

ORNIS FENNICA

SUOMEN LINTUTIETEELINEN YHDISTYS
ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND
TOIMITUS REDAKTION: M. SOIKKELI, E. HAUKIOJA

Vol. 46 N:o 2

1969

Der Einfluss der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger kleinsäugerfressender Vögel im südlichen Häme, Mittelfinnland 1952—1966

PENTTI LINKOLA & ARVO MYLLYMÄKI

I. Einleitung	45
II. Material und Methoden	46
1. Eigene ornithologische Untersuchungen	46
2. Ornithologisches Stützmaterial ..	47
3. Die Nahrung der untersuchten Vogelarten	48
4. Angaben über Bestandsfluktuationen der Kleinsäuger	49
5. Schwankungen der Erdmauspopulationen in Häme	50
III. Variationen in der Schlupfzeit ...	52
IV. Der Bruterfolg der untersuchten Vogelarten	55
1. Die Bestandschwankungen und das Nicht-Brüten	55
2. Die Gelegegrösse und die Anzahl der Nestjungen	58
3. Totalverluste, Nestlingsterblichkeit und Nahrungssituation	62
4. Der vierjährige Erdmausmassenwechsel und die einzelnen Jahre ..	65
V. Sterblichkeit der Jungen nach dem Ausfliegen	69
VI. Diskussion	71
VII. Summary in English	74
Selostus	76
Literatur	77

I. Einleitung

Die ersten Schritte zur Quantifikation des Begriffes Nahrungskette (SHELFORD 1913), und zwar des Verhältnisses zwischen den Prädatoren und ihrer

Beute, können mit Recht den Elton'schen Arbeiten (z. B. ELTON 1927) zugeschrieben werden. Auch ein grosser Anteil der wertvollsten späteren Arbeiten geht zu Gunsten der Oxfordschen Forscher: im Rahmen unserer Schrift werden z. B. die Waldkauzuntersuchungen von SOUTHERN und seinen Mitarbeitern (s. näher Literaturverzeichnis) und die allgemeinen Thesen und Theorien von LACK (1954 u.A.) wiederholt erwähnt.

Unsere Untersuchung will seinerseits neues Tatsachenmaterial aufweisen, das hoffentlich zur allgemeinen Diskussion der Populationsdynamik der Raubvögel beitragen kann. Sechs Raubvögel- und Eulenarten werden behandelt: der Raufusskauz, *Aegolius funereus* (L.), die Waldohreule, *Asio otus* (L.), der Waldkauz, *Strix aluco* L., der Habichtkauz, *Strix uralensis* Pall., der Turmfalke, *Falco tinnunculus* L. und der Mäusebussard, *Buteo buteo vulpinus* (L.). Detaillierte Vergleiche mit ausländischen Untersuchungen sind nur bei zwei Arten möglich gewesen: beim Waldkauz und beim Mäusebussard, die eingehender untersucht worden sind als die anderen Arten. Eigenes Material über den Raufusskauz ist auch ziemlich umfangreich,

35 ad. ♀♀ beringt (bzw. als jung beringt kontrolliert) und bisher 14 von diesen in 1 bis 12 Jahren danach kontrolliert worden. Über diese Populationsstudien wird voraussichtlich in einem späteren Aufsatz von Linkola berichtet.

2. Ornithologisches Stützmaterial

Da das eigene Material notgedrungen unzureichend bleiben muss, ist ergänzendes Material von anderen Ornithologen in Häme brieflich gesammelt worden, um z.B. die statistische Bearbeitung des Materials zu erlauben. Es wurde um alle Angaben über die Nestfunde in den Jahren 1952—66, möglichst detailliert gebeten. Zusammengestellt haben die folgenden Ornithologen Beobachtungen ausgeliefert (außer den Heimorten und Namen ist auch die Anzahl der anwendbaren Nestfunde angegeben):

- Hattula: I. und T. Sahi 19, P. Uotila 17.
 Hauho: U. Nieminen 1, P. Saurola 23.
 Hämeenlinna: P. Andstén 8, J. Koivu und V. Valkeila (teilweise zusammen mit S. Sarjanen) 180, S. Takatalo 4.
 Kangasala: J. Tanila 7.
 Luopioinen: P. und T. Miettinen 3.
 Mänttä: M. Leinonen 3, E. Neuvonen 1.
 Nokia: J. Halonen 5, H. Karhe und P. Portin 5.
 Tampere: J. Aho 8, J. Airisto 1, H. Haveri 36, M. Honkanen 1, I. Häkkinen 29, K. Juutilainen und M. Saaristo 32, H. und V. Kanerva 18, E. Kianta 11, M. Kianta 4, M. Kivi 1, M. Lagerström 96, R. Latja 7, R. Mäkelä 1, M. Mäyrälä 1, H. Niininen 1, J. Otila 1, R. Pajarre 1, S. I. Saarinen 21, A. O. Salonen 11, A. Savolainen 9, J. Savolainen 68, N. Silander 14, H. Sola 3, J. Syrjänen 37, K. Toppila 2, T. Tuomenoja 3, J. Vahtokari 1, M. Virtanen 3.
 Tyrvanto: A. Haapanen 8, J. Lokki 5, O. Liukkonen 17.
 Valkeakoski: J. Ahola und E. Jaanu 25, R. Härkönen 32, P. Nikkanen 6.
 Vesilahti: K. Penttilä 3.
 Verständlicherweise ist dieses Material ziemlich uneinheitlich. Leider fehlen oft Meldungen über Eiergelege, über das Alter und die Kondition der Jungen sowie über die in den Nestern befindliche Nahrung. Die unvergleichbar wertvollsten Angaben sind die von Juhani Koivu und Väinö Valkeila aus der Gegend von Hämeenlinna. U.a. stammt hierher die Mehrzahl des ganzen Nestmaterials von *Strix uralensis*. Ausserordentlich ist auch das brutbiologische Material von Martti Lagerström und Jaakko

Syrjänen aus Tampere, vor allem über den *Aegolius funereus*. Auch andere kleinere Spezialuntersuchungen stecken in diesem Gesamtmaterial, so z.B. die von Heikki Haveri über den *Falco tinnunculus* und die von Ilmari Häkkinen über den *Asio otus*. Besonder sei Herrn Postvorgesetzten A. O. Salonen für seine Bemühungen um die Vermittlung vieler zusammengestellter Beobachtungen aus dem Gebiet um Tampere gedankt.

Wie aus Abb. 2 hervorgeht, ist das Material mit den Jahren immer umfangreicher geworden, die ornithologische Tätigkeit ist ja in den letzten Jahren stark angestiegen. Ausserdem werden die Nestfunde eines Ornithologen auch zahlreicher, wenn er das Untersuchungsgebiet noch besser kennt. Vor allem gilt das für solche Vogelarten, die von Jahr zu Jahr feste Brutreviere und oft auch dieselben Bruthöhlen bzw. Horste bewohnen (die *Strix*-Arten, *Buteo b. vulpinus*). Eine schroffe Ausnahme bildet der *Falco tinnunculus*, der seine Brutplätze launenhaft zu wechseln pflegt.

Auch einige Besonderheiten in der Verbreitung der verschiedenen Arten innerhalb des umfangreichen Gebietes wirken auf die Zusammensetzung des Materiales ein. In der Umgegend von Tampere sind die Bestände von *Aegolius* und *Asio* reichlich und die vom *Strix aluco* relativ spärlich verglichen mit den Gegenden von Vanajavesi, Hämeenlinna oder Hauho. Der *Buteo b. vulpinus* wieder, dessen Bestand im mittleren Häme, besonders in den östlichen Teilen und gleichfalls in der Gegend von Hämeenlinna gut ist, fehlt beinahe vollständig an den wichtigsten Exkursionsorten von Tampere und Valkeakoski; die Höchstzahl aller Nestfunde des *Buteo* findet sich bei Linkola, Koivu und Valkeila.

Im ganzen umfasst das Material 1 350 Nestfunde aus einem Gebiet von ca. 14 000 qkm im südlichen und mittleren Häme und im östlichen Satakunta. Dieses Gebiet wird von den Orten Janakkala, Renko, Toijala, Vesilahti, Karkku, Suodenniemi, Ruovesi, Kuorevesi, Kuhmoinen, Lammi, Janakkala begrenzt (Abb. 1). Obwohl das Gebiet ausgedehnt ist, sind die Fluktuationen der Kleinsäugerbestände so einheitlich, dass das Material mit Recht zusammengestellt werden kann.

Nur vom *Strix aluco* sind die Beringungslisten des Zoologischen Museums der Universität Helsinki aus dem Untersuchungsgebiet mit in Gebrauch genommen worden. Die beringten Jungbruten können ja oft unvollzählig sein (ein Teil der Jungen kann z.B. zu klein für eine Beringung sein oder ein Teil hat das Nest schon verlassen). Diese Fehlerquelle scheint jedoch ziemlich unbedeutend für den *Strix aluco* zu sein. Die Anzahl solcher Jungbruten ist im ganzen 87.

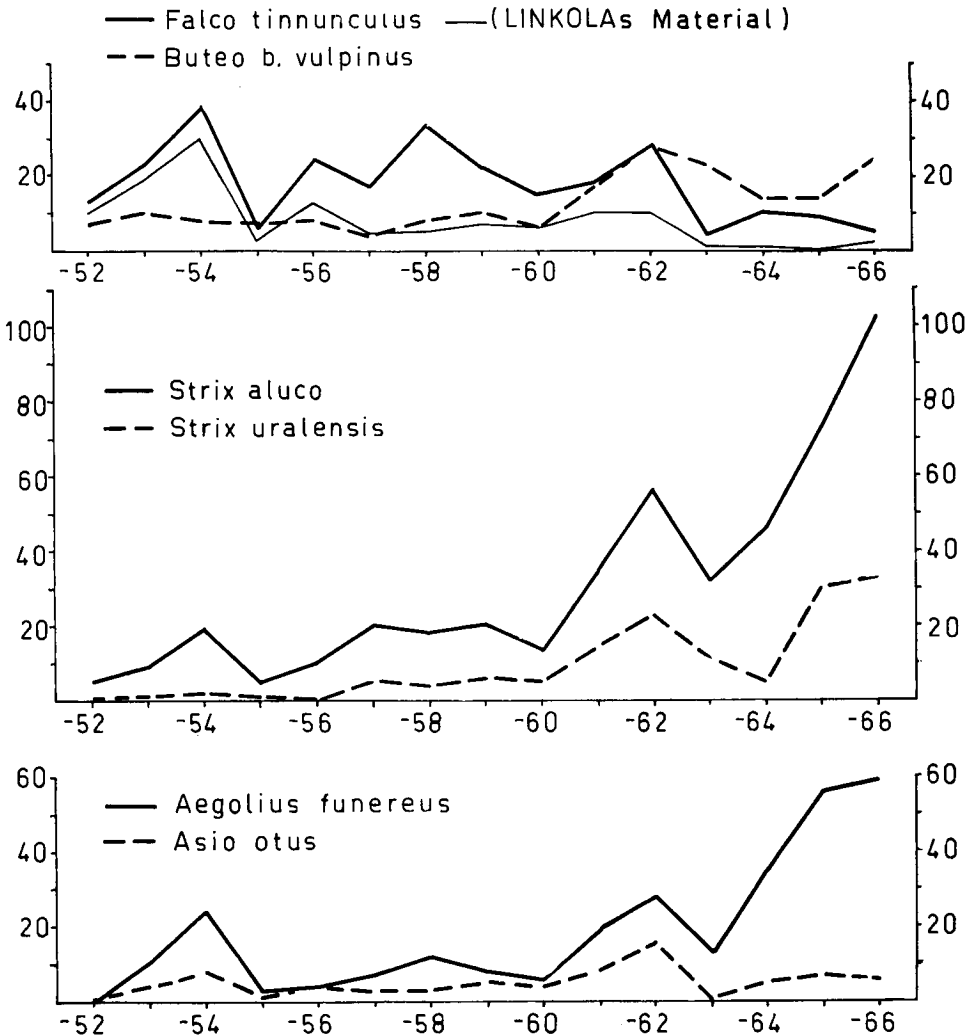


ABB. 2. Schwankungen in der Anzahl der jährlichen Nestfunde in dem ganzen Untersuchungsmaterial. Nur für *Falco tinnunculus* ist das eigene Material Linkolas getrennt dargestellt. (Tutkimusaineistoon sisältyvien pesälöytöjen määrän vuotuisvaihtelu. Tuulibaukasta on Linkolan oma materiaali esitetty erikseen (ohut, ebeä viiva).)

3. Die Nahrung der untersuchten Vogelarten

Eine allgemeine Aufstellung der Beute der Raubvögel ist bekanntlich so grossen lokalen Variationen unterworfen, dass Material aus entfernten Gegenden hier nicht ausgenützt werden kann. Aus dem Untersuchungsgebiet

gibt es umfangreiche Nahrungsanalysen nur für den *Buteo b. vulpinus* (SUOMUS 1953) sowie die unveröffentlichten Studien von P. Sulkava über den *Aegolius* und S. Sulkava über *Strix aluco*, deren Resultate wir teilweise kennen. Dank der zahlreichen Nestbesuche sind uns aber die Hauptbestandteile der Nahrung aller sechs Arten bekannt geworden. So kann man mit Recht behaupten, dass jede von ihnen

von der Erdmaus (*Microtus agrestis*) erheblichen Nutzen zieht. Während der Gradationen kann diese Mäuseart vermutlich sogar das wichtigste Nahrungsobjekt aller bezüglichen Arten ausser des *Aegolius* werden; bei der letztgenannten dominiert auch dann die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) deutlich.

Die Beobachtungen von SUOMUS (1953) weisen auf eine wesentliche Bedeutung der Rötelmaus auch für den *Buteo b. vulpinus*. Seine Studien in Lammi sind aber auf extremen Einödenbiotopen durchgeführt worden und können wohl nicht ohne weiteres mit den meistens mehr acker- und wiesenbetonten Biotopen des Untersuchungsgebietes in Zusammenhang gebracht werden. Nach einer spekulativen Vermutung kann wiederum die Feldmaus (*Microtus arvalis*) auch im Untersuchungsgebiet stellenweise eine wichtige Rolle für den *Asio otus* und *Falco tinnunculus* spielen, wie es SULKAVA (1965) in Ilmajoki (nordwestlich von unserem Untersuchungsgebiet) den *Asio* betreffend konstatiert hat: dort dominierten die Erd- und Feldmaus abwechselnd in der Nahrung.

Als Zusatznahrung dienen für alle sechs Arten viele verschiedene Tiere, die vor allem in mäusearmen Jahren wichtig werden. Für den *Aegolius* spielen die *Sorex*-Arten die grösste Rolle (P. Sulkava, mündl. Mitt.), für die drei grösseren Eulenarten die Schermaus (*Arvicola terrestris*). Die Schermaus war z.B. in dem mäusearmen Jahr 1959 das dominierende Beuteobjekt zweier *Strix uralensis*-Pärchen im Untersuchungsgebiet (TEIRO 1959). Für den *Strix uralensis* kann sogar das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) von Bedeutung sein. Auch Frösche oder Vögel sind in der Nahrung aller sechs Arten enthalten. Sie sind jedoch für unser Thema nicht so wichtig, weil sie jedes Jahr ungefähr in gleichem Masse vorhanden sind. Doch weist z.B. die Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*), die wichtig für den *Strix aluco* ist, ziemlich grosse jährliche Variationen auf.

4. Angaben über Bestandsfluktuationen der Kleinsäuger

Seit 1955 hat Myllymäki Kleinnageruntersuchungen in der Abteilung für Schädlingsforschung (Zentrale für Landwirtschaftliche Forschung, Tikkurila) gemacht. Schon seit des Beginns des hierbezüglichen Zeitraumes hat er dazu aus eigenem Interesse Kleinsäuger in der Umgebung von Tampere gefangen. Die vieljährigen Populationsstudien an Erdmaus und Schermaus sind dagegen leider ausserhalb des hier behandelten Untersuchungsgebietes vorgenommen worden. Direktes Material mit

exakten jährlichen Zahlenangaben an Fluktuationen der Kleinnagerpopulationen steht dafür nicht zur Verfügung.

Ausser der stichprobenartigen Reisebeobachtungen und Fallenfänge gibt es jedoch eine ziemlich zuverlässige, indirekte Informationsquelle, die Schadenrapporte der Abteilung für Schädlingsforschung. Nach MYLLYMÄKI (1959) ist der Apfelbaum der beste allgemeine Indikator der Mäusefrasschäden. Zahlenmässiges Material an beschädigten Apfelbäumen ist dafür von 1954 bis 1960 jährlich, später aber nur nach den eigentlichen Schadenwintern (1962, 1966) gesammelt worden. Dazu gibt es Angaben über Schäden an anderen Kulturpflanzen und in forstlichen Verjüngungsflächen.

Anderswo in Südfinnland sind die Charakterzüge des Verhältnisses zwischen Vorkommen der Frasschäden und den Mäusepopulationen erklärt worden. Die Schadenfrequenz korreliert ziemlich gut mit der Grösse der Erdmauspopulationen, hat aber unbedingt keine Korrelation mit den Populationen anderer Kleinnager, wie der Feldmaus, der Rötelmaus oder der Schermaus. Die Feldmaus z.B. hat sich gut in der Umgebung von Tampere "durchgesetzt" (vgl. MYLLYMÄKI 1959) aber fluktuiert nicht immer ganz gleichzeitig mit der Erdmaus. Nach ARTIMO (1965) waren die Fluktuationen der Erdmaus und der Rötelmaus in Lammi während der Jahre 1961—63 synchron. So ist es jedoch nicht immer unbedingt. Umgekehrt könnten wir auf Grund der Bestandsfluktuationen von *Aegolius* vermuten, dass die Rötelmaus und die Erdmaus während der ganzen Untersuchungsperiode im Gebiete jeweils gleichmässig stark vorgekommen sind, können aber dieses nicht mit irgendwelchem Kleinsäugermaterial beweisen. Bei der Schermaus wechselt dagegen die Individuenzahl unregelmässig in verschiedenen Lokalpopulationen und augenscheinlich ohne Synchronisierung mit den Erdmausfluktuationen.

Auf Grund des Obengesagten wird der Ausdruck *Erdmausmassenwechsel* hier gebraucht, weil er erstens genau die Art bezeichnet, die am besten bekannt ist, und zweitens ohne enge Verbindungen mit gewissen Zyklentheorien neutral genug ist.

Das Fehlen der Angaben über Fluktuationen anderer Kleinnager ist unbestritten ein Nachteil, und wir müssen dafür ganz bewusst auch Arten mit engeren Verbindungen zu anderen Kleinnagern (z.B. *Aegolius* mit der Rötelmaus) im Rahmen des Erdmausmassenwechsels behandeln.

TAB. 1. Erdmausschäden an Apfelbäumen in Häme in den Jahren von 1954 bis 1966 nach Umfragen der Abteilung für Schädlingsforschung. Die "Apfelbaumeinheiten" sind so ausgebildet, dass fünf junge Bäume in dem Pflanzenschulverband einem älteren im Obstgarten entsprechen. (*Peltomyyrän aiheuttamat omenapuuvioitukset Hämeessä v. 1954—1966 tuhoeläintutkimuslaitoksen vahinkotiedustelujen perusteella. "Omenapuuyksiköt" on muodostettu niin, että viisi vielä taimistossa kasvavaa tainta vastaa yhtä lopulliselle kasvupaikalle istutettua omenapuuta.*)

Jahr	Anzahl der Gemeinden	Anzahl der Berichterstatter	Anzahl der Apfelbäume	Anzahl der beschädigten Apfelbäume	Beschädigungsprozente
Vuosi	Kuntien lukumäärä	Tiedonantajien lukumäärä	Omenapuiden lukumäärä	Vioitettujen puiden määrä	Vioitus %
1954	16	25	23 822	2 871	12.1
1955	14	20	49 712	60	0.1
1956	13	23	39 552	139	0.4
1957	14	20	4 017	72	1.8
1958	24	52	20 231	5 747	28.4
1959	19	26	14 961	67	0.4
1960	16	19	6 179	8	0.1
1961	kein Umfragen ei tiedustelua	—	—	—	—
1962	20	30	16 454	1 940	11.8
1963	kein Umfragen ei tiedustelua	—	—	—	—
1964	kein Umfragen ei tiedustelua	—	—	—	—
1965	kein Umfragen ei tiedustelua	—	—	—	—
1966	10	16	5 606	608	10.8

5. Schwankungen der Erdmauspopulationen in Häme

Die zentralen Teile des Untersuchungsgebietes zwischen den Städten Hämeenlinna und Tampere sind bürdige Ackerbau-landschaften und bilden auch das wichtigste Obstbaugbiet des inneren Finnland aus. Ausserhalb dieses "Kerns" wird die Landschaft immer mehr von Wäldern geprägt, so dass eine ökologische Gradationsserie mit entsprechenden Verschiedenheiten der Fauna gebildet wird. Was die Kleinnager betrifft, gibt es ohne Zweifel sowohl qualitative als auch quantitative Unterschiede in den Lebensbedingungen der einzelnen Arten. Die Erdmaus verbreitet sich jedoch über die ganze Fläche, und ihre Bestandsschwankungen sind einheitlich genug, damit man das Gebiet als Einheit behandeln kann. Auch erlauben andererseits weder die Schadenangaben noch die Nestfunde der Raubvögel und Eulen eine arealmässige Unterteilung des Materials.

Die Statistik an Apfelbaumschäden in Häme ist in Tab. 1 festgehalten. Dazu ist es angebracht, eine chronologische Übersicht auf Grund von allen uns bekannten Informationen

an Mäusefluktuationen zusammenzubringen.

Die erste Umfrage nach Mäuseschäden wurde 1954 gemacht. Dafür gibt es kein direkt vergleichbares Zahlenmaterial aus den früheren Jahren. Jedoch war der Winter 1952—53 schon ein Schadenwinter in Häme. Myllymäki selbst hat diesbezügliche Beobachtungen in der Umgebung von Tampere gemacht, und 8 von den Berichterstattern der Abteilung für Schädlingsforschung haben es im Zusammenhang mit ihren Mitteilungen 1954 bestätigt. In einigen Fällen wird der Winter 1952—53 sogar schlimmer als der Winter 1953—54 gemeldet. Grössere Schäden in zwei aufeinanderfolgenden Wintern in derselben Gegend, wie in diesem Fall in Häme, sind bisher in Finnland eine Ausnahme gewesen, aus dem zentralen Europa gibt es dagegen mehrere solcher Beispiele. Der Erdmausbestand in Häme hat sich also offensichtlich vom Herbst 1952 bis zum Frühjahr 1954 hoch gehalten. Leider ist die Anzahl der Nestfunde von Raubvögeln und Eulen aus dieser Zeit sehr gering.

Der Untergang dieser zweijährigen Gradation war wahrscheinlich vor dem Winter 1954—55, weil beinahe keine Schäden während des letztgenannten Winters mehr vorkamen. Im Jahre

1955 konnte Myllymäki beinahe keine Exkursionen oder Fallenfänge in dem Untersuchungsgebiet ausführen. Im Frühjahr 1956 hat er dagegen drei Wochen lang in der Umgebung von Tampere Kleinsäugerversuche durchgeführt. Dabei wurden keine lebenskräftigen Erdmauspopulationen aufgedeckt (der Totalfang in drei Wochen waren nur 5 Erdmäuse). Im Herbst desselben Jahres wurde eine zahlreiche Feldmauspopulation in Pirkkala, südwestlich von Tampere, gefunden, und dabei wurden auch ungefähr 20 Erdmäuse gefangen, das erste Zeichen des Wiederanstiegs der Erdmauspopulationen.

Im Juli 1957 war Myllymäki wieder ein paar Wochen mit den Kleinnageruntersuchungen in der Umgebung von Tampere beschäftigt und konnte einen kräftigen Zuwachs der Erdmauspopulation als Faktum konstatieren. Aus den Schadenangaben (Tab. 1) kann man schon während des vorigen Winters 1956—57 eine aufwärtssteigende Tendenz finden, und der nachfolgende Winter 1957—58 ist auch schon durch Grossschäden charakterisiert.

Weil die intensiveren Untersuchungen an der Populationsökologie der Erdmaus vom Frühjahr 1958 an ausserhalb von Häme begonnen worden waren, hatte Myllymäki nicht mehr Zeit für Fallenfänge in Häme. Der Untergang der Gradation wurde dadurch nicht bestätigt, und auch die Schadenangaben geben nur wenig Information. Wahrscheinlich sind die Populationen in Häme aber früher zurückgegangen als in dem Untersuchungsgebiet von Myllymäki nahe bei Helsinki, wo der endgültige Untergang sich zum Frühjahr 1959 erwarten liess (s. MYLLYMÄKI 1959).

Im August 1959 wurde eine zweiteilige Rundreise in Häme unternommen. Nach den Spurenuntersuchungen sah der Erdmausbestand äusserst schwach aus, was auch sehr gut mit der Schadenstatistik des nachfolgenden Winters übereinstimmt. Im Jahre 1960 wurden keine Feldbeobachtungen gemacht, und leider gibt es auch keine Schadenberichte aus dem Winter 1960—61, weil ein deutliches Müdewerden der Berichterstatte an den jährlichen Umfragen konstatiert worden war.

Die Erdmausschäden im Winter 1961—62 zeigen wieder, dass der Erdmausbestand während des Sommers 1961 wieder an Gipfelwerte gereicht hat. Ausser der Apfelbaumschäden wurden grössere Beschädigungen auch in mehreren Forstkulturen in Häme konstatiert. In den frühen Sommermonaten 1962 waren die Erdmäuse noch zahlreich in der Umgebung von Hämeenlinna, und im Herbst wurden noch aktive Bekämpfungsmassnahmen gegen diese Art in derselben Gegend rekommeniert, um Schäden in Pflanzenschulen und Verjüngungsflächen zu vermeiden.

Aus den zwei folgenden Wintern (1962—63 und 1963—64) gibt es keine Schadenangaben aus Häme in dem Archiv der Abteilung für Schädlingsforschung (eigentliche Umfragen wurden nicht angeordnet, nach Mäusefrassschäden wurden aber im Zusammenhang mit anderen Schädlingsrapporten gefragt). Auch in den Sommern der Jahre 1963 und 1964 gab es nur zufällige Beobachtungen.

Während des Sommers 1965 hat Myllymäki wieder Beobachtungen in Häme gemacht. Auch ohne Fallenfang wurde ein deutliches Anwachsen der Erdmauspopulationen festgestellt. Den Erwartungen entsprechend kam es wieder zu Grossschäden im Winter 1965—66. Anfang September 1966 gab es noch ziemlich zahlreiche Erdmauspopulationen in dem ganzen zentralen Gebiet zwischen Tampere und Hämeenlinna, genau wie im Herbst des letzten Schadenjahres 1962.

Obgleich sowohl die direkten Beobachtungen als auch die Schadenstatistik lückenhaft sind, erlauben sie unseres Erachtens ein grobes Skizzieren des Erdmausmassenwechsels. Während der Untersuchungsperiode sind die Erdmausgradationen in Häme durch einen vierjährigen Rhythmus gekennzeichnet. Für die Aufteilung des Raubvogelmaterials sind die sämtlichen Jahre von 1952 bis 1966 (1968) in folgende vier Phasen gruppiert worden:

Die Aufgangsjahre: (1952?), 1953, 1957, 1961, 1965. Der Erdmausbestand vom Frühjahr aus zahlreich genug, um während eines Sommers den Populationsaufstieg bis zur Gradation möglich zu machen. Der folgende Winter ein guter "Mäusewinter".

Die Kulminationsjahre: (1953?), 1954, 1958, 1962, 1966. Während des vorhergehenden Winters ist die überwinterte Erdmauspopulation am stärksten; dafür auch grosse Frassschäden. Im Frühling noch reichlich Mäuse. Der Untergang der Mausgradation pflegt in verschiedenen Phasen des Sommers oder Herbstes zu beginnen. Die Nahrungssituation der Raubvögel während des folgenden Winters labil.

Die Untergangsjahre: 1955, 1959, 1963, (1967). Der Erdmausbestand erreicht das periodische Minimum, gewöhnlich spätestens während der frühen Sommermonate. Der nachfolgende Winter meist kritisch angesichts der Nahrungssituation der Raubvögel.

Die Zwischenjahre: (1952?), 1956, 1960, 1964, (1968). Im Beginn der Vermehrungsperiode ist der Erdmausbestand im allgemeinen noch niedrig. Die Entstehung der lokalen Vermehrungszentren ist schon bemerkbar, kann aber noch kaum einen grösseren Einfluss für die Jungenproduktion der Raubvögel und Eulen ausüben. Dagegen ist die Nahrungssituation des nachfolgenden Winters schon wesentlich verbessert.

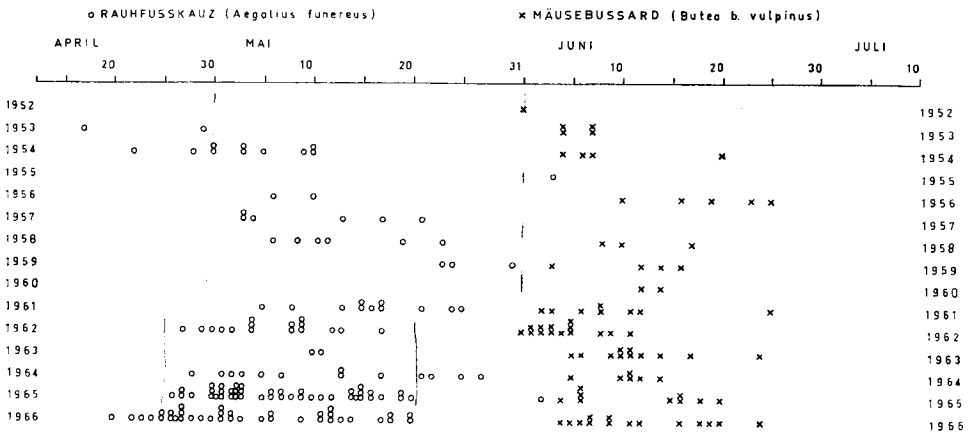


ABB. 3. Aufteilung der jährlichen Schlüpfdaten bei dem Raufusskauz und dem Mäusebussard. (*Helmipöllö- ja hiirihaukapeseyneiden kuoriutumisaajat tutkimusvuosina.*)

Die Bestimmung des Schlüpfdatums ist so geschehen, dass in Zweier-Bruten beide, in grösseren Bruten alle Jungen ausser dem letzten ausgeschlüpft sind. Meistens gründen sich die Daten auf die Alter der Jungen und sind mit der Genauigkeit von ungefähr 7 Tagen bestimmt worden. In wenigen Fällen sind Beobachtungen während des Eierlegens oder Ausschlüpfens gemacht bei denen eine Genauigkeit von ungefähr 3 Tagen erreicht wurde. Die Fehlerquote ist für jedes Jahr gleich und deshalb können jährliche Vergleichen gemacht werden. Für Brut- und Nestlingszeiten sind folgende Schätzungen gemacht worden: Raufusskauz 26+30, Waldohreule 28+25, Waldkauz 30+30, Habichtkauz 28+28, Turmfalke 28+30 und Mäusebussard 30+40 Tage. Bei vorzeitigen Störungen ist es bestätigt worden, dass Junge des Mäusebussards im Alter von 35 Tagen und die des Turmfalken im Alter von 25 Tagen aus dem Nest fliehen und schon etwas fliegen können. (*Kuoriutumisaika on määritetty niin, että kakesimunaisten peseyneiden molemmat, useampimunaisista muut paitsi viimeinen ovat kuoriutuneet. Useimmiten määrittys perustuu poikasten ikään ja on tapahtunut n. 7 päivän tarkkuudella, harvoissa tapauksissa muninta- tai kuoriutumishavaintoihin, jolloin tarkeuus on n. 3 päivää. Virheet ovat kaikkina vuosina samankaltaisia eivätkä häitää vuosien vertailua. Haudonta- ja pesäpoikasajat on arvioitu seuraavasti: helmipöllö 26+30, sarvipöllö 28+25, lehtopöllö 30+30, viirupöllö 28+28, tuulihaukka 28+30 ja hiirihaukka 30+40 päivää.*)

III. Variationen in der Schlupfzeit

Die jährlichen Schlüpfdaten für alle hier behandelten sechs Vogelarten werden in den Abb. 3—5 gegeben. Zum Vergleich haben wir den winterlichen Wetterverlauf während der ganzen Untersuchungsperiode in Abb. 6 dargestellt, und zwar die Wetterkomponenten, die am wahrscheinlichsten als direkte Mortalitätsfaktoren (Temperatur) oder indirekt durch Einfluss auf das Nahrungsangebot (Schneedecke) die anwesende Population und den Brutbeginn beeinflussen können.

Eine offenbare Tendenz sei bemerkt: unbestreitbar frühere Schlüpfdaten von *Aegolius funereus* und *Strix aluco* in den mäusereichen Jahren. Speziell für *Strix aluco* lagen in den beiden Kulminationsjahren 1962 und 1966 die Schlüpfdaten früh, in den Untergangs- und Zwischenjahren 1960, 1963 und 1964 spät, obwohl die Mitteltemperaturen und die Schneedecke vor dem Eierlegen in Februar und März in den beiden Kulminationsjahren keineswegs vorteilhafter waren. In dem extrem kalten und schneereichen Winter 1965/66 nistete auch der Raufusskauz ausserordentlich

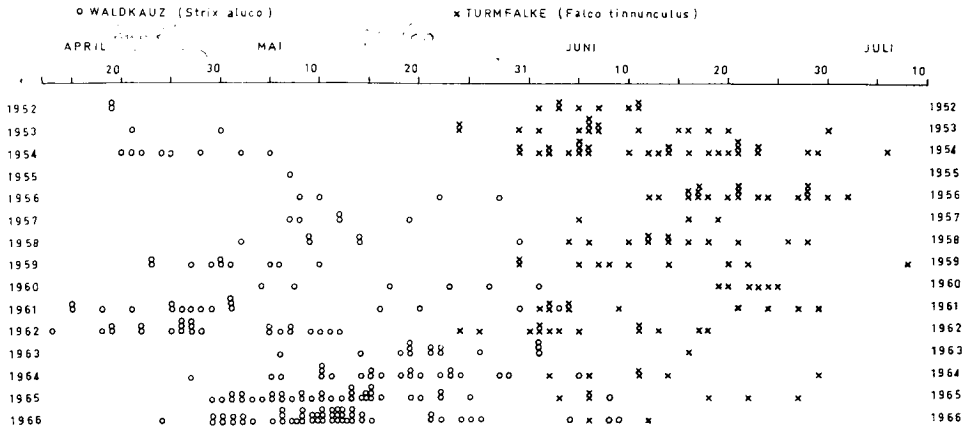


ABB. 4. Aufteilung der jährlichen Schlüpfdaten beim Waldkauz und Turmfalke (Nähere Erklärung s. Abb. 3). (Lehtopöllö- ja tuulihaukeapeseyiden kuoriutumisasijat tutkimusvuosina (ks. kuvan 3 tekstiä).)

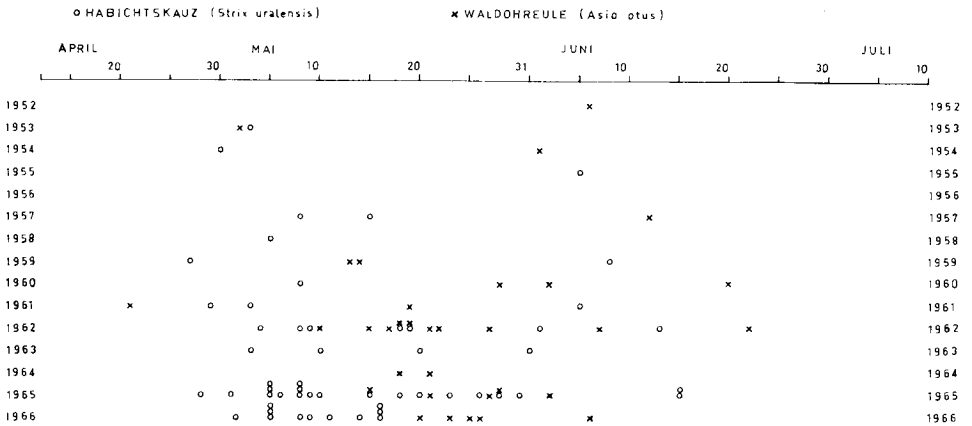


Abb. 5. Aufteilung der jährlichen Schlüpfdaten bei Habichtkauz und Waldohreule (nähere Erklärungen s. Abb. 3). (Viirupöllö- ja sarvipöllöpeseyiden kuoriutumisasijat tutkimusvuosina (ks. kuvan 3 tekstiä).)

früh. Das Nisten vom *Buteo b. vulpinus* scheint in dem — wie wir sehen werden — für diese Art besten Jahr 1962 zeitiger als erwartet gewesen zu sein; dabei war der April 1962 doch auch warm. In Bezug auf den *Buteo b. buteo* hat

auch MEBS (1964) beim Vergleich zweier gleich warmer Frühjahre (1959 und 1960) eine offenbare Tendenz zum früheren Legebeginn im Kulminationsjahre gegenüber dem Untergangsjahre gefunden.

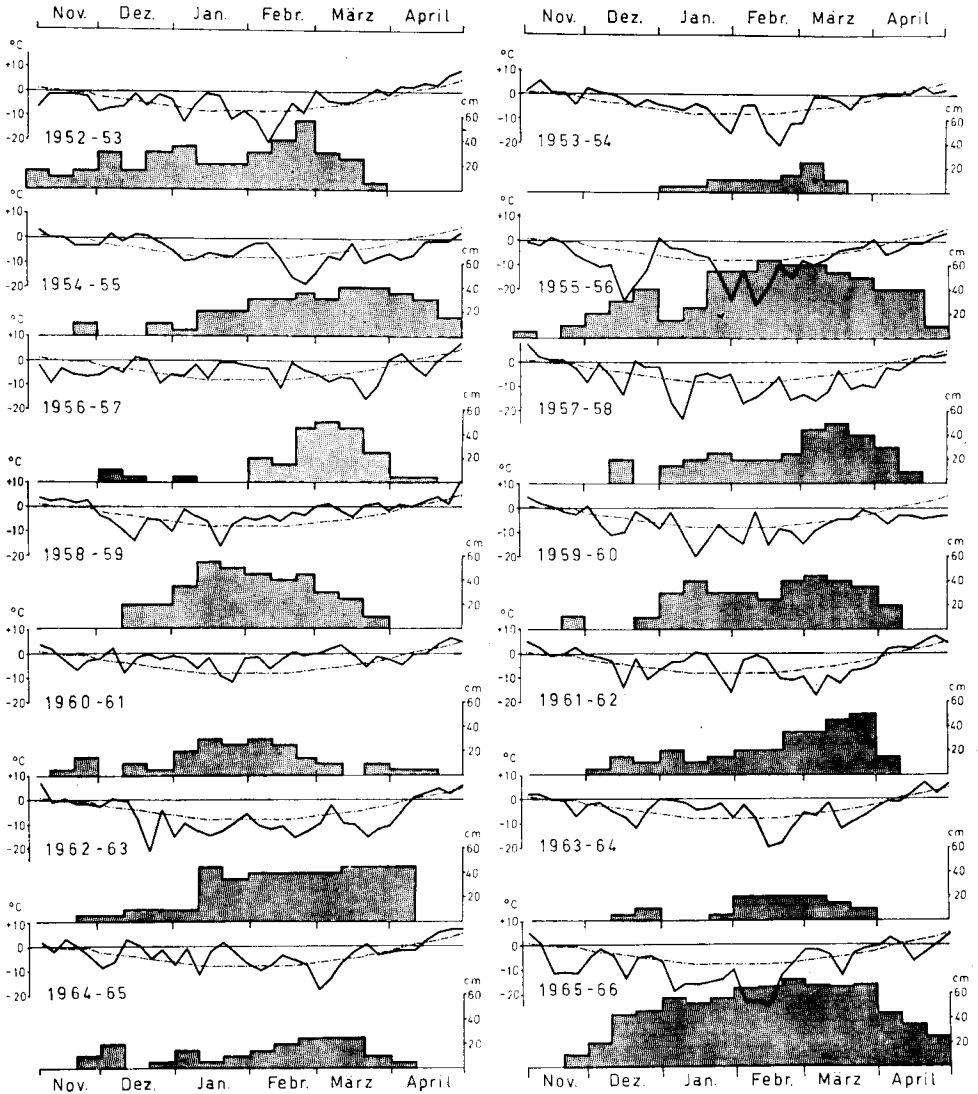


ABB. 6. Der winterliche Witterung in Tampere in den Jahren 1952—1966. Die mittlere Temperatur ist nach Pentadenaufteilung (einheitliche Linien) im Vergleich der Pentadenmittelwerte aus den Jahren 1931—60 (gestrichelte Linien), die Schneedecke (schraffiertes Histogramm) als Dekadenwerte dargestellt. (Tutkimusajan (1952—66) talvien sää Tampereella. Keskilämpö (yhtenäiset viivat) on esitetty pentadeittain v. 1931—60 pentädiakeskiarvoihin (katkoviiva) verrattuna, lumipeitteen vahvuus dekadiarvoina (varjostettu histogrammi).)

IV. Der Bruterfolg der untersuchten Vogelarten

1. Die Bestandsschwankungen und das Nicht-Brüten

Die jährlichen Nestfunde an verschiedenen Raubvogel- und Eulenarten sind in Abb. 2 diagrammatisch dargestellt. In vieweit die Zahl der Nestfunde der Gesamtzahl der anwesenden Elternvögel entspricht, wird im folgenden von Art zu Art diskutiert. Wenn nicht anders gesagt, stützen sich alle Angaben und Erörterungen in diesem Kapitel auf das Material Linkolas.

Der *Aegolius funereus* weist kaum irgendeine Ortstreue zu seinen vorherigen Brutrevieren und Nisthöhlen auf. Die bewohnten Brutreviere werden von Jahr zu Jahr launenhaft gewechselt. An beringten, brütenden Weibchen hat man mehrmals beweisen können, dass eben die in aufeinanderfolgenden Jahren bewohnten Reviere in der Regel von verschiedenen Tieren bewohnt worden sind. Darum gibt es wenige Anhaltspunkte, die entgültigen Ursachen der grossen Schwankungen auf Grund der Anzahl der Nestfunde zu beurteilen: sie können wirkliche Bestandsschwankungen widerspiegeln oder mit umfangreichen Emigrationen/Immigrationen verknüpft sein, oder ein Teil der anwesenden Population kann auf das Brüten in den schlechten Mäusejahren verzichten. In den mäusearmen Jahren kann der *Aegolius*-Bestand im Gebiet ohne Zweifel grösser sein als man nur nach den Nestfunden beurteilen kann. Es können jedoch keine Indexzahlen ausgerechnet werden.

Eventuell nichtbrütende Vögel dieser Art können zur Sommerzeit im Felde kaum erfasst werden. Während der Balzzeit hat man dagegen mehrere Male singende Männchen bei den Nisthöhlen angetroffen, ohne dass ein Brüten konstatiert wurde, und zwar oft so spät im Frühjahr, dass dieselben Tiere auch später kaum anderswo brüten konnten.

Der *Asio otus* ist eine Nomadenart, deren brütender Bestand in einer Gegend von einem Extremniveau ins andere wechselt. Es sei doch bemerkt, dass z.B. WENDLAND (1957) die Ortstreue dieser Art im Berliner Grunewald betont hat. Er nennt auch Beispiele wo die Anzahl der brütenden Tiere von den trotzdem anwesenden während der mäusearmen Jahre ganz minimal war. In unserem Untersuchungsgebiet brütet die Art nur in wenigen Jahren in grossem Masse und weist gewöhnlich nur einzelne konstatierte Brutfälle auf. Schon auf Grunde der im Felde überhaupt angetroffenen Waldohreulen kann der tatsächlich anwesende Bestand in den mäusearmen Jahren als klein ausgewertet werden. Ob es bisweilen kleinere nicht-brütende Populationen in der Gegend gibt, ist uns unbekannt.

Der *Strix aluco* ist für finnische Verhältnisse eine südliche Art, die sich erst in den 30er Jahren (KALELA 1938, v. HAARTMAN *et al.* 1965, S. 564) auf unser Untersuchungsgebiet ausgedehnt hat. Sogar während der diesbezüglichen Untersuchungsperiode hat seine Population sich deutlich vergrössert, teilweise ohne Zweifel dank des immer lebhafter gewordenen Nistkasteninteresses.

Der *Strix aluco* ist ausgesprochen reviertreu (z.B. OLSSON 1958, WENDLAND 1963) und im Felde sehr leicht zu beobachten. Darum ist die Anzahl der nicht-brütenden Tiere im Prinzip leichter zu erfassen als z.B. bei den obengenannten Eulenarten.

Nimmt man aus den längeren (wenigstens 3 Jahre langen) Beobachtungsreihen von den gut bekannten Nistrevieren die Fälle, wo das Brüten oder das Fehlen des Brütens mindestens einmal zwischen zwei Brüten konstatiert worden ist, bekommt man die folgenden Vergleichszahlen zwischen Brüten und Nicht-Brüten in den verschiedenen Jahren (aus den 32 Beobachtungsreihen stammen 29 aus dem Material Linkolas, die übrigen aus dem Material von J. Koivu, O. Liukkonen und J. Lokki.):

Tab. 2. Die Aufteilung der brütenden und nicht-brütenden *Strix aluco* Paare während der verschiedenen Phasen des vierjährigen Erdmausmassenwechsels. (*Pesivien ja pesimättömien lehtopöllöparien jakaantuminen peltomyyrän nelivuotisen kannanvaihtelun eri vaiheisiin.*)

	Brüten	Nicht-Brüten	Insgesamt	Prozentzahl des Brütens
	<i>Pesiviä</i>	<i>Pesimättömiä</i>	<i>Yhteensä</i>	<i>Pesivien %-osuus</i>
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	34	5	39	87.2
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	26	2	28	92.8
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	17	16	33	51.5
Zwischenjahre <i>VäliVuodet</i>	17	21	38	44.8
Zusammen <i>Yhteensä</i>	94	44	138	68.1

	Brüten	Nicht- Brüten		Brüten	Nicht- Brüten
1953	3	0	1960	6	8
1954	3	1	1961	8	3
1955	3	4	1962	13	0
1956	3	4	1963	6	8
1957	6	1	1964	8	9
1958	10	1	1965	17	1
1959	8	4			

gibt es viele solcher Beispiele aus den mäusearmen Jahren. In zwei Fällen wurde sogar das Nicht-Brüten eines beringten Weibchens während zweier aufeinanderfolgender schlechter Mäusejahre 1963 und 1964 konstatiert, und dann wieder das Brüten i.J. 1965. — In 9 Fällen hat man eine oder die beiden nicht-brütenden Elternvögel während der Nistsaison in der Nähe der Nisthöhlen beobachtet.

In Tab. 2 haben wir Vergleiche nach den Phasen des vierjährigen Erdmausmassenwechsels dargestellt. Erfahrungsgemäss neigen jedoch die gegebenen Prozentzahlen einigermaßen zugunsten des Nicht-Brütens. Wenn nämlich ein Revier z.B. i.J. 1961 bewohnt ist, i.J. 1962 kein Nisten aufweist und i.J. 1963 wieder bewohnt ist, beruht dies ohne Zweifel bisweilen darauf, dass eine oder beide alten Eulen vor dem Frühling 1962 gestorben sind, und dass das Revier i.J. 1963 von neuen Eulen besetzt worden ist. Um so wahrscheinlicher wird eine solche Erklärung, wenn das Revier z.B. in vier Jahren kein Nisten aufgewiesen hat und dann wieder bewohnt wird; einige solcher Fälle sind auch in der Statistik vertreten. Auch kann das Nisten vielleicht in einer anderen, dem Beobachter unbekanntem Nisthöhle auf dem Revier stattfinden; dies scheint aber sehr selten zu geschehen.

Bei dem beringten Teil der Population Lincolas ist z.B. kein einziger Fall bisher nachgewiesen worden, wo ein sicher anwesendes Weibchen während eines Aufgangs- oder Kulminationsjahres nicht gebrütet hätte. Dagegen

Die wirkliche Proportion der brütenden *Strix aluco* kann sich während der guten Mäusejahre 100 % nähern, und auch in den mäusearmen Jahren etwa zwischen 50 und 70 % liegen (vgl. Tab. 2). Im Lichte des umfangreichen ausländischen Materials (SOUTHERN *et al.* 1954, WENDLAND 1963) wirken diese Bewertungen recht bedeutsam, denn die Prozentzahl der erfolgreichen Brutzyklen (64,0 in den Wytham Woods nahe bei Oxford, 41,6 im Berliner Grunewald) liegt dort durchschnittlich nahe bei unseren Minimumschätzungen. In einem mäusearmen Jahr nisteten in den Wytham Woods nur 2 Paare von 27 anwesenden, in einem anderen fand nicht einmal ein Brutversuch statt! Nur in einem extrem guten Jahr war die Prozentzahl der nistenden Paare 90 (18 von 20).

Der *Strix uralensis* ist eine sesshafte und reviertreue Art wie *Strix aluco*. Er scheint noch öfter als der letztere in den schlechten Mäusejahren auf die Brutversorgung zu verzichten. So wurde nahe zu ausnahmslos i.J. 1964 sowohl innerhalb des Untersuchungsgebiets Linkolas als auch im Gebiet von Koivu und Valkeila nicht gebrütet. Die letztgenannten Spezialisten von dieser Art werden diese Frage in einem anderen Zusammenhang gründlicher behandeln.

Für den *Falco tinnunculus* wurde der in Mittel- und Süd-Europa extrem kalte Winter 1962/63 zu einer Katastrophe. Nach einem plötzlichen Rückgang ist die früher so allgemeine Art in dem ganzen Häme in den Jahren 1963—66 eine Rarität gewesen. OTTERLIND & LENNERSTEDT (1964) vermuten, dass auch die sogenannten Bioziden dabei eine Rolle gespielt haben. Früher sind die jährlichen Bestandsschwankungen ziemlich gering gewesen, ausser einer Ausnahme, dem Kulminationsjahre 1954.

In dem Untersuchungsgebiet Linkolas war der Bestand in diesem Jahr wenigstens dreimal so hoch wie in den übrigen Jahren. So brüteten nicht weniger als 7 ♂♀ auf einem jährlich genau taxierten Probeareal an der Grenze Saäkämäki—Tyrvanto, in den übrigen Jahren 1949—66 nur 0—2 ♂♀. In den anderen Kulminationsjahren ist der Bestand dagegen nicht nennenswert gestiegen, weshalb eine Immigration im Frühling 1954 als eine wahrscheinliche Erklärung erscheint.

Die Kurve über die Nestfunde vom *Falco tinnunculus* in Abb. 2 ist mehr als die der Eulen von der jährlich sehr wechselnden Aktivität einiger spezialisierter Ornithologen abhängig. Darum ist eine andere Kurve mitaufgenommen, die die Nestfunde Linkolas darstellt. Von diesen bilden einerseits die Jahre 1952, 1953, 1954, 1956, 1962 und 1966, in denen er praktisch genommen während der ganzen Brutsaison in dem Untersuchungsgebiet gearbeitet hat, und andererseits die Jahre 1958—61 und 1963—64, in denen er einige Wochen ausserhalb des Gebietes gewesen ist, beide eine einheitliche, mit einander vergleichbare Observationsserie. In den Jahren 1955, 1957 und 1965 ist die Beobachtungssperiode allzu kurz gewesen.

Die Anzahl der nicht-brütenden Vögel

ist beim *Falco tinnunculus* kaum jemals bemerkenswert. Während der Nistsaison sind zwar einige Male Turmfalken beobachtet worden, die Krähennester untersucht haben, wo dann später kein Nisten stattgefunden hat, sie können aber vielleicht ein anderes Nest gewählt und dort genistet haben.

Der *Buteo buteo vulpinus* hat sich im Untersuchungsgebiet Linkolas seit 1950 langsam vermehrt und hat nach einem deutlichen Gipfel i.J. 1962 allmählich wieder abgenommen. Meistens ist es sicher eine Frage der Veränderungen lokaler Population. Im Jahre 1962 war der Aufgang jedoch so erheblich, dass eine Immigration einiger Paare nicht ausgeschlossen ist. Die neuen Reviere des Jahres 1962 blieben meistens noch im folgenden Jahre besetzt, seitdem sind sie aber allmählich verlassen worden. Ein interessanter Charakterzug ist, dass gerade die alten Reviere vom Anfang der 50er Jahren als letzte noch besetzt gewesen sind.

Der *Buteo b. vulpinus* verzichtet in unserem Untersuchungsgebiet ziemlich oft auf die Brutversorgung. Das Konstatieren dieser Erscheinung setzt sorgfältige Dauerbeobachtungen voraus, denn die Vögel haben recht ausgedehnte Reviere, wo sie alle leeren Raubvogelnester zu schmücken oder etwas auszubauen pflegen. Das gilt auch für ihre eigenen vorjährigen Horste, auch wenn sie möglicherweise anderswo im Revier eine Brut haben.

Sichere Fälle, in denen ein Paar einen Horst bewohnt hat, ohne irgendwo Eier zu legen, verteilen sich auf die verschiedenen Jahren folgendermassen: 1956 1, 1959 1, 1960 1, 1962 1, 1963 5, 1964 3, 1965 3. Tatsächlich kommen solche Fälle viel öfter vor, und die Prädominanz des Nicht-Brütens kann sich in den schlechtesten Jahren 50 % nähern. Es fällt ins Auge, dass das Nicht-Brüten in drei Fällen auch im Aufgangsjahr 1965 konstatiert worden ist.

Merkwürdigerweise scheint in Deutschland in den Untersuchungsgebieten von WENDLAND (1952) und MEBS (1964)

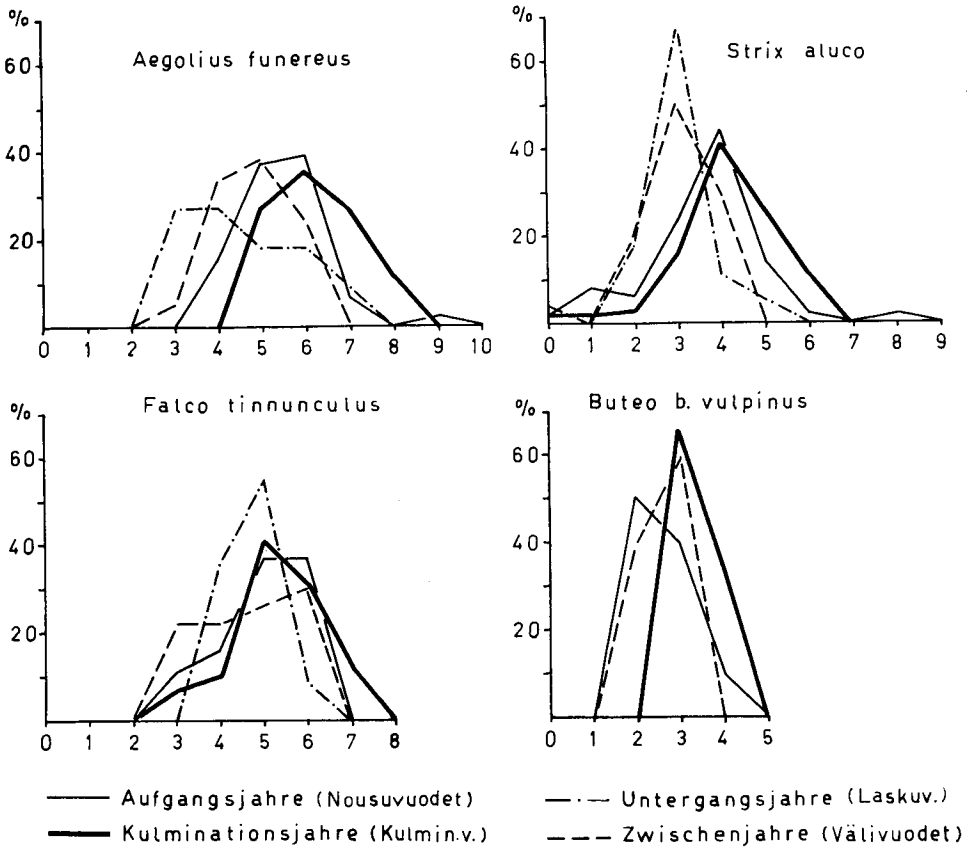


ABB. 7. Die prozentuale Verteilung der Gelegegrößen bei 4 der untersuchten Vogelarten nach Phasen des Erdmausmassenwechsels (an der Abszisse sind die Gelegegrößen, in denen nur die vollständig konstatierten erfasst sind) dargestellt. (Neljän tutkitun lintulajin munalokujen prosenttijakautuma peltomyyrän kannanvaihteluvaiheiden mukaan esitettynä (abskissalla olevat munaluvut perustuvat täysiksi todettuihin pesyeisiin).)

kein Nicht-Brüten der revierbesitzenden Paare vom *Buteo b. buteo* vorzukommen, die Möglichkeit von solchen Erscheinungen wird nicht einmal erörtert.

2. Die Gelegegröße und die Anzahl der Nestjungen

Appendix 1 stellt die Einzelheiten des ganzen gesammelten Materials dar. Nach folgenden Prinzipien ist sie angelegt:

Die Gelegegröße ist spätestens dann gezählt worden, wenn ein Teil der Jungen ausgeschlüpft und ein Teil noch in den Eiern gewesen ist. Aus der Zahl der Jungen und der Zahl der eventuell faulen Eier kann die Eierzahl nicht mehr bestimmt werden, weil die toten Jungen und die nicht gebrüteten Eier oft (aber nicht immer) ausgeworfen oder aufgeessen werden. Als vollzählig sind die Gelege betrachtet worden, a) nach zwei Nestkontrollen, b) auch dann, wenn die betreffende Art in dem betreffenden Jahre eine ziemlich einheitliche Brutzeit gehabt hat und die übrigen Bruten schon stark gebrütet wurden.

Die Zahl der Jungen erfasst hier mindestens

eine Woche alte Junge. Nur die vollzähligen Jungbruten sind aufgenommen worden. Im Zweifelfalle, wenn ein Teil der Jungen das Nest verlassen haben oder von Menschen weggenommen worden sein konnten, hat man die Anzahl ausseracht gelassen. Eine Ausnahme bilden die 87 aus den Beringungslisten übernommenen *Strix aluco*-Bruten.

Die Fälle, wo Junge nach dem Ausschlüpf tot oder zurückgeblieben gefunden worden sind, entsprechen nur einem Teil der tatsächlich vorkommenden Fälle. Bei nur einem Nestbesuch im Anfangsstadium der Nestlingszeit hat man ja keine Möglichkeit etwas über das kommende Gedeihen der Jungen zu erfahren. Ausserdem haben nicht alle Mithelfer die zurückgebliebenen Jungen in ihren Aufzeichnungen gesondert festgehalten. Die Fehlerquelle dürfte jedoch in allen Jahren unverändert gleich sein.

Aus dem Appendix 1 geht hervor, dass die höheren Gelegegrößen (beim *Aegolius* 7—9, *Asio* 6—7, *Strix aluco* 5—6, *Strix uralensis* 4—6, *Falco tinnunculus* 7, *Buteo* 4) bei allen Arten praktisch genommen nur in den Kulminations- und (in deutlich geringerem Masse) Aufgangsjahren vorkommen. Auch das Verhältnis zwischen verschiedenen "normalen" Eierzahlen scheint in manchen Serien sehr regelmässig zu wechseln; ein ausserordentliches Beispiel hiervon ist das wechselnde Verhältnis zwischen 3 : 4 : 5 : 6 Eiern beim *Strix aluco* in den vier Jahren 1963—66, aus denen dazu reichlich Material vorhanden ist. — In Abb. 7 haben wir die prozentuale Verteilung der verschiedenen Gelegegrößen bei vier der untersuchten Arten nach Phasen des vierjährigen Erdmausmassenwechsels dargestellt.

In wieweit die durchschnittlichen Gelegegrößen und die mittlere Anzahl der lebenden Jungen mit den Phasen des vierjährigen Erdmausmassenwechsels übereinstimmt, wird in Tab. 3 gezeigt. Nur die vollzähligen Eiergelege und die soweit bekannt lebenskräftigen Jungen sind mit aufgenommen.

Beim Anschauen der Tab. 3 muss man sich stets daran erinnern, dass die nichtbrütenden Paare in der Statistik nicht enthalten sind.

Deswegen ist der Unterschied in dem Brutertrag zwischen den Untergangs- und Zwischenjahren einerseits und den Aufgangs- und Kulminationsjahren andererseits tatsächlich viel schroffer als was aus dem Mittelwerte der Zahlen der Jungen zu vermuten wäre.

Der *Aegolius funereus* weist die auffälligsten Unterschiede in der Gelegegröße zwischen verschiedenen Phasen des Erdmausmassenwechsels auf. Sogar zwischen Aufgangs- und Kulminationsjahren sind die Unterschiede statistisch signifikant bis zur Signifikanzschwelle $P < 1\%$. Zwischen den zwei mäusearmen Jahren gibt es dagegen keine signifikanten Unterschiede. In der Anzahl der lebenden Jungen gleichen die Unterschiede zwischen den beiden mäuserreichen Jahren sich aus, die Differenz zwischen den guten und schlechten Mäusejahren bleibt aber hochsignifikant.

Der *Asio otus* bietet nicht hinreichend Material für Vergleiche der Gelegegrößen. Angesichts der lebenden Nestjungen sind die Unterschiede wesentlich unklarer als die vom *Aegolius*. Das recht dürftige Material aus den schlechten Jahren macht die Rolle des Zufalls in den statistischen Bearbeitungen zu offensichtlich, und den Signifikanzen soll dafür nicht zuviel biologische Bedeutung beigemessen werden.

WENDLAND (1957) hat viel schroffere Unterschiede in der Anzahl der ausgeflogenen Junge des *Asio* zwischen mäusearmen und mäuserreichen Jahren im Berliner Grunewald aufgefunden, als wir hier aufweisen können. Die durchschnittliche Jungenzahl der Berliner Waldohreulen ist nach WENDLAND (op.cit.) 2,7 pro Brut, was beträchtlich geringer ist als unsere Mittelwerte aus guten Jahren (die Wendlandischen Angaben stammen ja meistens aus guten Jahren).

Beim *Strix aluco* begegnet man nicht so schroffen Unterschieden in der Gelegegröße wie beim *Aegolius*. Nur die Kulminationsjahre ragen deutlich hervor. Es gibt aber nicht statistischen Signifikanzen zwischen den Aufgangs- und Untergangsjahren. Bei Jungbruten dieser

TAB. 3. Durchschnittliche Gelegegrößen und Anzahl der lebenden Jungen (über eine Woche alt) bei der untersuchten Eulen und Raubvögeln nach den Phasen des vierjährigen Erdmausmassenwechsels dargestellt. Die symbolische Darstellung der statistisch signifikanten Differenzen beruht auf der t-Analyse. Anstatt der ursprünglichen t-Werte sind nur Buchstaben angegeben: dieselben Buchstaben = keine signifikanten Unterschiede, verschiedene Buchstaben = die Differenz ist signifikant bei gegebener Signifikationsschwelle. Die anderen Symbolen sind folgende: n = Anzahl der eingeschlossenen Gelege oder Jungbruten, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung. (Keskimääräinen munaluku ja elinkykyisten pesäpoikasten keskimäärä nelivuotisen peltomyyrävahtelun eri vaiheissa. Vuosien välisten erojen (vertailtu suoritettu parittain) t-analyysiin perustuvat tilastolliset merkitsevyydet osoitettu kirjainsymbolein: sama kirjain = ei tilastollisesti merkitsevää eroa, eri kirjain = merkitsevää eroa merkitsevyydystasolla $P < 5\%$ tai $P < 1\%$. Esim. lehtopöllön munapesyeet: merkitsevyydystasolla $P = < 5\%$ (= vähintään 95%:n todennäköisyydellä) nousuvuosien (a) ja laskuvuosien (a) välillä ei ole tilastollisesti merkitsevää eroa, mutta kulminaatiovuosien (b) munamäärä poikkeaa merkitsevästi näistä molemmista, ja edelleen: laskuvuodet (c) ja välivuodet (c) ovat keskenään samanarvoisia, mutta nousuvuosien (a) ja välivuosien (c) kesken on tilastollisesti merkitsevää eroa. Tasolla $P = < 1\%$ (= vähintään 99%:n todennäköisyydellä) vain kulminaatiovuosien munamäärät poikkeavat merkitsevästi muista, jotka puolestaan ovat tällä merkitsevyydystasolla samanarvoisia. Muut käytetyt symbolit: n = aineistoon sisältyvien munapesyeiden/poikueiden määrä, \bar{x} = keskiarvo, s = standardipoikkeama.)

	Gelege-Größe Munamäärä				Lebende Nestjungen Eläviä pesäpoikasia						
	n	\bar{x}	s	P < 5 % P < 1 %	n	\bar{x}	s	P < 5 % P < 1 %			
Rauhfskauz (<i>Aegolius junereus</i>)											
Aufgangsjahre	Nousuvuodet	41	5.5	1.0	a	a	70	4.8	1.0	a	a
Kulminationsjahre	Kulminaatiovuodet	37	6.2	1.0	b	b	78	5.0	1.5	a	a
Untergangsjahre	Laskuvuodet	11	4.5	1.4	c	c	17	2.6	1.1	c	b
Zwischenjahre	Välivuodet	21	4.8	0.9	c	c	33	3.4	0.3	b	b
Waldohreule (<i>Asio otus</i>)											
Aufgangsjahre	Nousuvuodet						14	3.3	1.5	ab	a
Kulminationsjahre	Kulminaatiovuodet						22	3.6	1.5	a	a
Untergangsjahre	Laskuvuodet				Unzureichendes Material		4	2.8	0.5	ab	a
Zwischenjahre	Välivuodet				Aineisto riittämätön		9	2.4	0.9	b	a
Waldkauz (<i>Strix aluco</i>)											
Aufgangsjahre	Nousuvuodet	52	3.6	1.4	a	a	109	3.1	1.1	a	a
Kulminationsjahre	Kulminaatiovuodet	70	4.2	1.2	b	b	145	3.4	1.2	b	a
Untergangsjahre	Laskuvuodet	18	3.1	0.7	a	c	44	2.4	0.8	c	b
Zwischenjahre	Välivuodet	28	3.0	0.9	c	a	52	2.5	1.0	c	b
Habichtkauz (<i>Strix uralensis</i>)											
Aufgangsjahre	Nousuvuodet	24	2.8	0.8	a	a	31	1.9	0.3	ab	a
Kulminationsjahre	Kulminaatiovuodet	24	3.3	1.2	a	a	40	2.7	1.0	c	b
Untergangsjahre	Laskuvuodet	7	2.9	0.4	a	a	14	2.3	0.9	bc	ab
Zwischenjahre	Välivuodet	4	2.5	0.6	a	a	4	1.5	0.6	a	ab
Turmfalke (<i>Falco tinnunculus</i>)											
Aufgangsjahre	Nousuvuodet	19	5.0	1.0	ab	a	45	4.1	1.3	a	ab
Kulminationsjahre	Kulminaatiovuodet	42	5.3	1.0	a	a	63	4.6	1.1	b	a
Untergangsjahre	Laskuvuodet	11	4.7	0.6	ab	a	20	4.1	1.2	ab	ab
Zwischenjahre	Välivuodet	27	4.6	1.1	b	a	35	3.5	1.5	c	b
Mäusebussard (<i>Buteo buteo</i>)											
Aufgangsjahre	Nousuvuodet	20	2.6	0.7	a	a	31	2.2	0.8	a	a
Kulminationsjahre	Kulminaatiovuodet	23	3.3	0.5	b	b	49	2.8	0.8	b	b
Untergangsjahre	Laskuvuodet	7	2.3	0.7	a	a	30	2.1	0.5	a	a
Zwischenjahre	Välivuodet	10	2.6	0.5	a	a	24	1.7	0.6	c	a

Tab. 4. Gelegegröße und Anzahl der erwachsenen/ausgeflogenen Jungen nach unserem finnischen Material vom *Buteo b. vulpinus* und nach dem deutschen Material (MEBS 1964) vom *Buteo b. buteo* vergleichsweise nach den Phasen des Erdmaus-(Finnland) oder Feldmaus-(Deutschland) massenwechsels dargestellt. Anzahl der Bruten in Klammern. (Hiiribaukan keskimääräinen munaluku ja täysikasvuisten/lentokykyisten poikasten määrä Suomessa (*Buteo b. vulpinus*) ja (MEBSin 1964 mukaan) Saksassa (*Buteo b. buteo*) peltomyyrän (Suomi) ja kenttämyyrä (Saksa) kannanvaihteluiden mukaan vertailtuna. Poikueiden lukumäärä suluissa.)

Phasen des Erdmaus-/ Feldmaus- massenwechsels <i>Peltomyyrä- tai kenttämyyräkannan vaihtelujakso</i>	Gelegegröße		Erwachsene/aus- geflogene Junge	
	<i>Munaluku</i>		<i>Täysikasvuiset/lento- kykyiset poikaset</i>	
	Finnland <i>Suomi</i>	Deutschland <i>Saksa</i>	Finnland <i>Suomi</i>	Deutschland <i>Saksa</i>
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	2.6 (20)	2.3 (24)	2.2 (31)	1.9 (19)
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	3.3 (23)	2.9 (55)	2.8 (49)	2.2 (37)
Untergangs- und Zwischenjahre <i>Lasku- ja väli vuodet</i>	2.5 (17)	2.3 (51)	1.9 (54)	1.6 (26)

Art kommen die Unterschiede zwischen mäusereichen und mäusearmen Jahren auch statistisch heraus. Im Gegensatz zum *Aegolius* gibt es sogar zwischen den Aufgangs- und Kulminationsjahren signifikante Unterschiede an der Schwelle $P < 5\%$.

Wenn wir unsere Resultate an erwachsenen *Strix aluco*-Jungen mit den Ziffern vergleichen, die WENDLAND (1963, Tab. 7) unter der Rubrik "Zahl der Jungen pro erfolgreichem Zyklus" zusammengestellt hat, sind unsere Werte in allen Phasen höhere als seine durchschnittlichen Mittelwerte aus dem Berliner Grunewald (2,0 Junge pro Paar). SOUTHERN *et al.* (1954) geben noch niedrigere Mittelwerte aus Wytham Woods an: 1,8 Junge pro Paar. Auch die entsprechende Ziffer aus der Schweiz (SCHIFFERLI 1957) ist nur 2,1. Nur ANDERSEN (1961) gibt mit seinen wenigen Unterlagen einen Mittelwert (3,5) an, der sogar höher als unserer aus mäusereichen Jahren liegt.

Der *Strix uralensis* liefert ganz eigenartige Resultate. In den Gelegegrößen gibt es, statistisch gesprochen, keine signifikanten Unterschiede zwischen ver-

schiedenen Phasen des Erdmausmassenwechsels. Auch die Jungbruten verhalten sich eigenartig, obgleich nur wenig Material aus den Zwischenjahren vorliegt. Man muss wohl die Schlussfolgerung ziehen, dass diese Art in jedem Falle weniger von den Erdmaus- (und offensichtlich auch Rötelmaus-) Gradationen abhängig ist als unsere anderen Arten.

Auch der *Falco tinnunculus* weist verhältnismässig kleine Differenzen bei den Gelegegrößen auf. Nicht einmal in der Zahl der Jungen sind die Differenzen statistisch signifikant zugunsten der guten Mäusejahre, obwohl die Mittelwerte dahin tendieren. Möglicherweise haben wir hier mit den nicht unbedingt synchronen Fluktuationen der Feldmaus zu tun.

Beim *Buteo b. vulpinus* entsprechen die Resultate der statistischen Analyse ungefähr den Erwartungen. Die Kulminationsjahre ragen eindeutig hervor, sowohl in Betracht der Gelegegröße als auch der Anzahl der lebenden Nestlinge. Am schlechtesten scheint die Lebenser-

wartung der Nestjungen in den Zwischenjahren zu sein, während die Gelegenüsse dann sogar höher ist als in den Untergangsjahren.

MEBS (1964) hat die Gelegenüsse der Rasse *Buteo b. buteo* in entsprechender Weise wie wir nach den Phasen des 3- oder 4-jährigen Feldmausmassenwechsels "versuchsweise skizziert". Vergleichsweise stellen wir in Tab. 4 seine Mittelwerte unseren gegenüber. Wir haben doch, in derselben Weise wie bei unserem eigenen Material, alle Daten aus seinen Primärtabellen (S. 281 und 290—91) genommen.

Bemerkenswert ist, dass die durchschnittlichen Werte in beiden Gebieten parallel laufen und dass das finnische Material durchaus auf ein höheres Vermehrungspotential hinweist. Zwar sind die finnischen Zahlen der Jungen etwas zu hoch, weil die halberwachsenen Jungbruten noch einige Jungen enthalten können, die vor dem Ausflug umkommen. WENDLAND (1952) hat in der Gegend von Berlin in den zwei mäuserichsten Jahren 1,5 und 1,8, in fünf übrigen Jahren nur 1,2—1,5 ausgeflogene Junge pro erfolgreicher Brut konstatiert.

3. Totalverluste, Nestling-Sterblichkeit und Nahrungssituation

Totalverluste der gelegten Bruten kommen aus verschiedenen Ursachen während der Brutzeit und des Nestlingsstadiums vor. In Tab. 5 haben wir die festgestellten Totalverluste für den *Aegolius*, den *Strix aluco* und den *Buteo b. vulpinus* gezeigt. Angesichts der übrigen Arten gibt es zu wenig Material über den *Asio otus*, und der *Falco tinnunculus* hat sehr selten Totalverluste. Der *Strix uralensis* dagegen hat mehr Totalverluste als alle übrigen Arten aufgewiesen. Auf eine Auswertung dieses Materials ist jedoch hier verzichtet worden, da es bisher gewissermassen unklar ist, ob die Verluste teilweise von der Konstruktion der Nistkästen abhängig sind und weil diese später von Koivu und Valkeila erörtert werden.

Nun ist zu beachten, dass die dargestellten Totalverluste nur einen Teil der tatsächlichen Totalverluste im Gesamtmaterial unserer Nestfunde reprä-

sentieren. Oft ist ja ein Nest nur einmal und frühzeitig besucht worden, ohne dass es eine Möglichkeit gab, den Brutverlust bzw. Bruterfolg festzustellen. Die Prozentzahlen für die erfolgreichen und umgekommenen Bruten können wir nicht genau errechnen. Doch ist es unbestreitbar, dass die Totalverluste, z.B. im Vergleich des Nicht-Brütens, im Ganzen eine sehr untergeordnete Rolle im Untersuchungsgebiet spielen. Das Verlassen der Brut wegen einer "natürlichen" Ursache, wie etwa Nahrungsmangel, scheint bei allen Arten nur in ganz einzelnen Fällen vorzukommen. Beim *Strix aluco* sind einige Fälle wahrscheinlich durch Störungen seitens des Beobachters verursacht worden.

Ausser der Totalverluste kommen auch Fauleier und Todesfälle der einzelnen Jungen vor. Weil sich unser Gesamtmaterial aus uneinheitlichen Beobachtungen zusammensetzt, können keine exakten Zahlenwerte angegeben werden, wie es möglich wäre, wenn sämtliche Nester von Anfang an bis zum Ausfliegen der Jungen unter Dauerbeobachtung gestanden hätten. Die Differenzen der Mittelwerte der Gelegenüsse und der erwachsenen Nestlingsbruten lassen uns aber grob das Problem erfassen. In Tab. 6 sind diese Differenzen, wieder nach Phasen des Erdmausmassenwechsels, dargestellt.

Unser Thema setzt Vergleiche zwischen den Reproduktionsleistungen und ihren Störungen einerseits und der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge andererseits voraus. Die gewöhnlichste Untersuchungsmethode der Nahrung von Greifvögeln stützt sich auf die Analysen der Beutereste in den Nestern. Auf diese Weise kann man jedoch nur die Zusammensetzung der Nahrung der betr. Arten überhaupt sowie die qualitativen Unterschiede in der Nahrung in verschiedenen Jahren klarlegen. Die quantitativen Unterschiede in der Nahrungsmenge, die in verschiedenen Nistsaisonen

TAB. 5. Totalverluste der Brüten dreier untersuchter Arten aus dem Gesamtmaterial nach verschiedenen Todesursachen verteilt. (Kolmen tutkitun lajin kokonaan tuboutuneet pesyeet tuboutumissyyn mukaisesti jaoteltuna.)

	Die Eier verlassen oder nur Faul Eier <i>Munat hylätty tai kaikki mätäntä</i>	Die Eier entzweigeschlagen <i>Munat murskaantuneet</i>	Die Eier erfroren <i>Munat paleltuneet</i>	Die Eier missgebildet <i>Munat epämuodostuneet</i>	Das Nest von anderen Vögeln besetzt <i>Pesä muiden lintujen valtaama</i>	Alle Jungen gestorben <i>Kaiikki poikaset kuolleet</i>	Das Nest herabgefallen <i>Pesä pudonnut</i>	Die Brut wahrscheinlich von Menschen zerstört <i>Pesä todennäköisesti ihmisen tuboama</i>	Die Brut auf unbekannte Weise zugrundgegangen <i>Pesye tuboutunut tunte- mattomalla tavalla</i>	Summe <i>Yhteensä</i>
<i>Aegolius funereus</i>										
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	4	3	—	—	—	—	—	1	—	8
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	2	—	—	—	2	1	—	2	3	10
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Zwischenjahre <i>Välivuodet</i>	4	—	—	—	—	1	—	—	2	7
	12	3	—	—	2	2	—	3	5	27
<i>Strix aluco</i>										
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	8	1	—	—	—	1	—	5	1	16
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	9	—	—	1	—	1	—	7	4	22
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	1	—	1	—	—	—	—	3	3	8
Zwischenjahre <i>Välivuodet</i>	3	—	—	—	—	—	—	5	2	10
	21	1	1	1	—	2	—	20	10	56
<i>Buteo b. vulpinus</i>										
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	3	—	—	—	—	—	1	1	2	7
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	2	—	—	—	—	—	—	2	—	4
Zwischenjahre <i>Välivuodet</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
	5	—	—	—	—	—	1	3	6	15

TAB. 6. Die Differenz zwischen Mittelwerten der Gelegegrösse und der mittleren Anzahl der erwachsenen Nestjungen als Indiz der Sterblichkeit während des Ei- und Nestlingstadium nach verschiedenen Phasen des Erdmausmassenwechsels dargestellt. (*Munaluun ja varttuneiden poikasten lukumäärän erotus (= muna- ja pesäpoikaskuolleisuus) 4-vuotisen peltomyyrävaihtelun eri vuosina.*)

	<i>Aegolius funereus</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Strix uralensis</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Buteo b. vulpinus</i>
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	0.7	0.5	0.9	0.9	0.4
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	1.2	0.8	0.8	0.7	0.5
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	1.9	0.7	0.7	0.6	0.2
Zwischenjahre <i>Välivuodet</i>	1.4	0.5	0.5	1.1	0.9

den Vögeln zur Verfügung stand, konnte auf folgender Weise beleuchtet werden: Es wurden bei allen Nestbesuchen, wo der Nestboden untersucht werden konnte, alle übriggebliebenen Beutetiere — oder das Fehlen derselben — systematisch aufgezeichnet. Damit dieselben Beutetiere bei eventuellen späteren Besuchen nicht noch einmal gerechnet würden, wurde immer von Kleinsäufern bei der Kontrolle der Schwanz abgeschnitten.

Auf dieser Weise hat Linkola ein ziemlich umfangreiches Material über die Restnahrung der *Strix aluco*-Jungen (Tab 7 und 8) gesammelt. Auch über die Unterschiede in der Nahrungsmenge von *Aegolius*-Jungen kann man einige Tendenzen herausfinden (Tab. 9). Aus dem Material der letzteren Art hat man die ersten Jahre 1952—55 weggelassen, weil die Nester beinahe alle in schwer untersuchbaren natürlichen Höhlen lagen. Ergänzendes Material aus den Jahren 1967 und 1968 ist auch berücksichtigt worden. In den Jahren 1966—68 sind die Beobachtungen teilweise zusammen mit Pertti Saurola gemacht worden. Für die übrigen vier Arten ist wenig Material zusammengetragen worden.

Es ist normal, dass nur dann, wenn die Jungen noch klein sind, übriggebliebene Beutetiere in den Nestern reichlicher vorkommen. Deswegen ist das Material über den *Strix aluco* in drei Gruppen geteilt worden, je nach dem Alter der Jungen beim Nestbesuch. Beim *Aegolius funereus* sind die Beobachtungen von Jungbruten im Alter von über 2 Wochen ausseracht gelassen worden.

Die Menge der übriggebliebenen Nahrung hängt auch von der Tageszeit des Nestbesuchs ab — es wird von der Restnahrung im Nest während des Tages gefressen. Die Nestbesuche verteilen sich aber in allen Jahren wahrscheinlich in derselben Weise auf alle hellen Stunden des Tages. In den Tabellen sind nur die Beutetiere berücksichtigt worden, die ganz oder teilweise (von Kleinsäufern im allgemeinen der Hinterleib) unaufgefressen gefunden worden sind, nie also Knochen-, Haar- oder Federreste.

Auf die übriggebliebene Nahrungsmenge wirkt natürlich auch die Grösse der Jungbrut, und die mittlere Jungenzahl wechseln ja auch erheblich von Jahr zu Jahr (Tab. 3). Dies braucht jedoch nicht in Tab. 7—9 berücksichtigt zu werden, wenn man die Absicht hat aufzuklären, welche Möglichkeiten die Eulen in den verschiedenen Jahren haben, ihre jeweiligen Jungbruten aufzuziehen.

Man bemerkt, dass die Kulminationsjahre in Bezug auf die Nahrungsmenge herausragend zu sein scheinen. Aus dem Jahre 1966 stammen die beiden Rekorde in der bei einem Nestbesuch gefundenen Beutemenge. Am 8. Mai wurden in einem Nistkasten in Hauho, Kokkila im ganzen 21 *Clethrionomys* und 15 *Microtus agrestis* (alle frisch, teilweise jedoch nur noch der Hinterleib) bei einer Brut von 6 *Aegolius funereus*-Jungen in Alter von 10—14 Tagen gezählt. Am 9. Mai wurde in einem *Strix aluco*-Nistkasten in Tyrvänä, Monaala eine Sammlung von 41 *Microtus sp.*, 6 *Clethrionomys*, 1 *Apodemus*, 1 *Mus* und 1 *Lynx torquilla* gesehen, obwohl es sich auch in diesem Falle um eine grosse und nicht ganz junge Brut handelte: 5 Junge in Alter von 10—12 Tagen. Dasselbe *Strix*-Pärchen hat auch in anderen

Jahren mit grossen Jungenzahlen eine effektive Nahrungsversorgung mit viel übriggebliebener Beute aufgewiesen (vgl. SOUTHERN & LOWE 1968). Gewöhnlich findet man 1—10, bei grösseren Jungen nur 1—2 Beutetiere pro Nest. — Die niedrigen Ziffer der Aufgangsjahre beim *Strix aluco* können teilweise zufälligerweise auf der geringen Quantität des Materials beruhen.

Bei älteren Jungen vom *Strix aluco* sind die Restbeutezahlen in allen Jahresgruppen ziemlich gleich. Es ist offenbar, dass erwachsene Jungbruten (wenigstens wenn sie eine normale Anzahl Junge enthalten) auch in den besten Jahren imstande sind, praktisch alle Nahrung zu fressen, die die Eltern hertragen können, und dass die wenigen übriggebliebenen Beutetiere bei den Nestbesuchen zufällig gerade da sind.

Wenn man nun die vorhandenen Ergebnisse mit den Differenzen zwischen den Eier- und Jungenzahlen (Tab. 6.) vergleicht, begegnet man keinem einwandfreien Einverständnis. Obwohl die kleinen Jungen sowohl vom *Aegolius* als auch vom *Strix aluco* in den Kulminationsjahren — und nur dann — mit überflüssiger Nahrung versehen werden, sind die Differenzen zwischen Eier- und Jungenzahlen dann ungefähr genauso gross wie in den anderen Jahren. (Man darf wohl annehmen, dass die Proportion der Fauleier sich nicht zugunsten der Kulminationsjahren ändert.) Es hat also den Anschein, als ob der Nahrungsmangel sich doch während den späteren Jungstadien geltend machen könnte. Die Jungbruten sind ja in den Kulminationsjahren am grössten (Tab. 3), und man kann wohl die Schlussfolgerung ziehen, dass schon die Eierzahlen bei den hier behandelten Arten recht gut in die jeweilige Nahrungssituation angepasst sind.

Am geringsten scheint die Jungensterblichkeit in den Aufgangsjahren zu sein. Obgleich dieses Resultat im Widerspruch zu dem wenigen Material von der übriggebliebenen Nahrung beim *Strix aluco* steht, wäre es nach der Erwartung ganz logisch. Im Winter und im Frühling der Aufgangsjahre ist die Nahrungssituation noch nicht günstig,

wenn sie das Eierlegen stimulieren sollte, wird aber besser, während die Jungen aufgezogen werden.

Wenn man wiederum die Arten miteinander vergleicht, bemerkt man, dass die Differenzen zwischen Eier- und Jungenzahlen beim *Aegolius* am grössten zu sein scheinen, m.a.W. dass diese Art die stärkste Neigung hat, übergrosse Gelege zu "riskieren". Ganz ohne Resultat scheint das Nisten in unseren Verhältnissen in Häme niemals zu sein. Z.B. kennt man aus Fjeldgebenden mehrere Fälle, wo die Bruten der Greifvögel, wegen eines starken Rückgangs der Beutetiere zur Brutzeit, total vernichtet wurden (HAGEN 1952). Mit diesen sind auch die Ergebnisse von SOUTHERN (1959) über die ganz allgemein erfrorenen oder verlassenen Bruten vom *Strix aluco* vergleichbar.

4. Der vierjährige Erdmausmassenwechsel und die einzelnen Jahre

Schon von Anfang an haben wir hervorgehoben, dass man eine grobe Verallgemeinerung kaum vermeiden kann, wenn man das ganze Material nach dem vierjährigen Erdmausmassenwechsel prüfen will. Die entsprechenden Jahre des Zyklus können zeitweilig beträchtlich von einander abweichen. Wir haben erwähnt, dass wir nicht viel von den Fluktuationen anderer wichtiger Kleinsäuger, ausser von der der Erdmaus sprechen können, und auch angesichts der Erdmaus geht der Bruterfolg der Greifvögel nicht unbedingt parallel mit den jeweiligen Beutetierzahlen. Ob Beute wirklich vorhanden ist, kann je nach der Schneedecke und anderen klimatischen Faktoren, dem Wachstum des Grases u.s.w. in den verschiedenen Jahren variieren. Die Brutstimulation und -effektivität der Vögel kann wieder ausser von der Nahrung auch von ihrem langfristigen Zustand und von der Populationsdichte abhängig sein.

TAB. 7. Die übriggebliebene Nahrung in den Nestern vom *Strix aluco*.

Beobachtungsjahr Havaintovuosi	Die angetroffenen Beutetiere Tavatut saaliseläimet	Mittleres Alter der Jungen		
		0—6 Tage		0—6 päivää
		Nestbesuche	Nester mit Beute	Beutetiere
		Pesäkäyntien lukum.	Pesät, joissa saalista	Saaliseläinten lukum.
1952	<i>Turdus pilaris</i> 1	—	—	—
1953	—	—	—	—
1954	<i>Microtus</i> sp. 20, <i>Arvicola</i> 2, <i>Arvicola/Rattus</i> za. 10, <i>Rattus</i> 1	1	—	—
1955	—	—	—	—
1956	<i>Microtus</i> sp. 21, <i>Clethrionomys</i> 1, <i>Arvicola/Rattus</i> 1, <i>Rattus</i> 4, <i>Apodemus</i> 2, <i>Mus</i> 1, <i>Turdus ericetorum</i> 1	3	3	20
1957	<i>Microtus</i> sp. 10, <i>Arvicola</i> 1, <i>Neomys</i> 2, <i>Mustela erminea</i> juv. 1, <i>Turdus</i> sp. pull. 1	—	—	—
1958	<i>Microtus</i> sp. 8, <i>Mammalia</i> sp. ca. 5, <i>Aves</i> sp. 1	2	2	za. 14
1959	<i>Microtus</i> sp. 1, <i>Arvicola</i> 2, <i>Turdus pilaris</i> 1	3	1	2
1960	<i>Talpa</i> 1, <i>Apodemus</i> 1, <i>Turdus pilaris</i> 1	2	1	2
1961	<i>Microtus</i> sp. 7, <i>Arvicola</i> 2, <i>Sturnus vulgaris</i> 1	4	2	8
1962	<i>Microtus</i> sp. 41, <i>Clethrionomys</i> 5, <i>Arvicola</i> 1, <i>Talpa</i> 1, <i>Rattus</i> 2, <i>Apodemus</i> 5, <i>Mus</i> 3	3	3	35
1963	<i>Microtus</i> sp. 1, <i>Arvicola</i> 3, <i>Wühlmaus</i> sp. 1, <i>Sicista</i> 1, <i>Turdus pilaris</i> 2, <i>Rana</i> sp. 1	4	2	7
1964	<i>Arvicola</i> 1, <i>Turdus pilaris</i> 2 ad. + 2 pull.	3	2	2
1965	<i>Microtus</i> sp. 7, <i>Clethrionomys</i> 2, <i>Arvicola</i> 5, <i>Mus</i> 1, <i>Apodemus</i> 3, <i>Turdus pilaris</i> pull. 1	7	3	9
1966	<i>Microtus</i> sp. 117, <i>Clethrionomys</i> 11, <i>Arvicola</i> 6, <i>Rattus</i> 1, <i>Apodemus</i> 6, <i>Mus</i> 5, <i>Neomys</i> 1, <i>Sturnus vulgaris</i> 1, <i>Turdus</i> sp. pull. 1, <i>Iynx torquilla</i> 1	11	9	64
1967	<i>Microtus</i> sp. 13, <i>Clethrionomys</i> 1, <i>Arvicola</i> 28, <i>Apodemus</i> 1, <i>Mus</i> 1, <i>Micromys</i> 1, <i>Sturnus vulgaris</i> 2, <i>Turdus</i> sp. pull. 3, <i>T. pilaris</i> 6, <i>T. iliacus</i> 1, <i>Fringilla coelebs</i> 3, <i>Emberiza citrinella</i> 1, <i>Alauda arvensis</i> 1, <i>Motacilla flava</i> 1, <i>M. alba</i> 1	14	8	16
1968	<i>Microtus</i> sp. 1, <i>Clethrionomys</i> 2, <i>Arvicola</i> 15, <i>Rattus</i> juv. 2, <i>Pteromys volans</i> 1, <i>Sturnus vulgaris</i> 4, <i>Turdus pilaris</i> 9, <i>T. ericetorum</i> 1, <i>Emberiza citrinella</i> 2, <i>Fringilla coelebs</i> 2, <i>Motacilla alba</i> 1, <i>Phylloscopus trochilus</i> 1, <i>Lota vulgaris</i> 1	17	10	18

Oben ist schon erwähnt worden, dass eine erhebliche Bestandzunahme vom *Falco tinnunculus* nur während des Kulminationsjahres 1954, nicht aber 1958, 1962 und 1966 stattgefunden hat. Von einer *Asio*-Invasion wurde unser Gebiet nur in den Jahren 1954 und 1962 erfasst; z.B. i.J. 1966 war die Art sogar seltener als in einigen Untergangs- und Zwischenjahren.

Auch der Bruterfolg der reviertreuen Arten weist erhebliche Variationen in den verschie-

den Kulminationsjahren auf. Es gibt nur wenig Material aus dem Jahre 1958. Wenn man aber in Appendix 1 sowohl die Eier- als auch die Jungenzahlen bei allen untersuchten Arten gleichzeitig betrachtet, bemerkt man, dass dieses Jahr kaum ein "gutes Jahr" überhaupt gewesen ist. Der Legebeginn der Eulen war nicht annähernd so früh wie in den gleich kalten Frühjahren 1962 und 1966 (vgl. Abb. 3—6 und 7). Gleichfalls kann festgestellt werden, dass das Jahr 1962 besonders für

(Ylijäämäravinto lehtopöllön pesissä.)

Poikasten keskimääräinen ikä

7—13 Tage			14—30 Tage			Beutetiere zufällig in Nestern mit Eiern
7—13 päivää			14—30 päivää			
Anzahl der			Anzahl der			
Nest- besuche	Nester mit Beute	Beute- tiere	Nest- besuche	Nester mit Beute	Beute- tiere	Beutetiere zufällig in Nestern mit Eiern
<i>Pesä- käyntien lukum.</i>	<i>Pesät, joissa saalista</i>	<i>Saalis- eläinten lukum.</i>	<i>Pesä- käyntien lukum.</i>	<i>Pesät, joissa saalista</i>	<i>Saalis- eläinten lukum.</i>	<i>Saaliseläimiä satunnaisesti munapesissä</i>
1	1	1	1	—	—	—
—	—	—	2	—	—	—
6	4	17	7	5	16	—
—	—	—	1	—	—	—
2	1	3	5	2	3	5
1	1	1	5	3	14	—
—	—	—	4	—	—	—
—	—	—	6	1	2	—
1	—	—	3	—	—	1
4	2	2	8	—	—	—
9	7	22	12	1	1	—
4	—	—	4	1	2	—
3	—	—	9	1	3	—
9	5	8	19	2	2	—
13	8	77	26	6	8	1
19	12	38	26	6	10	—
10	7	18	20	2	4	2

Strix uralensis und *Buteo b. vulpinus* offensichtlich das allerbeste Jahr während der ganzen Untersuchungsperiode gewesen ist, jedenfalls besser als z.B. 1966. Auch WENDLAND (1952) kann von einem ganz extrem guten Kulminationsjahr in Wäldern Berlins sprechen; i.J. 1933 war das Mittel der ausgeflogenen *Buteo b. buteo* Jungen pro Brut (2,6) wesentlich höher als in allen übrigen Kulminationsjahren bis 1951.

Die grösste Einheitlichkeit scheinen bisher

die Aufgangsjahre aufzuweisen. Jedoch bildet der *Buteo b. vulpinus* 1965 eine merkwürdige Ausnahme: die Gelege waren klein und es kamen mehrere nicht-brütende Paare vor.

Viele Unregelmässigkeiten weisen die Untergangs- und Zwischenjahre auf. Der tatsächliche Tiefpunkt im Bruterfolg unserer Vogelbestände scheint manchmal in den Untergangsjahren, aber auch erst in den Zwischenjahren (oder in beiden) erreicht zu werden. So waren 1955 und 1956 beides sehr "schlechte" Jahre, das

TAB. 8. Die übriggebliebene Nahrung der Nestjungen vom *Strix aluco* nach Phasen des Erdmausmassenwechsels, in den Jahren 1952—68. (*Lehtopöllön poikasten ylijäämäravinto pelto-myyrän kannanvaihtelun eri vaiheissa 1952—68.*)

	Mittleres Alter der Jungen Poikasten keskimääräinen ikä								
	0—6 Tage 0—6 päivää			7—13 Tage 7—13 päivää			14—30 Tage 14—30 päivää		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	11	45 %	1.5	14	57 %	0.8	34	15 %	0.5
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	17	82 %	6.6	28	68 %	4.1	49	25 %	0.5
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	21	52 %	1.2	23	52 %	1.7	37	22 %	0.4
Zwischenjahre <i>Välivuodet</i>	25	64 %	1.7	17	53 %	1.3	38	13 %	0.3

a = Anzahl der Nestbesuche

Pesäkäyntien lukumäärä

b = Wenigstens 1 Beutetier in % von Nestern

Niiden pesäkäyntien prosenttiosuus, jolloin pesässä on ollut vähintään 1 ylijäämäsaalis

c = Mittlere Zahl der Beutetiere pro Nestbesuch

Ylijäämäsaalisyksilöitä keskimäärin pesälläkäyntiä kohti

TAB. 9. Die übriggebliebene Nahrung in den Nestern vom *Aegolius funereus*. Die Jungen durchschnittlich 0—14 Tage alt. (*Helmiopöllön poikasten ylijäämäravinto, poikaset 0—14 päivän ikäisiä.*)

	a	b	c	d	e
Aufgangsjahre <i>Nousuvuodet</i>	10	7	3.4	<i>Clethrionomys</i> 23, <i>Apodemus</i> 4, <i>Mus</i> 2, <i>Sicista</i> 1, <i>Sorex araneus</i> 1, <i>Turdus iliacus</i> 1, <i>Carduelis spinus</i> 2	<i>Clethrionomys</i> 2, <i>Apodemus</i> 1, <i>Sorex sp.</i> 1
Kulminationsjahre <i>Kulminaatiovuodet</i>	7	5	7.6	<i>Clethrionomys</i> 34, <i>Microtus</i> 19	—
Untergangsjahre <i>Laskuvuodet</i>	4	0	0	—	<i>Clethrionomys</i> 2, <i>Microtus</i> 2
Zwischenjahre <i>Välivuodet</i>	4	2	2.8	<i>Clethrionomys</i> 7, <i>Microtus</i> 1, <i>Neomys</i> 1, <i>Sorex sp.</i> 1, <i>Turdus iliacus</i> 1	<i>Clethrionomys</i> 1

a = Zahl der Nestbesuche

Pesilläkäyntien lukumäärä

b = Zahl der Nester mit wenigstens 1 Beutetier

Niiden pesilläkäyntien määrä, jolloin pesässä on ollut vähintään 1 ylijäämäsaalis

c = Beutetiere in Durchschnitt pro Nestbesuch

Ylijäämäsaalisyksilöitä keskimäärin pesilläkäyntiä kohti

d = Beutetiere zusammen

Saaliseläimiä kaikkiaan

e = Beutetiere zufällig in Nestern mit grösseren Jungen oder Eiern

Saaliseläimiä satunnaisesti vartuneilla poikueilla tai munapesissä

Jahr 1959 aber nur für den *Aegolius* wirklich unvorteilhaft (ein völliger Rückgang der Rötelmaus im Gegensatz zu den übrigen Mäusen?). Es wurde sogar eine deutliche, obgleich offenbar nur lokale Invasion vom *Asio otus* i.J.

1959 in der Umgebung von Hämeenlinna festgestellt (eine lokale Feldmausgradation?). Diese Invasion geht jedoch nicht aus Abb. 2 hervor, weil die Bruten erst als fliegende Jungen im Hochsommer von Ilkka und Timo

APPENDIX 1. Die Gesamtzahl der Nestfunde und die Brutgrösse der untersuchten Arten 1952—66.

	<i>Aegolius funereus</i>			<i>Asio otus</i>	
Beobachtungsjahre Vuosi	Zahl der Nestfunde Pesälyötyjen määrä	Gelegegrösse Munaliuku	Zahl der Jungen Pesäpötkösten lukumäärä	Zahl der Nestfunde Pesälyötyjen määrä	Gelegegrösse Munaliuku
1952	—			1	
1953	10	(3),(5),(5),(6),(6)	4,4,5	4	(5),(5),(5)
1954	24	(3),(4),(4),(4),(4),(5),5,(6)	3,4,4,4,4,4,5,5,5	8	(6),6
1955	3	3	3(+1)	1	4
1956	4		4,4,4	4	(1),(3)
1957	7		3,4,4,5,5,6,6	3	6
1958	12	(3),6	3,4,5,5,6	3	(6)
1959	8	3,(4),5,7	1(1),2,4,4,5	5	3,4
1960	6	3,(4),4,4	3	4	(2),2,3,5
1961	19	(3),4,4, 5,5,5,5,5, 6,6,6	4,4,4,4, 5,5,5,5(1),5(1), 6,6,6,6,6(1)	8	(4)
1962	28	(3),(4),(4),(5),(6), 6,6, 7,7,7,7,8,8	1,3,3,3, 5,5,5,5,5(1),5(1), 6,6,6,6,6,6, 7,7,7,7,7(1),8	16	3,6, 7,7,7,7
1963	13	3,(4),4,4,4, 5,6,6	1,1(+2),2,2,2, 3,3,3,3,3(1),3(+2)	1	
1964	34	(1),(4),4,4,4,4,4, (5),5,5,5,5,5,5,5, (6),(6),6,6,6,6,6, (7)	0(+6),1(1,+1),1(+2),2(+1),2(+3), 3,3,3,3,3,3(+1),3(+1),3(+1),3(+1),3(+2), 4,4,4,4,4,4(+1),4(+1),4(+1), 5,5,5,5,5(+1)	5	4,4
1965	56	(3),(3),(4),4,4,4,4, 5,5,5,5,5,5,5,5,5, 6,6,6,6,6,6,6,6,6,6,6, 7,7,7,9	2,3,3,3,3, 4,4,4,4,4,4,4,4(+1),4(+2),4(+2),4(1,+1), 5,5,5,5,5,5,5,5,5,5,5(1),5(+1), 6,6,6,6,6,6,6,6,6,6(+1),6(+1),6(+1)	7	
1966	59	(3),(4),(4), 5,5,5,5,5,5,5,5, 6,6,6,6,6,6,6,6,6, 7,7,7,7,7,7,8,8	0(+4),2,3, 4,4,4,4,4,4,4,4,4, 5,5,5,5,5,5,5,5,5,5(+1), 6,6,6,6,6,6,6,6,6,6, 7,7,7,7,8	6	

In der Spalte "Gelegegrösse" stehen die nicht vollständigen Gelege in Klammern. Die nicht-brütenden Paare sind im allgemeinen weggelassen; nur beim Waldkauz sind die "0-Gelege" erwähnt, wenn die Vögel Nester ohne Eier oder Eier von einer anderen Vogelart gebrütet haben. In die Spalte "Zahl der Jungen" sind nur mindestens eine Woche alte, vollzählige Jungbruten aufgenommen. Tote oder zurückgebliebene Junge sind in Klammern erwähnt. So bedeutet eine Angabe 2(1) = 2 lebenskräftige und ein schwer zurückgebliebenes Junges, das sich später kaum

(Erisuuruisten munapesyeiden ja kuoriutuneiden poikueiden koko v. 1952—66.)

		<i>Strix aluco</i>		<i>Strix uralensis</i>	
Zahl der Jungen Pesäpoikasten lukumäärä	Zahl der Nestfunde Pesätyöjien määrä	Gelegegrösse Munaluku	Zahl der Jungen Pesäpoikasten lukumäärä	Zahl der Nestfunde Pesätyöjien määrä	Gelegegrösse Munaluku
3	5		2,4,4	—	
5	9	2,5	1,1,4,4	1	
2,2,4	19	3,4,4,5	1,1(+3),2,2,3,3, 4,4,4,4, 5,5,6,6,	2	6
	5		1,2,2	1	
3,4	10	2,2,2,2,3	1,2,2,2,3	—	
2,4	20	0,4,4,6	1,1,1,2,2,3,3,3,3,3,3,3(+1), 4,4,4,4,4	5	3
4,4,4	18	3,4,5,5,6	1,1,2,2,2,3,3,3,3,3,3, 4	4	2
2,3,3	20	3,3,3,3	2,2,2,2,2(+1), 3,3,3,3,3,3,3,4,4	6	3
2,2	13	2,3,4,4	1,2,2,2,2,2(+1), 3,3,4	5	3
1,1,2(+2),3, 4,4,5,6	34	2,3,3, 4,4,4,4,4,4,4, 5,8	1,1,1,2,2,2,2, 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3(1), 4,4,4,4,4,4,4,4,4,4, 5,6	14	(2),2,2(3),4
2,2(+1),2(+1), 2(+4),3,3(+3), 4,4(1),5,5(+2), 6,6,7	56	1,2, 4,4,4,4,4,4,4, 5,5,5, 6,6,6,6	0(+3),1,1,1,2,2,2,2, 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4,4,4,4,4,4,4,4(+1), 5,5,5,5,5,5,5,5(+1),6,6	23	1,(2),(2),2, 4,4,4,4,4, 5,5
3	32	2,2,2,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,5	1,1,1,1,1(+1),1(1),2,2,2,2,2,2,2(+2), 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3	11	2,3,3,3,3,3,
1(+2),2,2(1),3	46	0, 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4,4,4,4	1,1,1,1,1,1,1(+1),2,2,2,2,2,2,2(+1), 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3(+1), 4,4,4,4,4,4	5	2,2,3
2,3,4	73	1,1,1,1,2, 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4, 5,5,5,5,5	1,1,1,1,1(+1),2,2,2,2,2(+1),2(+1), 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3, 3,3,3,3,3(+1) 4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4(1),4(1),4(+1), 5,5,5,5	30	1,(2),2,2,2,2, (3),3,3,3,3,3,3, 3,3,3,3,3,3, 4,4,4
2,3,3	102	0,2, 3,3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4, 4,4,4,4, 5,5,5,5,5,5,5,5,5,5, 6,6,6	1,1,1,1,2,2,2,2,2,2,2,2(+1), 3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3,3, 3,3,3,3,3,3,3(1),3(+1),3(+1),3(+1),3(+2), 4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4,4, 4(1),4(+1),4(+1), 5,5,5,5,5,5,5,5,5,5(+1)	33	(1),1,(2),2,2, 3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4

selbständig entwickeln wird; 3(+2) = 3 lebenskräftige Junge + 2 übrige, die nach dem Ausschlüpfen als tot waren; 1(1, +1) = 1 lebenskräftiges, 1 zurückgebliebenes und 1 totes Junges. (Sarakeeseen "Munaluku" on niiden lajien osalta, joista havaintoja on vähän, merkitty sulkeisiin myös todennäköisesti epätäydelliset pesyeet. Pesimättömät parit (= munaluku 0) on otettu mukaan vain niistä lehtopöllöistä, joiden on todettu hautovan joko tyhjää pesää tai jonkin toisen lintulajin munia.

	<i>Falco tinnunculus</i>			<i>Buteo b. vulpinus</i>			
Zahl der Jungen Pesäpoikasten lukumäärä	Zahl der Nestfunde Pesätyöjien määrä	Gelegegröße Munatuku	Zahl der Jungen Pesäpoikasten lukumäärä	Zahl der Nestfunde Pesätyöjien määrä	Gelegegröße Munatuku	Zahl der Jungen Pesäpoikasten lukumäärä	Beobachtungs- jahre Vuosi
1	13	3,3,3, 5,5,6,6,6	4,4(+1),4(+1), 5,5,5	7	3,3,3	2,2,3,3	1952
2(+1)	23	4,5,5,5, 6,6,6	2(1),3,3,3, 4,4,4,4,4,4, 5,5,5,5,5(+1),7	10	3,3,3,(4),4,4	1,3,3,3,3,3,4	1953
1	38	3,3,4,4,4, 5,5,5, 6,6,6,6,7,7	0(+4),3,3,3(+1), 4,4,4,4,4,4,4(1), 5,5,5,5,5,5,5,5, 5,5,5(+1),5(+1), 6,6,6,6,6	7	3,4	2,2,2,2,3,4	1954
2,2,3	6	5	3(+1)	7	2,2	2,2,2,2,2,2,3	1955
2,3	24	3,3,4,4,4, 5,6,6,6	1,1,1,1,2,3,3,3(+1), 4,4,4,4,5,5	8	2,(3),3	1,1,1,1(+1),2,2	1956
1,2,2,3,3,4	17	3,4,5,6,6	2,3,3,3, 4,4,4,5,5	4	2,2,3,3	1,2	1957
1	33	5,5,5,5,5,5, 5,5,5, 6,6,6,6,6,6,7	2,3,3,3, 4,4,4,5,5,5,5,5,5, 6,6	8	3,3,3,3	1,2,2,2,3,3,3	1958
1,1,1,1(+1),1(+1) 2,2	22	4,4,4, 5,5,5,5,6	1,3,3,3, 4,4,4,4,4,4(1), 5,5,5,5,5,6,6	10	2,(3),4	2,2,2(+1),3,3,3(+1)	1959
1,1,2,2,2, 3,3,3,3, 4,4,4,4,5	15	5,5,5	1,2,2(+3),4,4,4,5	6	3	1,2,2	1960
1,2,2,2,3,3,3	18	3, 5,5,5,6	2,2,2, 4,4,4(+1), 5,5,5,5, 6,6	17	2,3,3	1,1,2,2,2,2,2, 3,3,3,3,3	1961
1,2,2	28	3,4, 5,5,5,5,5, 6,6,6,7,7	3, 4,4,4(1),4(+1), 5,5,5,5,5,5, 6,6	29	3,3, 4,4,4,4,4	1,2,2(1), 3,3,3,3,3,3,3,3(+1), 4,4,4,4,4,4	1962
1,1,1,1,1,1 2,2,2,2,2,2,2,2, 3,3,3,3, 4,4	4	4,5	4,4	24	2,2,2	1,1,1,2,2,2,2,2,2, 2,2,2,2,2,2(1), 3,3(+1)	1963
1,1,1,1,1,1 2,2,2,2,2,2,2,2, 3,3,3,3, 4,4	10	3,4,4,4, 5,6,6	2,3,3,3, 4,5, 6,6	14	2,2,2,3	1,1,1,1, 2,2,2,2,2,2,2	1964
1,1,1,1,1,1 2,2,2,2,2,2,2,2, 3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4,4	9	4,6	1,2(+1), 4,4,5,5, 6,6	14	(1), 2,2,2,2,2,2,2, 3	1,1(+1), 2,2,2,2,2,2,2	1965
1,1,1,1,1,1 2,2,2,2,2,2,2,2, 3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4,4,4	5		4,6,6,6	24	(1), 3,3,3,3,3,3,3,3, 4,4	1,2,2,2, 3,3,3,3,3,3,3,3,3, 3,3,3, 4,4	1966

Sarakeeseen "Pesäpoikasten lukumäärä" on otettu vain vähintään viikon ikäiset, täysilukuiset pesyeet. Kuolleet ja kitukasvuiset poikaset on pantu sulkuihin. Merkintä 2(1) tarkoittaa = 2 elinkykyistä + 1 kitukasvuinen poikanen, 3(+2) = 3 elinkykyistä + 2 kuoriutumisen jälkeen kuolleeksi todettua ja 1(1, +1) = 1 elinvoimainen, 1 kitukasvuinen ja 1 kuollut poikanen.)

TAB. 10. Die Ringfunde von Altvögeln, in den Jahren 1952—64 als Nestjunge beringt. In Klammern die Anzahl aller im Gebiet zur selben Zeit beringten Waldkäuze. (*Havaintoalueella 1952—64 poikasina rengastettujen ja pesimäikäisinä tavattujen lintujen löydöt. Sulkeissa alueella vastaavana aikana rengastettujen nuorten lehtopöllöjen kokonaismäärä.*)

	<i>Strix aluco</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Buteo b. vulpinus</i>
Beringt in den Aufgangsjahren <i>Rengastettu nousuvuosina</i>	14 (151)	4	2
Beringt in den Kulminationsjahren <i>Rengastettu kulminaatiovuosina</i>	14 (255)	13	5
Beringt in den Untergangsjahren <i>Rengastettu laskuvuosina</i>	3 (101)	6	2
Beringt in den Zwischenjahren <i>Rengastettu välivuosina</i>	8 (131)	1	—

Sahi entdeckt wurden. Das eigentliche "Untergangsjahr" folgte dann erst 1960. In den 60er Jahren war das Untergangsjahr 1963 sehr schlecht für Greifvögel; auffallend ist nur, dass der *Strix uralensis* nicht in diesem Jahre sondern erst 1964 aus das Brüten verzichtete. Die andere Waldart, der *Aegolius funereus*, hatte gleichzeitig ein nicht so schlechtes Brutjahr.

V. Sterblichkeit der Jungen nach dem Ausfliegen

Eine Frage von grossem allgemeinen Interesse, welche Zusammensetzung die nistenden Bestände je nach den Geburtsjahren der Tiere enthalten, kann nur mit Ringfunden beantwortet werden, und zwar mit Funden von älteren, brutreifen Vögeln. Leider wird so das Ringfundmaterial aus einem angesichts seiner Mäusebestände einheitlichen Gebiet zu begrenzt, um einwandfreie Schlussfolgerungen zuzulassen.

In Tab. 10 sind Ringfunde von Arten mit umfangreicherem Material gesammelt worden. Die Vögel sind als Nestjunge innerhalb unseres Untersuchungsgebietes in den Jahren 1952—64 beringt und hier oder anderswo mindestens 1 Jahr alt (im Juni des nachfolgenden Jahres oder später) angetroffen worden. Ausser den von G. Nordström 1952—1964

publizierten Ringfunden sind vom *Strix aluco* die unpublizierten Kontrollen Linkolas von brütenden, als Nestjunge beringten Vögeln mitaufgenommen worden. Aus diesem Material kann man betreffend des *Strix aluco* doch ahnen, dass die Nestjungen der Aufgangsjahre vielleicht am besten und die der Untergangsjahre am schlechtesten in der Weiterentwicklung gedeihen werden.

Die Aufteilung der Sterblichkeit von Jungvögeln in verschiedenen Jahren und in verschiedenen Jahreszeiten, ist in Tab. 11 am *Strix aluco* dargestellt. Nur diese Art bietet genügend Material.

Betrachtet man die monatliche Verteilung der Ringfunde in dem gesamten Material, kann man kaum eine Übereinstimmung mit den Resultaten von SOUTHERN *et al.* (1954) finden. Sie haben nämlich eine sogar minimale Mortalität der *Strix aluco*-Jungen in den nächsten Monaten nach dem Flüggewerden konstatiert, solange die Jungen noch ganz abhängig von den Eltern sind, und eine drastische Erhöhung der Sterblichkeit bei und nach dem Selbstständigwerden im September und Oktober festgestellt. In unserem Material liegt der Höhepunkt der jährlichen Sterblichkeit erst in den späten Wintermonaten und im Frühling.

TAB. 11. Rückmeldungen der im Untersuchungsgebiet i.J. 1952—66 beringten Waldkäuze. (Tutkimusalueella v. 1952—66 rengastettujen lehtopöllöjen löydöt.)

a	b	c	d	e	f
1952	8	0/0	—	—	—
1953	17	2/0	12 %	7, 8	4—5
1954	51	1/0	2 %	3	4, 9, 10
1955	7	0/1	—	8	—
1956	11	1/2	9 %	9, 10, 5	—
1957	50	3/0	6 %	11, 4, 6	3, 6
1958	36	0/0	—	—	9, 1, 4
1959	43	7/2	16 %	7, 11, 3, 3, 4, 4 Reste, 5, 5 Reste, 6	11, 11, 1, 2, 3
1960	23	1/2	4 %	2, 3, 4	—
1961	86	2/1	2 %	7, 3, 5	1
1962	168	13/3	8 %	Sommer, 8, Herbst, 10, 10, 11, 12, 2, 2, 2, 2, 3, 4, 4, 4, 5	7, 11, 11, 12, 1
1963	51	4/5	8 %	7 Reste, 8, 8, 9, 10, 12, 1, 3, 4	8, 8
1964	92	7/1	8 %	8, 9, 9, 12, 12, 2, 4 Reste, 5	9, 1, Winter, 5
1965	174	14/8	8 %	Sommer, 7, 7, 7, 8, 8, 8, 9, 10, 10, 1, 1, 1, 1, 1, 2, 2, 2, 4, 4, 4, 5	7, 8, 10, 12, 2, 3, 5, 5

a = Beringungsjahr

Rengastusvuosi

b = Anzahl der beringten Nestlinge und fliegenden Jungvögel

Rengastettujen pesäpoikasten ja lentokykyisten nuorten lintujen lukumäärä

c = Anzahl der Rückmeldungen von Jung-/und Altvögeln während des nachfolgenden Jahres

Nuorten/vanhojen yksilöiden rengastöydöt

d = Rückmeldungprozente der Jungvögel

Nuorten lintujen löytöprosentti

e = Fundmonate der tot, krank, erschöpft oder verletzt gefundenen Vögel während des nachfolgenden Jahres (von Juli des Beringungsjahres bis Juni des nachfolgenden) bei Jungvögeln, Altvögel kursiviert angegeben

Kuolleina, sairaina, uupunaina tai haavoittuneina löydettyjen yksilöiden löytökuukaudet rengastusvuotta seuraavana vuonna (rengastusvuoden heinäkuusta seuraavan vuoden kesäkuuhun). Vanhojen yksilöiden löytökuukaudet kursivoitu.

f = Fundmonate der gefangenen und freigelassenen Tiere, Unglücksfälle und geschossenen Vögel. Die Brutkontrolle nicht eingeschlossen.

Kiinnitettyjen ja vapaaksi päästettyjen sekä tapaturman kohteiksi joutuneiden ja tapettujen yksilöiden rengastöydöt kuukausittain. Kontrollit pesillä jätetty laskuista.

Es mag hier an einige Besonderheiten bei der Beurteilung finnischen Ringfundmaterials erinnert werden. Funde kurz nach dem Flügengewerden nahe bei dem Beringungsplatz werden von dem Beringungsbüro nicht publiziert. Darum kann die Sterblichkeit während des Geburtsommers grösser sein als es hier gezeigt ist. Andererseits sind jedoch die Ringfunde im Sommer und Herbst, wenn die Waldkäuze sich mehr oder weniger in der Waldlandschaft aufhalten, in dem dünn besiedelten Finnland weit zufälliger als z.B. in England und Deutschland. Sie werden oft erst im Winter, wenn der *Strix aluco* nahe bei oder in den Landwirtschaftsgebäuden zu wohnen pflegt, gefunden. Es sei erwähnt, dass der Rigfundanteil für den dauernd im Wald lebenden *Strix uralensis* in Finnland sehr niedrig ist.

Das beste Beispiel für einen "Todeswinter", wenn der ungünstige Wetterverlauf (Abb. 6) mit dem spärlichen

Nahrungsangebot zusammenfällt, bietet der Winter 1959—60. Die zahlreichen Ringfunde sind auf den Frühling konzentriert: die im Winter umgekommenen Vögel werden oft erst im Frühling während der Schneeschmelze gefunden.

Die Fatalität dieses Winters wurde auch von einigen Präparatoren in Uusimaa, südlich vom Untersuchungsgebiet, konstatiert, die dann vielmals die normale Anzahl verhungertes *Strix aluco* zum Ausstopfen bekommen haben. Nahe bei Helsinki hat Myllymäki dann einen Übergang zur Ersatznahrung, dem Rebhuhn (*Perdix perdix*), bei dem annähernd vollständigen Mangel an Kleinsäuern festgestellt.

Eine ähnliche Situation war in dem strengen Winter 1962—63. Die Verluste waren aber dann nicht sehr gross. Eine schlechte Korrelation mit dem Erdmausmassenwechsel weist der Winter 1954—55 auf: gar keine Verluste vor einem Untergangsjahr (Winter normal, aber eine strenge Kälteperiode Ende Februar). Ein

Extremfall war der Winter 1965—66 mit ungewöhnlich langen Kälteperioden und dicker Schneedecke. Es war nur der günstigen Nahrungssituation zuzuschreiben, dass der *Strix aluco* nicht schwer dezimiert wurde. Ein Beispiel für einen ziemlich kalten Winter mit geringen Verlusten vor einem Kulminationsjahr bietet, wie erwartet, auch der Winter 1957—58. Während der beiden Wintern 1963—64 und 1964—65 mit ziemlich hohem Verlustprozent kamen die Tiere meistens schon im Spätsommer und Herbst um.

Wegen der kurzen Beobachtungsreihen und des sehr wechselnden Klimas kann man bisher keine deutliche Korrelation zwischen den Vierjahrsphasen und der jährlichen Sterblichkeit im Ganzen finden: der prozentuale Anteil der toten *Strix aluco*-Jungen von der Zahl der Beringten des vorigen Sommers beträgt vor Aufgangsjahren 6.8 %, vor Kulminationsjahren 6.4 %, vor Untergangsjahren 5.5 % und vor Zwischenjahren 10.9 %. Es war interessant zu prüfen, ob das Material zu den zwei verschiedenen Ringfundergebnissen zu denselben Ergebnissen führen würde. Die allgemeine Zusammensetzung der Altvogelpopulation (Tab. 11) einerseits und die Jungvogelmortalität andererseits, beide je nach Geburtsjahren, müssten ja dieselben Tendenzen aufweisen. Die Einheitlichkeit ist übrigens gut, aber es herrscht doch ein Widerspruch bei den in Kulminationsjahren geborenen Vögeln.

Angesichts der zwei Tagraubvögel wird die Situation komplizierter, da die Mortalität der flüggen Jungen bei Zugvögeln nur während eines kurzen Zeitraumes von dem Nahrungsangebot des Untersuchungsgebietes abhängig ist. In den fernen Überwinterungsgebieten werden auch unsere Vögel unter fremde Tiere aus grossen Gegenden gemischt. Unter diesen machen sich die lokalen Nahrungsgradationen im Brutgebiet und somit die starken Jahresklassen der Lokalpopulationen in weit verschiedenen Jahren geltend. Darum kann sich die winterliche Populationsdichte — und die eventuelle Nahrungsmangel — auf

Grund der finnischen Verhältnisse nicht beurteilt werden.

Allgemein bekannt ist doch der in Mittel- und Südeuropa extrem kalte und schneereiche Winter 1962—63, der auch unseren *Falco tinnunculus*-Bestand schwer dezimierte. In guter Übereinstimmung mit ihren fernen Winterquartieren, hauptsächlich im tropischen Afrika, kamen unsere Bussarde dagegen ohne bedeutende Verluste durch. Die *Buteo b. buteo*-Bestände haben ja, wie bekannt, dann in Mitteleuropa schwer gelitten.

VI. Diskussion

Vergleicht man unser Material mit anderen umfangreichen Europäischen Studien an der Populationsdynamik der Raubvögel und Eulen, haben die meisten anderen Autoren verhältnismässig intensive, meistens autökologische Studien auf einem relativ begrenzten Areal im Verhältnis zu Linkolas Untersuchungsgebiet durchgeführt. Eine exakte Taxierung der Brutpaare auf dem ganzen 3 500 qkm grossen Gebiet aus dem die eigenen Beobachtungen Linkolas stammen, ist natürlich ausseracht gelassen worden. Darum haben wir auch das Verhältnis des brütenden und nicht-brütenden Teils der Population nur beim *Strix aluco* direkt erfassen können, und auch dann nur für eine begrenzte Anzahl der am besten bekannten Reviere.

Nur unter Zusammenwirken mit anderer Ornithologen aus weiteren Gebieten, in unserem Fall ca. 14 000 qkm, können die für unser Thema notwendige Zahl an Beobachtungen in finnischen Verhältnissen zusammengebracht werden. Die Populationsdichte der Raubvögel ist nämlich in Häme wesentlich kleiner als in Mitteleuropa, wo SOUTHERN (1959) für *Strix aluco* in Wytham Woods bis zu 8 ♂ ♀/qkm, und WENDLAND (1963) im Berliner Grunewald ungefähr 1/10 dieses Bestands gefunden

haben. Bei uns ist der Waldkauzbestand immer kleiner als 0,5 ♂ ♀/qkm, in grossen Arealen wohl 0,1 ♂ ♀/qkm oder noch kleiner. Vom *Buteo b. buteo* wohnen *pro* qkm in Deutschland, soweit in der Gegend nicht allzuweites offenes Ackerland ist, gewöhnlich 0,5—0,7 ♂ ♀ (MELDE 1956, WARNCKE und WITTENBERG 1959, MEBS 1964), und in Dänemark 0,4 ♂ ♀ (HOLSTEIN 1956). *B. b. vulpinus* hat in Häme nur in einzelnen Extremfällen 0,3 ♂ ♀ (LINKOLA in v. HAARTMAN *et al.* 1965, S. 162), meistens nur 0,1 ♂ ♀ oder noch weniger.

Weitere Zurückhaltung üben wir in Bezug auf unsere Kenntnisse von der Fluktuation der Beutetiere, die nur in grossen Zügen rekonstruiert werden konnten, und auch dann hauptsächlich nur Bestandsschwankungen einer Art, der Erdmaus, abspiegeln.

Dieser Lücken bewusst haben wir uns jedoch diese tentative Behandlung der brutbiologischen Daten der Greifvögel im Rahmen des Erdmausmassenwechsels erlaubt. Zuweitgehende statistische Bearbeitungen sind jedoch vermieden worden.

Unsere Ergebnisse über offensichtlich frühzeitigeres Nisten wenigstens bei *Aegolius* und *Strix aluco* in guten Mäusejahren stimmt genau mit den bekannten LACKSCHEN (1954) Thesen überein. Man kann ja voraussetzen, dass es für die Eulen, die eine extrem lange Aufzuchtperiode vor dem Selbstständigwerden der Jungen haben, überhaupt vorteilhaft ist im Frühling so zeitig wie möglich zu beginnen. Ganz speziell betrifft dieses die Kulminationsjahre, wenn ein Zusammenbruch der Beutepopulationen zu jeder Zeit zu erwarten ist: je entwickelter und erfahrener die Jungvögel diesen kritischen Zeitabschnitt erreicht haben desto besser ist die Lebenserwartung.

Nach SOUTHERN und LOWE (1969) gehen die Gelege von *Strix aluco* in mäusearmen Jahren oft zugrunde,

weil die Weibchen zu oft das Nest verlassen und die Eier deshalb abkühlen. Betrifft das öfter die früheren Bruten als die späteren, wird die Statistik über die Schlüpfdaten irreführend. In unserer Untersuchung wirkt doch diese Fehlerquelle nicht mit: abgekühlte Bruten kommen in Häme beim *Strix aluco* (oder bei den anderen betr. Arten) sehr selten vor. Dagegen kann man in diesem faktischen Unterschied zwischen Häme und Wytham Woods eine interessante Anpassung des *Strix aluco* an die nördlichen Verhältnissen erkennen: unsere "ökologische Rasse" hat entweder kältebeständigere Eier oder — was wahrscheinlicher ist — anderes Brutverhalten. Man konnte sich vorstellen, dass es sich für die englischen Waldkäuze "lohnte" auch das Weibchen für die Nahrungsbesorgung zur Brutzeit anzuwenden, weil die Eier und die kleinen Jungen nur selten der Gefahr abzukühlen ausgesetzt sind, und zwar nur dann, wenn es dem jagenden Weibchen wegen des schlimmsten Nahrungsmangels allzu lange dauert, eine Beute zu schlagen. Nun sind diese schlechtesten Jahre mit ihren knappen Bruten und ihrer schlechten Lebenserwartung für Jungvögel in jedem Fall ziemlich bedeutungslos und die Totalverluste können den Zuwachs nicht mehr beträchtlich gefährden. In dem strengeren Klima im inneren Finnland — mit häufig harter Nachtkälte noch spät bis Mai oder Juni — gehen die Männchen praktisch immer allein auf Nahrungssuche bis die Jungen im Alter von ca. zwei Wochen ein ausreichendes Federkleid bekommen haben.

Das Nicht-Brüten wurde in Häme bei einem Teil der Population aller diesbezüglichen Arten ausser bei dem *Falco tinnunculus* in den schlechten Jahren konstatiert. Doch ist das Nisten bei dem Anteil der Population, der mit Eierlegen beginnt, nie erfolglos. Es ist nicht möglich, eindeutig klarzulegen, ob die nichtbrütenden Vögel alle wegen ihres schwachen physiologischen Zustandes

absolut nicht mit Nisten beginnen können, oder ob das bestandsregulierende System auf einem mehr psychischen Niveau fungiert. Man beachte jedoch, dass z.B. die *Strix aluco*- und *S. uralensis*-Pärchen sich in Häme streng in zwei Gruppen zu teilen scheinen: zu solchen, die gar nicht nisten, und solchen, die ziemlich gute Jungbruten aufziehen. Wenn der physiologische Zustand der Population sehr schwach wäre, könnte man wohl mehr verlassene Gelege erwarten.

Wie bekannt setzt man heute immer nach Lack eine selektionierte (LACK 1954) oder mehr unmittelbare (LACK 1966) Anpassung der Gelegegrösse an den optimalen Anteil der lebensfähigen Jungen voraus, die die Eltern durchschnittlich aufziehen können. Unser Material bestätigt wie erwartet das Vorkommen der auch statistisch signifikanten Unterschiede in der Gelegegrösse zwischen den mäusearmen und mäusereichen Jahren wenigstens bei vier von den von uns untersuchten sechs Arten (Tab. 3). Die Differenz zwischen der Gelegegrösse und der Anzahl der erwachsenen Jungen variierte zwischen den armen und reichen Jahren dagegen ziemlich wenig (Tab. 6), was für ein sensibles Anpassungssystem spricht. Angesichts der beiden Arten, von denen wir viel Material haben, *Aegolius funereus* und *Strix aluco*, gibt es nämlich sowohl in der Gelegegrösse als auch im endgültigen Bruterfolg deutliche Unterschiede nicht nur zwischen armen und reichen Jahren, sondern auch (wenigstens an der Signifikanzschwelle $P < 5\%$) zwischen den Kulminationsjahren und den Aufgangsjahren.

Der SOUTHERNSche (1959) Aussage "Zustand von Überoptimismus", stimmt auch gemeingültig in unseren Verhältnissen: die oben erwähnten, mit einander ziemlich gleichen Differenzen zwischen Eier- und Jungenzahlen sind an sich so bedeutend gross, dass sie eine ziemlich grosse Nestjungensterblichkeit

voraussetzen. Die meisten untersuchten Arten scheinen also übergrosse Bruten zu riskieren, die nur in besonders vorteilhaften Revieren oder von besonders schicklichen Eltern (vgl. SOUTHERN & LOWE 1968) aufgezogen werden können.

Die Bruteffektivität im Ganzen scheint in Häme deutlich besser als südlicher in Europa zu sein. Oben ist schon erwähnt worden, dass unsere Eier- und Jungenzahlen vom *Strix aluco* durchgehend höher sind als in England, Deutschland und in der Schweiz, die vom *Asio otus* höher als in Deutschland. Ausserdem sind z.B. in England das Nicht-Brüten und die Totalverluste beim *Strix aluco* viel allgemeiner verbreitet als bei uns. Über dem *Buteo b. buteo* gibt MEBS (1964) eine Serie von durchschnittlichen Eierzahlen aus Deutschland und Dänemark an; alle liegen unter dem entsprechenden Wert (2.85) von Häme. Auch nach den verschiedenen Phasen der Mäusegradationen detailliert sind unsere Ziffern in allen Phasen den deutschen gleichmässig überlegen.

Wie gestaltet sich nun die Populationsdynamik in unseren nördlichen Populationen, die mehr Eier als die südlicheren legen? Nach MEUNIER (1960) muss man dann voraussetzen, dass das Durchschnittsalter der nördlichen Bestände niedriger liegt. Eine andere Erklärung wäre nur, dass ihre Individuen später die Brutreife erreichten; wenigstens der *Strix aluco* brüdet aber auch in Häme schon einjährig, was bei der beringten Nistpopulation Linkolas mehrere Male festgestellt worden ist. Wer eigene Beobachtungen an finnischen Waldkäuzen in den strengen Wintern gemacht hat, wenn sie sich in die Gebäude oder in den Höfen gedrängt haben, kann sich sehr gut vorstellen, dass die Wintermortalität den grossen Bruterfolg leicht ausgleichen wird. Man kann geradezu vermuten, dass sich die Populationsdynamik des *Strix aluco* in England und Finnland prinzipiell unterscheidet, und zwar so, dass der (nach

MEUNIERS Terminologie) Dichteregulierende "absolute Faktor" in England meistens die Tragkraft der brutzeitlichen Landschaft, in Finnland meistens das Nahrungsangebot im Winter ist. In Häme könnte demnach wenn überhaupt jemals die Population nur nach sehr günstigen Wintern, die Voll- oder Überdichte zur Brutzeit erreichen, (vorausgesetzt, dass das Angebot von Bruthöhlen nicht begrenzt wäre).

Was schliesslich den *Buteo* betrifft,

so können einerseits die höheren Jungenzahlen in erfolgreichen *Buteo b. vulpinus*-Bruten und das seltener vorkommende Nicht-Brüten beim *B. b. buteo*, und andererseits die langen und gefährlichen Zugreisen zu den jedoch geschützten Überwinterungsplätzen des *b. vulpinus* (vgl. oben Winter 1962/63) und die kurzen und leichten Zugreisen mit den hohen Verlusten in den harten Wintern beim *Buteo b. buteo*, sich gegenseitig ausgleichen.

Summary: The influence of the fluctuation in numbers of small rodents on the breeding success of six predatory birds in Häme, South Finland.

The dependence of the breeding success of six species of predatory birds, Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*), the Long-eared Owl (*Asio otus*), the Tawny Owl (*Strix aluco*), the Ural Owl (*Strix uralensis*), the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the Buzzard (*Buteo b. vulpinus*), on the fluctuation in numbers of small rodents was studied from 1952 to 1966 in Häme, South Finland (Fig. 1). The material consists of Linkola's own observations in an area of ca. 3 500 sq. km. and of material collected by means of inquiries from a total area of 14 000 sq. km. Altogether 1 350 observed nests are under consideration.

The pattern of the fluctuations in numbers of the field vole (*Microtus agrestis*) was constructed mainly on the base of statistics concerning damage caused by this species to apple trees and other cultivated plants (in Table 1 the percentage damage to apple trees is given in the last column) collected by Myllymäki in the Department of Pest Investigation (Agricultural Research Centre, Tikkurila), and on more or less occasional trappings and field observations of the same author. The numbers of certain other species of small rodents evidently fluctuate more or less simultaneously with the Field Vole (e.g. the Bank Vole, *Clethrionomys glareolus*), while fluctuations in others are apparently quite independent (the Continental Vole, *Microtus*

arvalis, and especially the Water Vole, *Arvicola terrestris*). The fluctuations of the Field Vole in the study area follow approximately a four-year rhythm, the phases of which are named here as follows: the increase year (*Aufgangsjahr*), the peak year (*Kulminationsjahr*), the decrease year (*Untergangsjahr*) and the intermediate year (*Zwischenjahr*).

The timing of breeding activities is apparently influenced by the quantity of available food. Overwintering species of owls lay eggs earlier during peak years than one would expect purely randomly (cf. Fig. 3—5, where the estimated clutching days for each species and for each year are shown). The same is also true in the case of the migrating Buzzard, or was at least during 1962.

The number of observed nests, as represented in Fig. 2, is by no means a simple and reliable indication of the size of the adult population. Non-breeding couples are frequent during unfavourable years, at least in the case of the Tawny Owl, the Ural Owl and the Buzzard (in Table 2 the percentage of breeding in Tawny Owl territories is given in the last column for each phase of Field Vole fluctuation). The populations of some species have been characterized by invasions: the Long-eared Owl in the peak years of 1954 and 1962 and the Kestrel especially in 1954, when the breeding population in Linkola's area was

three times higher than normal. The numbers of breeding Tengmalm's Owl are influenced by the existence of non-breeding couples as well as by invasions.

Original records with regard to the size of observed clutches are given in Appendix 1, and a frequency distribution of the different sizes of clutches for four species of birds is given in percentage form in Fig. 7 for each phase of the Field Vole fluctuation. Statistics on average clutch size and the number of living young more than one week old and their S.D. are given in Table 3. The t-test has been used to determine the significance of differences in the clutch size and in the number of living young between different phases of the Field Vole fluctuation. The meaning of letter symbols (Table 3) used are as follows: same symbol — no significant difference between the two years compared at the given level of probability, different symbols — the difference is significant.

In general, there is rather a good correlation between clutch size and the fluctuation of vole numbers. In particular the peak years stand out quite distinctly with only a couple of exceptions: the Ural Owl and the Kestrel (the latter species has probably at least as close a connection with the fluctuation in numbers of the Continental Vole as with the Field Vole). When compared with the results of larger surveys published in other countries of Europe, average clutch sizes are throughout higher in our study area (an example of a comparison made of the clutch size and the number of young in Finnish and in German populations of the Buzzard is given in Table 4).

The proportion of whole clutches destroyed (the different causes of observed cases are given for three species in Table 5) cannot be considered more than moderate. No obvious tendencies can be detected between different phases of vole fluctuation. Rough estimates for the partial destruction of laid clutches are indicated for five species in Table 6 on the base of the difference between the averages of clutch sizes and in the number of living young. It is worth noting that there is a slight tendency towards more significant differences

in the column of living young than in the original clutch sizes (Table 3).

In Table 7 a detailed list of the unused food items in the nests of the Tawny Owl is given for each year according to the age of young. In Table 8 the same is summed up according to the phases of the fluctuation in vole numbers. The symbols used are as follows: a = number of nest visits, b = number of nests with at least one item, c = average number of food items per nest. In Table 9 unused food items in the nests of Tengmalm's Owl are given only for nests with young 0—14 days old. Unused food is generally found only in nests with small young.

Some exceptions of individual species to the general trends of other species as well as differences between years belonging to the same phase of the four-year rhythm are discussed. 1962 was generally far better than all other peak years. The occasions on which breeding success is at its lowest also vary between the years of decrease in vole numbers and the intermediate years.

The survival of young Tawny Owls into reproductive age has been investigated (a) by analyzing the origin of adult birds born in the study area during the investigated period and (b) by noting the mortality of young birds during their first year of life. At first sight, it would seem that age cohorts originating from the increase and intermediate years show the highest survival, the years of decrease the lowest. It is the peak years, however, that have the greatest impact on the size of breeding populations. The same is true also in the case of the Kestrel and the Buzzard.

In Table 10 the number of recoveries of individuals ringed in different phases of the four-year period of vole fluctuation are given for the three species for which most material is available. Table 11 gives detailed reports of Tawny Owls originating from a given year-cohort (a): b = number of ringed nestlings and flying young, c = number of recoveries (of young birds during their first living year/number of older birds), d = the percentage mortality of young birds, e = months of recovery of sick, wounded, exhausted and dead birds ringed earlier (older individuals in ita-

lics), f = months during which recoveries of birds caught and released as well as killed and accidentally hurt were made.

The winter mortality of young Tawny Owls depends on the combined influence of available food and weather conditions. When both are unsuitable, a winter with an extremely high mortality rate results (e.g. 1959—60). On the other hand, plenty of food can save the population even in extremely unfavourable weather conditions, as during the winter 1965—66 (cf. the weather diagram according to the meteorological station in Tampere, where the average temperatures (solid lines) for five-day periods

are shown in comparison with long-term averages (broken lines) and the ten day averages of snow cover are indicated in the form of hatched histogram; Fig. 6).

The availability of food has its effect mostly at the very beginning of the breeding season in that it influences breeding or non-breeding and the size of the clutch. The mortality, on the other side, is only partially dependent on the available food in the breeding area: in the question of overwintering species the local weather is another important factor, in migrating species the conditions in overwintering areas the most important factors.

Selostus: Pikkujyrsijöiden kannanvaihtelun vaikutus jyrsijöitä syövien pöllöjen ja haukkojen pesintätulokseen Hämeessä v. 1952—66.

Kirjoituksessa tarkastellaan helmi-, sarvi-, lehto- ja viirupöllön sekä tuuli- ja hiirihaukan kannanvaihteluiden, pesinnän ja pesimättömyyden, pesimisajan, pesimistuloksen ja nuorten lintujen kuolleisuuden riippuvuutta ravintoeläinkantojen vaihteluista. Aineistona on noin 1 350 omaa ja kyselyillä saatua pesälöytöä noin 14 000 km² suuruiselta alueelta Etelä- ja Keski-Hämeestä ja Itä-Satakunnasta. Parhaiten tutkittu mallilaji on lehtopöllö.

Myyräkantojen vaihtelun on voitu tyydyttävästi selvittää vain peltomyyrän osalta. Tämä on tutkimusajana noudattanut 4-vuotisjaksoja, joiden vaiheet on nimetty seuraavasti: nousuvuodet (1953, 1957, 1961, 1965), kulminaatiovuodet (1954, 1958, 1962, 1966), laskuvuodet (1955, 1959, 1963), väli vuodet (1952, 1956, 1960, 1964).

Kulminaatiovuosina on todettu varhaisempaa pesintää kuin sää ja lumipeite edellyttäisivät. Suuret erot vuotuisten pesälöytöjen määrissä (kuva 2) eivät ole suorassa suhteessa aikuisten lintujen kannanvaihteluun: mm. tarkkailuteho on jatkuvasti kasvanut, ja varsinkin lehtopöllö, viirupöllö ja hiirihaukka luopuvat yleisesti pesinnästä huonoina myyrävuosina. Sarvi- ja helmipöllö ovat epäsäännöllisiä, liikkuvia invaasiolajeja, mutta ainakin helmipöllöä saattaa esiintyä myös pesimättömänä tutkimusalueella. Tuu-

lihaukka on kevästä 1963 lähtien ollut tutkimusalueella harvinainen.

Useimpien lajien muna- ja poikasmäärät korreloivat hyvin peltomyyrän kannanvaihtelun kanssa. Selväpiirteisin poikkeus on viirupöllö, mutta myös tuulihaukalla erot ovat vähäiset, joskin odotusten suuntaiset. Vertailuaineistoja muualta Euroopasta on sarvi- ja lehtopöllöstä sekä nimirodun hiirihaukasta. Muna- ja poikasyeet ovat Hämeessä kauttaaltaan suurempia kuin Keski-Euroopassa. Englannissa ja Saksassa lehtopöllö ja sarvipöllö luopuvat pesinnästä yleisemmin kuin meillä, hiirihaukan osalta pesinnästä luopuminen sitä vastoin on tuntematonta. Lehtopöllöpesyeiden tuhoutuminen on meillä harvinaista. Englannissa lehtopöllön munapesyeet huonoina vuosina paleltuvat usein, meillä eivät: kysymyksessä on nähtävästi pohjoisen "ekologisen rodun" sopeutuma ilmastoon.

Sopeutuminen ravintotilanteeseen tapahtuu jo muninta-asteella: huonojen vuosien pienet ja hyvien vuosien suuret munapesyeet menestyvät suhteellisesti lähimain yhtä hyvin, ts. täysiä katastrofeja (kuten esim. piekanalla) ei tapahdu, vaan huonoinakin vuosina kyetään munitut pienet pesyeet hoitamaan. Toisaalta hyvinä vuosina ei olisi mahdollisuuksia kasvattaa enää suurempia poikueita. Kaikkina

vuosina jokainen laji munii keskimäärin vähän ylisuuria munamääriä, joista poikaskuolleisuus karsii osan pois. Selväpiirteisimmän näin on helmipöllön kohdalla. Vain huippuvuosina on todettu helmipöllön ja lehtopöllön pienillä poikasilla (ei enää yli 2-viikkoisilla) saalisylijäämää.

Yksittäisten vuosien tarkastelu osoittaa monia poikkeamia pääpiirteittäin 4-vuotisen pelto-myyrän kannanvaihtelun sisällä. Kulminaatiovuosista 1958 oli hyvin vaatimaton, 1962 ylivoimaisesti paras petolintujen lisääntymisvuosi. Sarvipöllöinvaasio sattui alueella vain 1954 ja 1962, tuulihaukan tilapäinen runsaahuippu vain 1954 (kanta noin kolminkertainen ”normaaliin” verrattuna). Lasku- ja välivuosina todellinen petolintujen lisääntymistehon aallonpohja vaihtelee, niinpä laskuvuosi 1959 oli vielä kohtalainen pesimisvuosi. Viirupöllön lähes täydellinen pesinnästä luopuminen ei tapahtunut laskuvuonna 1963, vaan vasta välivuonna 1964, jolloin helmipöllöllä jo oli kohtalaisen menestyksellinen vuosi. Nämä seikat

johtunevat muiden jyrksijälajien ja pelto-myyrän kannanvaihtelun eroista.

Nuorten vuosiluokkien selviytymistä pesimiskään on tutkittu lehtopöllön rengaslöytöaineiston perusteella a) analysoimalla havainto-alueella tutkimusajankana syntyneiden vanhojen lintujen alkuperää, ja b) tarkastelemalla nuorten lintujen kuolleisuutta ensimmäisenä elinvuonnaan. Nousu- ja välivuosien ikäluokat näyttävät selviytyvän suhteellisesti parhaiten ja laskuvuosien huonoimmin. Kulminaatiovuosina syntyneistä saatiin ristiriitaisia tuloksia, mutta kvantitatiivisesti näyttää niiden panos kuitenkin olevan merkittävin. Sama pitää paikkansa myös tuulihaukkaan ja hiirihaukkaan nähden. Nuorten lehtopöllöjen talvikuolleisuus riippuu ravinnon, lämpötilan ja lumipeitteen yhteisvaikutuksesta. Jos nämä kaikki ovat epäedulliset, seuraa kuolontalvi, kuten 1959—60. Jakson ankarimpana talvena 1965—66 lienee nimenomaan hyvä ravintotilanne pelastanut lehtopöllön katastrofilta.

Literatur

- ANDERSEN, T. 1961. En nordsjaellandsk Natuglebestand (Strix aluco L.) i yngletiden. Dansk. Orn. Foren. Tidsskr. 55: 1—55.
- ARTIMO, A. 1965. Variations in small mammal populations in dry and damp heath forests of Southern Häme (S. Finland). Aquilo, Ser. Zool. 2: 1—16.
- ELTON, C. 1927. Animal ecology. — London.
- V. HAARTMAN, L., HILDÉN, O., LINKOLA, P., SUOMALAINEN, P. & TENOVUO, R. 1963—. Pohjolan linnut värikuvin. — Helsinki.
- HAGEN, Y. 1952. Rovfuglene og Viltpleien. — Oslo.
- HOLSTEIN, V. 1956. Musvaagen (Buteo b. buteo L.). — Kopenhagen.
- KALELA, O. 1938. Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki. Ann. Zool. Soc. Vanamo 5: 1—291.
- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. — Oxford.
- 1966. Population studies of birds. — Oxford.
- MEBS, TH. 1964. Zur Biologie und Populationsdynamik des Mäusebussards (Buteo buteo) (Unter besonderer Berücksichtigung der Abhängigkeit vom Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis*). Journ. f. Orn. 105: 247—306.
- MELDE, M. 1956. Der Mäusebussard. Neue Brehm—Bücherei, 185.
- MEUNIER, K. 1960. Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. Z. wiss. Zool. 163: 397—445.
- MYLLYMÄKI, A. 1959. Bedeutung und Ursachen der Mäusefrassschäden in Finnland. Staatl. Landw. Versuchst. Veröff. 178: 75—100.
- OLSSON, V. 1958. Dispersal, migration, longevity and death causes of *Strix aluco*, *Buteo buteo*, *Ardea cinerea* and *Larus argentatus*. A study based on recoveries of birds ringed in Fenno-Scandia. Acta Vertebr. 1: 85—189.
- OTTERLIND, G. & LENNERSTEDT, I. 1964. Den svenska fågelfaunan och biocidskadorna. Vår Fågelvärld 23: 363—415.
- SCHIFFERLI, A. 1957. Alter und Sterblichkeit bei Waldkauz (*Strix aluco*) und Schleiereule (*Tyto alba*) in der Schweiz. Orn. Beob. 54: 50—56.
- SHELFORD, V. E. 1913. Animal communities in temperate America. — Chicago.
- SOUTHERN, H. N. 1959. Mortality and population control. Ibis 101: 429—436.
- SOUTHERN, H. N. & LOWE, V. P. W. 1968. The pattern of distribution of prey and predation in tawny owl territories. J. Anim. Ecol. 37: 75—97.
- SOUTHERN, H. N., VAUGHAN, R. & MUIR, R.

- C. 1954. The behaviour of young tawny owls after fledging. *Bird Study* 1: 101—110.
- SULKAVA, P. 1965. Vorkommen und Nahrung der Waldohreule, *Asio otus* (L.), in Ilmajoki (EP) in den Jahren 1955—1963. *Aquilo*, Ser. Zool. 2: 41—47.
- SUOMUS, H. 1953. Hiirihaukan ravintokysymys. *Suomen Riista* 8: 36—41.
- TEIRO, H. 1959. Havainnot viirupöllön pesimäajan ravinnosta ja käyttäytymisestä. *Suomen Riista* 13: 93—105.
- WARNCKE, K. & WITTENBERG, J. 1959. Über Siedlungsdichte und Brutbiologie des Mäusebussards. *Vogelwelt* 80: 101—108.
- WENDLAND, V. 1952. Populationsstudien an Raubvögeln. *J. Orn.* 93: 144—153.
- 1957. Aufzeichnungen über Brutbiologie und Verhalten der Waldohreule (*Asio otus*). *Ibid.* 98: 241—261.
- 1963. Fünfjährige Beobachtungen an einer Population des Waldkauzes (*Strix aluco*) im Berliner Grunewald. *Ibid.* 104: 23—57.

Adressen der Verfasser: Pentti Linkola, Poikkijärvi, und Arvo Myllymäki, Maatalouden tutkimuskeskus, Tuhoeläintutkimuslaitos, Tikkurila.

The Cuckoo's ability to find a nest where it can lay an egg

JUSSI SEPPÄ (†)

Introduction. Little seems to be known about the method adopted by the female Cuckoo in searching for the host's nest. The only more recent observations known to me are LÖHRL's (*Ornithol. Berichte* 1950) thorough observations on Cuckoos parasitizing on Meadow-pipits.

In the popular Finnish journal "Luonnon Ystävä" (1930, 34:66—67) there is, however, an old record of the strategy of the female Cuckoo. The author, JUSSI SEPPÄ (1885—1951) was a well-known ornithologist and high-school teacher in biology. Being written in Finnish without even a summary, his pioneer record on the Cuckoo has remained unknown. In order to make it more widely available, *Ornis Fennica* brings a translation of SEPPÄ's original paper.

Both SEPPÄ and LÖHRL agree in that the female Cuckoo neither searches at random nor (as has sometimes been claimed) watches the host build, but uses the same method as a child searching for a hidden sweet, when his parents guide him by saying "warmer" or "hot" every time he approaches the goal. The same method, according to LÖHRL, is used by the Jay in finding the eggs of small passerine birds. — LARS VON HAARTMAN