.2010	47									
219	825	C	30.04.2010	30	11	41	19,7	14,2	1,39	12	23.05.2010	53	10	09.06.2010	70	1	18,0	1	17		
170	644	B	02.05.2010	32	9	41	18,7	13,2	1,42	12	23.05.2010	53	8	09.06.2010	70	5	18,4	1	17	p p p	1
36	660	B	03.05.2010	33	9	41	17,5	13,4	1,31	12	23.05.2010	53	6								
132	737	B	07.05.2010	37	9	45	17,5	13,7	1,28	?											
49	550	A	11.05.2010	41						?											
149	717	B	12.05.2010	42	9	50				14	03.06.2010	64	4							d d p p	1
115	671	B	19.05.2010	49	7					12	06.06.2010	67	5	22.06.2010	83	2		1	16		
59	621	B	22.05.2010	52	10	61				13	13.06.2010	74	2	29.06.2010	90	2	19,3	1	16		
253	710	B	23.05.2010	53	9	61				11	11.06.2010	72	8								
144	573	A	24.05.2010	54	6	59				14	12.06.2010	73	5							p p p d	1
33	635	B	26.05.2010	56	6					?	13.06.2010	74	5								
51	570	A	26.05.2010	56	9	64				12	15.06.2010	76	6								
175	660	B	26.05.2010	56						?											
146	590	A	28.05.2010	58						?										p d p p	1
150	825	C	29.05.2010	59						?											
147	611	A	30.05.2010	60	6	66				11	16.06.2010	77	6	04.07.2010	95	5	16,5	1	18		
72	644	B	31.05.2010	61	8	68				11	18.06.2010	79	5				17,3				
113	681	B	31.05.2010	61						?										p p p d	1
142	553	A	31.05.2010	61	6	67				?											
29	630	B	04.06.2010	65	7	71				12	22.06.2010	83	7								
40	670	B	05.06.2010	66	7	72				12	23.06.2010	84	6	13.07.2010	104	3	18,8	2	20		

242	806	C	08.06.2010	69	8	76				11	26.06.2010	87	7						p	
75	696	B	09.06.2010	70	6	75				12	26.06.2010	87	5						p	1
188	589	A	10.06.2010	71	8	78				?									p	
112	681	B	11.06.2010	72	6	77				12	28.06.2010	89	1						p/d	
18	613	A	?		8					?	01.06.2010	62	6			16,3			p?	1
34	665	B	?		6					?	28.06.2010	89	6	15.07.2010	106	2	15,3	1	17	1
49	550	A	?							?									p	
86	657	B	?							?									p	1
92	679	B	?		8					?	12.06.2010	73	8						p	1
94	669	B	?		5					?	01.07.2010	92							d	
114	677	B	?		6					?									p	
124	748	B	?		7					?	27.06.2010	88	7						p	
129	657	B	?							?	02.07.2010	93	5						p	1
139	573	A	?		8					?	26.06.2010	87	8	15.07.2010	106	7	17,1	2	19	
140	559	A	?		5					?	28.06.2010	89	5	19.07.2010	110	4	15,2	3	21	1
148	621	B	?		7					?	28.06.2010	89	7	19.07.2010	110	4	16,9	3	21	1
152	750	C	?		7					?	08.07.2010	99	5						d	
170	644	B	?		8					?	01.07.2010	92	7						d	
194	488	A	?		5					?	26.06.2010	87	4	15.07.2010	106	3	17,9	2	19	1
202	646	B	?		9					?	01.06.2010	62	5						tot, d	1
221	845	C	?		9					?	01.07.2010	92	9						p	1
238	729	B	?		8					?	01.07.2010	92	5	19.07.2010	110	4	17,5	3	18	1

Anhang II: Daten der Raupenkot-Proben. Alle Mengen sind in Gramm angegeben. Tag 1 = 1. April 2010; Level: A = 560 m a.s.l., B = 690 m a.s.l. , C = 880 m a.s.l.; $\emptyset$ Stufe/Datum = Mittelwert der Summe pro Baum; Σ /Stufe = Summe frass pro Stufe; MW($\emptyset$ Baum) = Mittelwert der Mittelwerte aller Bäume pro Stufe.

Tag	Level	$\emptyset$ Stufe/Datum	Σ /Stufe	MW($\emptyset$ Baum)
29	A	0,0027	0,0216	0,0014
	B	0,0027	0,0215	0,0013
	C	0,0002	0,0017	0,0001
32	A	0,0057	0,0453	0,0028
	B	0,0052	0,0415	0,0026
	C	0,0008	0,0066	0,0004
35	A	0,0025	0,0196	0,0012
	B	0,0011	0,0089	0,0006
	C	0,0000	0,0003	0,0000
38	A	0,0084	0,0668	0,0042
	B	0,0068	0,0542	0,0034
	C	0,0029	0,0233	0,0015
41	A	0,0124	0,0995	0,0062
	B	0,0128	0,1022	0,0064
	C	0,0065	0,0518	0,0032
44	A	0,0087	0,0696	0,0044
	B	0,0064	0,0510	0,0032
	C	0,0018	0,0144	0,0009
47	A	0,0066	0,0530	0,0033
	B	0,0062	0,0495	0,0031
	C	0,0015	0,0118	0,0007
50	A	0,0117	0,0934	0,0058
	B	0,0044	0,0350	0,0022
	C	0,0007	0,0057	0,0004
53	A	0,0035	0,0279	0,0017
	B	0,0041	0,0331	0,0021
	C	0,0021	0,0169	0,0011
56	A	0,0115	0,0922	0,0058
	B	0,0119	0,0948	0,0059
	C	0,0052	0,0415	0,0026
59	A	0,0081	0,0644	0,0040
	B	0,0075	0,0599	0,0037
	C	0,0053	0,0425	0,0027
62	A	0,0072	0,0574	0,0036
	B	0,0037	0,0292	0,0018
	C	0,0018	0,0147	0,0009
65	A	0,0026	0,0210	0,0013
	B	0,0012	0,0099	0,0006
	C	0,0011	0,0091	0,0006
68	A	0,0148	0,1183	0,0074
	B	0,0125	0,1000	0,0063
	C	0,0094	0,0753	0,0047
71	A	0,0161	0,1287	0,0080
	B	0,0122	0,0976	0,0061

	C	0,0113	0,0901	0,0056
74	A	0,0095	0,0763	0,0048
	B	0,0073	0,0581	0,0036
	C	0,0049	0,0395	0,0025
77	A	0,0036	0,0291	0,0018
	B	0,0027	0,0212	0,0013
	C	0,0021	0,0167	0,0010
80	A	0,0054	0,0429	0,0027
	B	0,0033	0,0261	0,0016
	C	0,0012	0,0099	0,0006
83	A	0,0014	0,0113	0,0007
	B	0,0009	0,0072	0,0005
	C	0,0003	0,0027	0,0002

Anhang III: Daten der Außentemperatur in den drei Stufen A, B und C. Mittelwert der stündlich gemessenen Temperaturen des jeweiligen Tages in ° C.

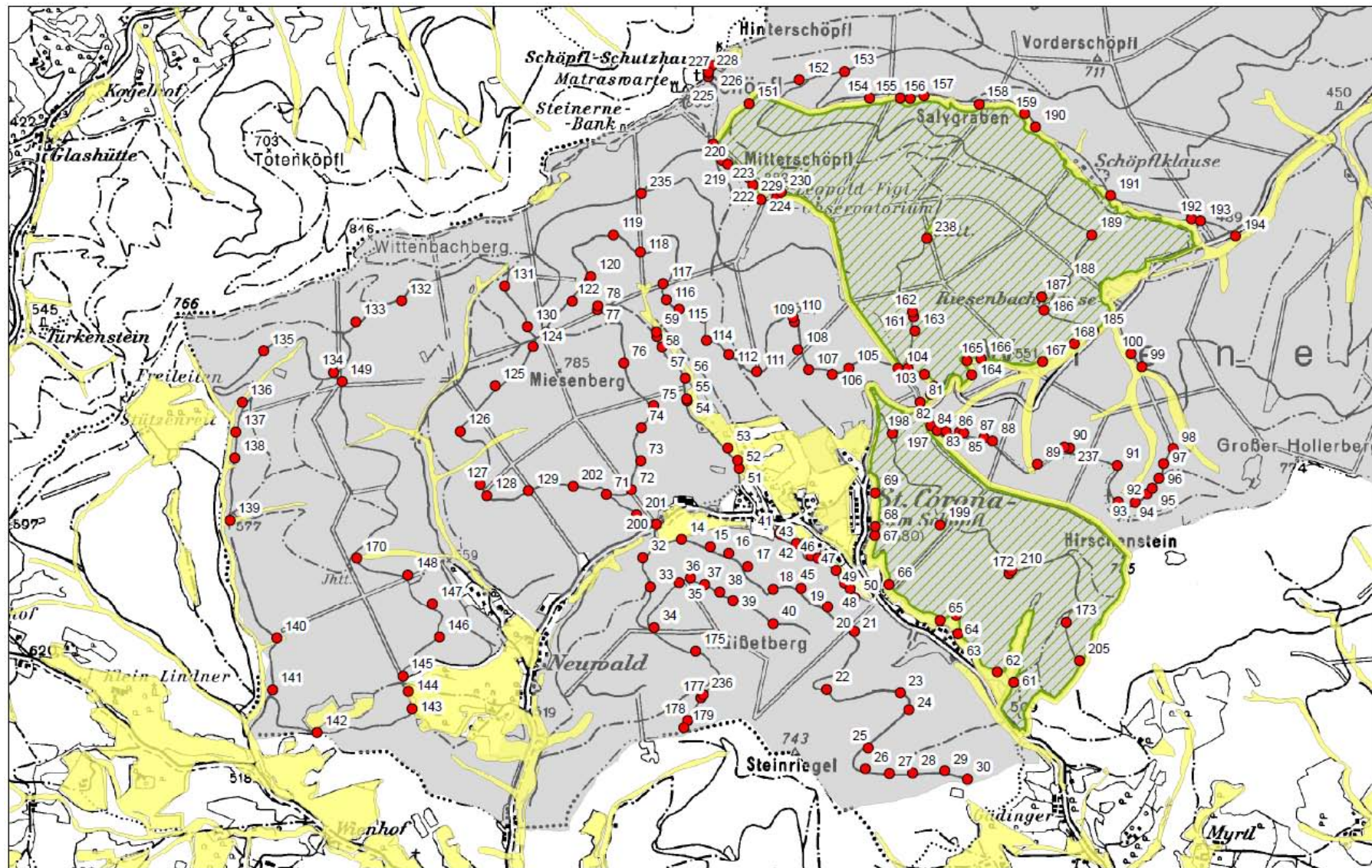
Datum	A	B	C
01.02.2010	-4,02	-4,74	-5,95
02.02.2010	-2,58	-3,67	-4,49
03.02.2010	-0,19	0,06	-0,43
04.02.2010	0,12	-0,26	-1,05
05.02.2010	0,33	-0,28	-1,12
06.02.2010	-0,57	-1,54	-2,96
07.02.2010	-4,63	-6,50	-7,65
08.02.2010	-5,99	-7,55	-8,65
09.02.2010	-5,89	-7,24	-8,36
10.02.2010	-4,95	-6,13	-7,23
11.02.2010	-5,01	-6,38	-7,69
12.02.2010	-4,72	-6,02	-7,29
13.02.2010	-4,23	-5,41	-6,94
14.02.2010	-3,96	-5,37	-6,64
15.02.2010	-4,02	-5,18	-6,16
16.02.2010	-3,52	-5,27	-5,70
17.02.2010	0,16	-1,33	-1,54
18.02.2010	0,54	0,75	0,14
19.02.2010	1,10	1,75	2,02
20.02.2010	0,85	-0,36	-1,64
21.02.2010	0,64	-0,38	-0,49
22.02.2010	0,43	2,27	4,11
23.02.2010	0,98	3,36	5,95
24.02.2010	2,88	4,60	5,93
25.02.2010	3,76	4,45	5,62
26.02.2010	2,57	3,34	3,82
27.02.2010	4,58	3,07	3,09
28.02.2010	3,55	4,18	5,51
01.03.2010	6,88	5,12	5,34
02.03.2010	3,66	2,40	1,64
03.03.2010	2,17	0,29	-0,32
04.03.2010	0,73	-0,64	-2,04
05.03.2010	-2,18	-4,01	-5,07
06.03.2010	-2,91	-4,49	-5,95
07.03.2010	-4,25	-6,69	-7,73
08.03.2010	-5,87	-7,18	-8,03
09.03.2010	-4,42	-6,19	-6,90
10.03.2010	-3,75	-4,22	-5,41
11.03.2010	-1,76	-2,94	-3,98
12.03.2010	-0,78	-2,19	-3,63
13.03.2010	0,71	-0,74	-2,14
14.03.2010	1,77	0,47	-1,01
15.03.2010	0,56	-0,41	-1,95
16.03.2010	1,02	0,31	-0,64
17.03.2010	1,40	0,85	0,39
18.03.2010	3,86	5,14	6,56
19.03.2010	6,37	7,92	10,21
20.03.2010	8,98	9,05	12,24
21.03.2010	10,85	9,80	10,90
22.03.2010	9,76	8,34	7,81
23.03.2010	8,42	8,90	9,00
24.03.2010	10,68	11,08	10,38

25.03.2010	13,14	12,31	11,28
26.03.2010	12,70	13,58	13,32
27.03.2010	9,22	8,17	7,06
28.03.2010	7,59	6,50	5,37
29.03.2010	10,41	10,49	9,42
30.03.2010	12,60	13,63	12,70
31.03.2010	7,32	6,15	5,09
01.04.2010	7,52	7,23	5,89
02.04.2010	3,97	2,88	1,33
03.04.2010	7,40	7,65	6,79
04.04.2010	9,82	10,10	9,61
05.04.2010	5,56	4,37	3,36
06.04.2010	6,50	5,37	4,09
07.04.2010	6,52	6,60	5,85
08.04.2010	9,67	10,64	9,75
09.04.2010	10,64	10,43	9,82
10.04.2010	7,25	5,66	4,34
11.04.2010	4,03	2,09	1,20
12.04.2010	3,41	1,90	0,77
13.04.2010	5,64	5,12	4,34
14.04.2010	5,85	4,87	4,17
15.04.2010	5,75	4,74	3,80
16.04.2010	7,94	7,36	6,12
17.04.2010	7,40	6,73	5,62
18.04.2010	8,25	8,45	7,77
19.04.2010	11,26	11,10	10,50
20.04.2010	12,29	12,56	12,03
21.04.2010	11,64	10,70	8,83
22.04.2010	8,38	7,13	5,95
23.04.2010	6,25	6,06	5,49
24.04.2010	10,55	10,03	9,34
25.04.2010	13,50	14,31	13,66
26.04.2010	14,00	14,48	13,47
27.04.2010	13,21	12,60	11,61
28.04.2010	11,70	11,10	10,71
29.04.2010	14,04	15,21	14,87
30.04.2010	16,90	18,68	18,85
01.05.2010	16,38	15,09	14,54
02.05.2010	13,48	11,85	11,19
03.05.2010	11,37	10,24	8,96
04.05.2010	11,56	10,58	9,94
05.05.2010	9,09	7,94	7,46
06.05.2010	11,83	11,43	11,24
07.05.2010	10,55	9,97	8,92
08.05.2010	10,64	10,18	9,15
09.05.2010	12,52	11,69	10,96
10.05.2010	12,77	12,33	11,84
11.05.2010	14,29	14,02	13,60
12.05.2010	13,02	11,58	10,82
13.05.2010	11,47	11,14	11,13
14.05.2010	9,76	8,68	7,77
15.05.2010	7,55	6,77	5,70
16.05.2010	5,71	4,68	3,92
17.05.2010	9,07	8,11	6,81
18.05.2010	8,82	7,25	5,89
19.05.2010	8,24	6,75	5,22

20.05.2010	7,84	6,25	5,26
21.05.2010	10,26	9,39	8,75
22.05.2010	12,04	11,31	10,63
23.05.2010	12,96	12,67	11,84
24.05.2010	15,54	15,21	15,37
25.05.2010	16,13	15,17	15,41
26.05.2010	16,09	15,74	15,70
27.05.2010	13,92	12,94	12,47
28.05.2010	14,88	14,05	13,62
29.05.2010	14,73	13,67	12,57
30.05.2010	13,81	12,81	12,30
31.05.2010	10,35	8,89	7,39
01.06.2010	9,55	8,05	7,23
02.06.2010	9,28	8,49	7,73
03.06.2010	11,22	10,66	9,71
04.06.2010	12,52	11,79	11,24
05.06.2010	13,69	14,19	14,43
06.06.2010	16,13	17,03	17,81
07.06.2010	18,42	18,41	17,83
08.06.2010	19,74	19,68	19,58
09.06.2010	20,57	21,08	21,06
10.06.2010	20,20	21,60	22,42
11.06.2010	20,72	23,18	24,44
12.06.2010	21,26	21,49	20,94
13.06.2010	17,94	16,76	15,83
14.06.2010	15,77	14,53	13,58
15.06.2010	14,71	13,79	12,93
16.06.2010	13,02	11,92	11,40
17.06.2010	14,12	13,40	12,80
18.06.2010	15,48	15,15	13,99
19.06.2010	13,00	11,77	10,97
20.06.2010	10,99	9,66	8,81
21.06.2010	9,80	8,89	8,21
22.06.2010	12,10	11,12	10,11
23.06.2010	14,10	13,31	12,13
24.06.2010	14,73	13,42	12,84
25.06.2010	17,05	15,47	14,70
26.06.2010	17,13	16,11	15,24
27.06.2010	16,92	16,51	16,39
28.06.2010	16,15	16,36	16,25
29.06.2010	18,24	18,53	18,54
30.06.2010	19,26	19,76	20,02
01.07.2010	19,92	20,16	20,25
02.07.2010	19,82	20,53	21,00
03.07.2010	20,55	21,18	21,61
04.07.2010	19,11	19,55	19,85
05.07.2010	20,76	19,72	18,73
06.07.2010	16,46	15,15	14,74
07.07.2010	15,00	13,67	12,89
08.07.2010	15,06	15,44	16,18
09.07.2010	17,34	18,55	19,54
10.07.2010	19,26	20,74	21,46
11.07.2010	20,92	22,64	23,48
12.07.2010	21,66	23,14	23,98
13.07.2010	22,38	22,41	22,40
14.07.2010	22,18	23,29	24,04

15.07.2010	23,39	23,81	23,61
16.07.2010	23,55	23,62	23,29
17.07.2010	22,84	22,60	22,13
18.07.2010	15,25	14,09	13,35
19.07.2010	15,29	14,32	13,03
20.07.2010	14,20	17,15	13,28

Anhang IV: Karte des Untersuchungsgebietes innerhalb des Forstreviers Schöpflgitter mit Zonierung des Biosphärenparks Wienerwald (s. Legende).



Karte erstellt am 20.12.2011 von:  **ÖBf** ÖSTERREICHISCHE BUNDESFORSTE AG

 Pflegezone  Kernzone  Nistkästen

0 0.5 1 2 km 

Anhang V: Fotos



Netze zum Sammeln der Raupenkot-Proben



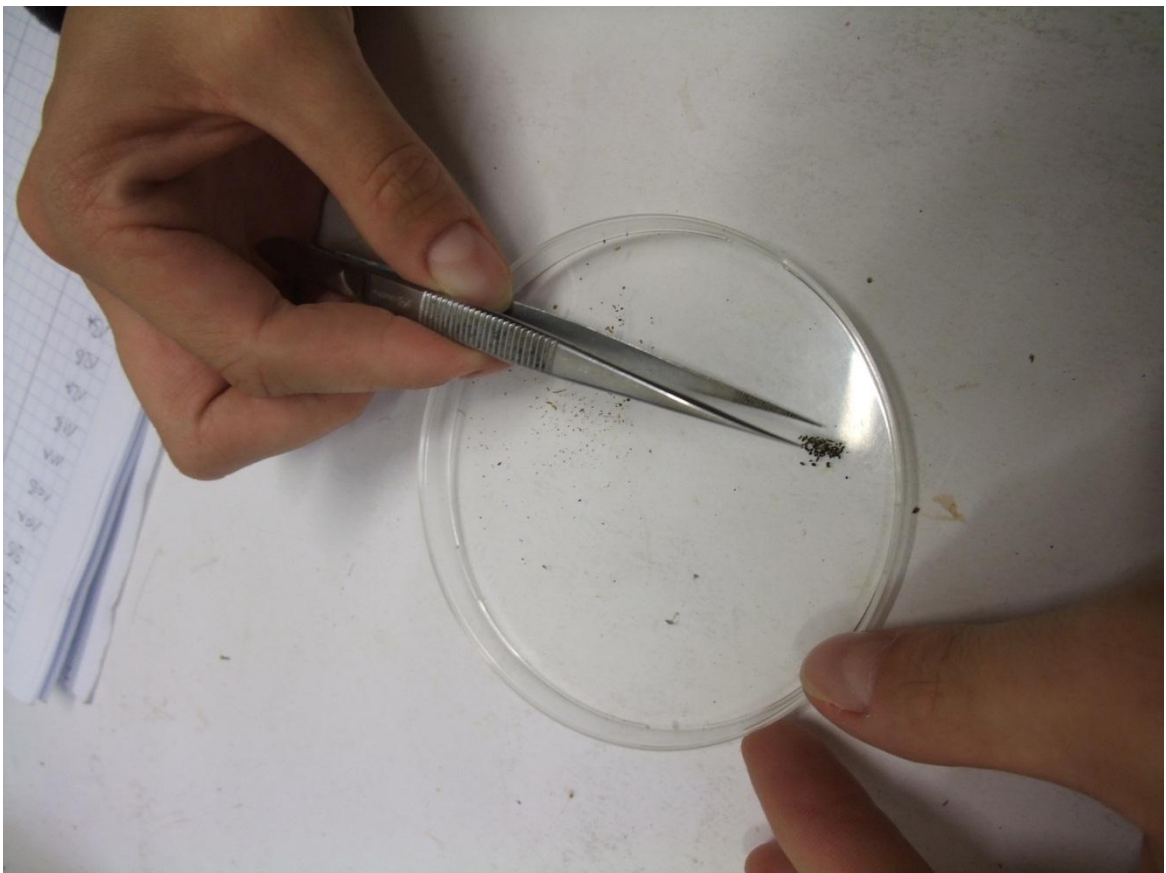


Unten: Sieben der Raupenkot-Proben





Aussortieren der Frass-pellets





Frass-pellets der zweitgrößten Siebstufe ($> 1\text{ mm}$ bis $< 2\text{ mm}$). Oben als Größenvergleich eine 1-Cent-Münze.



Schriftliche Erklärung

Hiermit erkläre ich, die vorliegende Arbeit ohne unerlaubte Hilfe und selbständig angefertigt zu haben. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß aus Veröffentlichungen entnommen sind, wurden als solche kenntlich gemacht. Darüber hinaus habe ich keine Arbeit mit ähnlichem Inhalt an einer anderen Stelle eingereicht.

Judith Ohm, den 8. März 2012