Der Ornithologische Beobachter

Band 86 / Heft 4 / Dezember 1989

Der Ornithologische Beobachter 86: 265-289 (1989)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

Brutbiologie des Hänflings *Carduelis cannabina* unter den Einflüssen des Gebirgsklimas

Monika Frey

Der Hänfling bewohnt grosse Gebiete Eurasiens und besiedelt die verschiedenartigsten Biotope (Voous 1962). In der Schweiz befinden sich die Hauptvorkommen einerseits im Verbreitungsgebiet der Weinrebe, andererseits im Jura und in den Alpen in Waldfleckenlandschaften (Freiberge, Mähwiesen mit Gruppen von Ausschlagwald im Kettenjura, Moore usw.) und in den Zwergstrauchgesellschaften an der oberen Waldgrenze (Glutz 1962).

Die Brutbiologie ist in den Niederungen relativ gut erforscht (vor allem Dietrich 1983 und Eybert 1985), aus Lagen über 700m, insbesondere aus den Alpen, liegen jedoch keine Untersuchungen vor.

Im Bereich der alpinen Höhenverbreitungsgrenze des Hänflings muss während der ganzen Brutperiode mit Spätschneefällen und Temperaturen unter dem Gefrierpunkt gerechnet werden. Ihre Auswirkungen auf das Brutgeschehen und den Bruterfolg werden deshalb hier besonders untersucht.

Dank. Ich danke allen, die das Zustandekommen dieser Arbeit ermöglicht haben. Insbesondere möchte ich Herrn Prof. U. Glutz von Blotzheim herzlich danken für die Beratung bei der Auswahl des interessanten Themas, die hilfreichen Besprechungen und zahlreichen Anregungen betreffend Feldarbeit und Literatur und vor allem für die überaus wertvolle Überarbeitung des Manuskripts. Ebenfalls herzlich danke ich meinen Eltern für ihre langjährige Unterstützung sowie Markus Iseli für seinen Einsatz bei Fang und Beringung und seine Mithilfe bei Computerarbeiten. Peter Keusch half mir bei der raschen Beschaffung der Apparatur zur

Eitemperaturmessung, wofür ich ihm bestens danke. Paul Mosimann möchte ich für die englische Übersetzung vielmals danken. Die Druckkosten für die farbigen Abbildungen sind in dankenswerter Weise vom Walter-Locher-Gedenkfonds für den Ornithologischen Beobachter und von Prof. U. Glutz von Blotzheim übernommen worden.

1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (UG) auf der Riederalp/Wallis befindet sich an einem SE-exponierten Hang zwischen 1950 und 2200 m ü.M. und umfasst eine Fläche von 73 ha, wovon knapp die Hälfte vom Hänfling besiedelt wird. Es beherbergt eine der höchstgelegenen Brutpopulationen in den Walliser Alpen (bisher höchste Brutnachweise in 2300 m am Grossen St. Bernhard, in 2200 m auf der Riederalp und zwischen 2200 und 2300 m im Val d'Hérens; J. Ch. Doebeli bzw. U. Glutz in Glutz 1962; J. Cl. Praz in Schifferli et al. 1980).

Auf dem Untergrund aus Urgestein dehnen sich bis 1940m ü.M. Mähwiesen und bis zur Wasserscheide zwischen Rhonetal und Aletschgletscher Alpweiden aus. Vor allem in Steilhanglagen befinden sich auf dem Weideland grossflächige Zwergstrauchheiden mit hohem Anteil von Wacholder *Juniperus communis nana* und einzeln oder in Gruppen stehenden langsamwüchsigen, teils strauchförmigen Fichten *Picea abies* (Abb. 1 und 4).

2. Resultate

2.1. Verbreitung, Bestand und Siedlungsdichte

Untersucht wurde ein Teil einer Population, die das ganze auf gleicher Höhenstufe liegende Gebiet zwischen Riederhorn und Bettmeralp besiedelt. Die exakte Brutpaarzahl ist schwer zu erfassen, da Folgebruten wegen der grossen räumlichen Dynamik der Vögel sehr oft ausserhalb des UG liegen bzw. neue Paare hinzukommen. Daher wurde die Teilpopulation durch die maximale Anzahl gleichzeitig aktiver Nester ermittelt. Diese betrug 1985 20–21, 1986 19 und 1987 13–14. Die 1987 festgestellte Abnahme dürfte hauptsächlich auf den schlechten Bruterfolg vom Vorjahr zurückzuführen sein (s. Kap. 2.8.).

Die Hänflinge besiedeln im UG eine Fläche von 34 ha, nicht in «Kolonien», sondern gleichmässig verteilt (Frey 1989), mit Siedlungsdichten 1985–87 von 6,0, 5,6 bzw. 4,0 BP/10 ha. Nach U. Glutz (briefl.) wird das Gebiet mindestens seit den fünfziger Jahren in ähnlicher Populationsstärke besiedelt. Auf der Riederalp sind Brutund Nahrungsgebiete räumlich voneinander getrennt. Die Hänflinge verteidigen ein Nestterritorium, die Nahrung hingegen wird gemeinschaftlich gesucht, wobei z.T. sehr weite Flüge (Entfernungen bis 1190 m, Höhendifferenz bis 165 m) unternommen werden (Frey 1989).

2.2. Besiedlung des Brutgebietes und Paarbildung

Die Erstankömmlinge ziehen zur Nahrungssuche in kleineren und grösseren der höher steigenden Schwärmchen Schneegrenze zwischen Mörel und Riederalp nach. Wenn die Mähwiesen im «Bord» unterhalb Riederalp schon ausapern und zur Nahrungssuche genutzt werden, zeigt sich das Brutgebiet immer noch recht winterlich; nur die steilen Felspartien sind schneefrei. Sobald die ersten freien Stellen im UG erscheinen, beginnen die Hänflinge dieses einzeln oder in kleinen Gruppen zu durchstreifen. Fichtengruppen werden bevorzugt besucht. Bei fortschreitender Schneeschmelze beginnt die Paarbildung. In dieser Zeit singen die & häufig und beginnen den 9 nachzufliegen, wobei sich langsam ein Zusammenhalt bildet. Andere d werden oft verdrängt und durch Nachfliegen aus der näheren Umgebung des ♀ verjagt. Nur äusserst selten konnte ein eigentliches Balzverhalten beobachtet werden: Die o zeigen die auffallenden Gefiedermerkmale durch Spreizen des Schwanzes, Hängenlassen der Flügel und Aufplustern des Brustgefieders. Dabei nehmen sie eine aufrechte Haltung ein und singen laut. In den drei beobachteten Fällen hüpfte das o auf ein 2 zu, und 2mal war noch ein anderes ♂ anwesend.

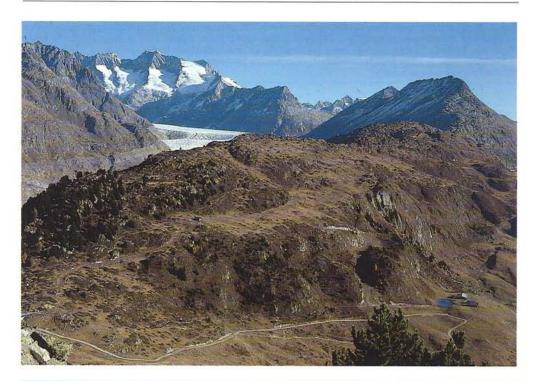
Bei der gemeinsamen Nahrungssuche kann das ♂ sein ♀ ausgiebig aus dem Kropf

Abb.1. Blick aus SSW Richtung auf das Brutgebiet der untersuchten Hänfling-Population.

Das obere Bild zeigt dessen Lage in der weiteren Umgebung des Aletschgebietes. Die Felsaufschlüsse an den süd- bis südostwärts gerichteten Hängen sind u.a. Brutgebiet des Steinrötels Monticola saxatilis. Links im Bild sind Teile des vom Birkhuhn Tetrao tetrix besiedelten Aletschwaldes, senkrecht über dem kleinen See von Fleschu die Moosfluh, das Brutgebiet des Schneehuhns Lagopus mutus, zu erkennen. Im Hintergrund Aletschgletscher, Wannenhorn, Strahlhorn und rechts Eggishorn und Bettmerhorn.

Das untere Bild zeigt die Kernzone des untersuchten Brutgebietes und ergänzt die Strukturkarte (Abb.4) und die Vegetationskarte (Abb.1 in Frey 1989); als Orientierungshilfe diene das Seelein von Fleschu und die in allen Abbildungen auffällige Strasse Riederalp-Riederfurka. Alle Aufnahmen vom Oktober 1989, U. Glutz von Blotzheim.

Views of the main part of the study area; please compare these pictures with the structural map (fig. 4) and the vegetation map (fig. 1 in Frey 1989).





Tab.1. Vergleich der Besiedlung des Brutgebietes 1985–1987, Datum und zeitliche Verschiebung zu 1985. – Comparison of settlement of study area 1985-1987. Date and difference from 1985 in days. (a) flocks below Riederalp, (b) first Linnets in study area, (c) small flocks and individuals in the study area, (d) last flocks in the study area, (e) first pair-formation, (f) constructing first nest, (g) constructing second nest of season, (h) constructing several nests.

	1985	1986		1987	
(a) Schwärmchen im «Bord»	15.4	2.5	+ 18	15.4.	0
unterhalb Riederalp	15.4.	3.5.	+ 10		
(b) erste Hänflinge im UG	17.4.	8.5.	+ 21	20.4.	+3
(c) Schwärmchen und Einzelvögel streifen im Brutgebiet umher	19.4.	9.5.	+20	22.4.	+3
(d) letzte umherstreifende Schwärmchen	4.5.	15.5.	+11	3.6.	+30
(e) erste Paarbindung	24.4.	12.5.	+18	25.4.	+1
(f) Baubeginn erstes Nest	25.4.	12.5.	+17	9.5.	+14
(g) Baubeginn zweites Nest der Saison	14.5.	14.5.	0	9.5.	-5
(h) Baubeginn mehrerer Nester	14.5.	19.5.	+5	9.5.	-5

füttern. Diese Fütterung tritt ausschliesslich vor dem Reifen von frischen Samen auf. In dieser Zeit ernähren sich die Hänflinge von vorjährigen Samen, die sie an noch kahlen Stellen vom Boden aufnehmen. Die Fütterung konnte immer nur zwischen Paarpartnern festgestellt werden, stand aber nie im Zusammenhang mit Ko-

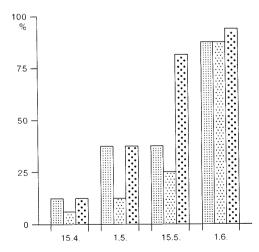


Abb. 2. Verlauf der Ausaperung in den drei Untersuchungsjahren 1985 (feiner Raster), 1986 (mittlerer Raster) und 1987 (grober Raster). Die Säulen geben den prozentualen Anteil schneefreier Flächen an. – Disappearance of snow-cover in the study area in 1985, 1986 and 1987.

pulationen; sie findet durchschnittlich alle 12min statt (130min Beobachtungszeit). Von 11 beobachteten Fütterungen war das ♀ mindestens 9mal in der Legephase. Es deutet somit alles darauf hin, dass diese Fütterungen für legende ♀ wichtig sind.

Ein Vergleich zwischen den einzelnen Phasen der Besiedlung des Brutgebietes und der Paarbildung (Tab. 1) mit der Ausaperung (Abb.2) zeigt z.T. deutliche Zusammenhänge. Die ersten Schwärmchen besuchten das Brutgebiet 1985 und 1987 bereits um Mitte April (12% schneefrei), 1986 hingegen erst Anfang Mai, als ebenfalls 12% der Fläche schneefrei waren. Der Zeitpunkt der Paarbildung liegt für 1985 und 1987 in der 3. Aprildekade, 1986 um Mitte Mai. Zu diesen verschiedenen Zeiten war der Ausaperungszustand wiederum etwa gleich. Obwohl die Paarbildung 1985 und 1987 schon einen halben Monat früher einsetzte, begannen die Hänflinge trotzdem, wie 1986, erst um Mitte Mai mit dem Nestbau. Zu diesem Zeitpunkt war der Stand der Ausaperung in den drei Jahren ieweils sehr verschieden; somit besteht zwischen Nestbaubeginn und Schneefreiwerden kein Zusammenhang mehr.

Ganz ohne Einfluss ist die Schneeschmelze auf den Nestbau dennoch nicht: Es werden nur Stellen zum Nestbau gewählt, die eine Schneebedeckung von höchstens 30

± 5% aufweisen. Obwohl das Nistmaterial aus grossen Entfernungen herbeigeschafft werden kann, meiden die Hänflinge Flächen mit geschlossener Schneedecke auch dann, wenn in Fichten geeignete Neststandorte zur Verfügung stünden.

Das höchste im UG gefundene Nest lag auf 2135 m ü.M. Der SE-exponierte Hang wird bis auf diese Höhe mehr oder weniger geschlossen besiedelt. In der Kammregion wurde nie ein Nest festgestellt. 1986 suchten die Hänflinge im Verlaufe der Brutsaison im Mittel zunehmend höher gelegene Brutorte auf (Regression: y = 1997 + 1,1x, r = 0,4, p < 0,025). Dieses Höhersteigen steht vermutlich im Zusammenhang mit dem 1986 sehr späten Schneefreiwerden der höheren Lagen und zeigt, dass die Hänflinge ihr Siedlungsgebiet nach Möglichkeit ausdehnen.

2.3. Neststandort

Der Hänfling benutzt viele verschiedene Nestunterlagen; bevorzugt werden allerdings Koniferen und Dorngestrüpp. Auf Riederalp wurden die Nester in Fichten und Wacholder (Abb. 8 und 9), vereinzelt auch in Rostblättrigen Alpenrosen Rhododendron ferrugineum angelegt (Tab.2). Fichte und Wacholder gehören zu den bekannten und verbreiteten Nestunterlagen, hingegen fehlt ein Hinweis auf Alpenrose. Diese wird erst ab Ende Juni benutzt, wenn sie von der Blütezeit an besonders dicht ist. Die beiden anderen Unterlagen sind schon zu Beginn der Brutsaison voll bezugsbereit. Im UG besteht ein grosses Angebot an Nistplätzen. So wurden nur 3,2% (n = 126) aller Nestbäume/büsche ein zweites Mal benützt, was zeigt, dass den Hänflingen genügend Möglichkeiten zur Verfügung stehen.

In der Verteilung der Nester auf Fichten und Wacholder (Tab.2) besteht zwischen den Jahren 1985 und 1986 ein deutlicher Unterschied (chi² = 6,35). Dieser zeigt sich auch in der saisonalen Abfolge (Abb.3). Hohe Fichtenanteile treten bei tiefen Temperaturen auf (Durchschnitt Tagesmitteltemperatur des Bautages und des Vortages $TM \le 0^{\circ}C$, chi² = 4,05). Demgegenüber gibt es keine Bevorzugung des Wacholders bei hohen Temperaturen (TM > 12°C, chi² = 0,98).

Als Neststandort benutzte Fichten sind $0.8-9.0 \text{ (M}_{61} 3.4 \pm 1.9)\text{m}$, Wacholder $0.2-1.1 \text{ (M}_{44} 0.6 \pm 0.2) \text{ m hoch (Mittelwert)}$ ± Standardabweichung). Die Nester liegen 0,2-2,5m über Boden (Fichte: M₆₁ 1,1 \pm 0.5 m, Wacholder: M₄₄ 0.3 \pm 0.1 m). Diese Höhen zeigen keine saisonale Variation. Je nach Art der Unterlage reichen die bekannten mittleren Standhöhen von 0,4m (Stechginster, Eybert 1985) bis 1,3 m (Koniferen, Meineke 1979). In Fichten liegt das Nest in der Höhe der längsten Zweige und in Wacholder an der Grenze zur Benadelung; dies entspricht den optisch bestgeschützten Stellen (Abb. 5). Die meisten Nester (65%, 100% = 118 Nester) weisen Expositionen zwischen S und SE auf, also im Vergleich zur Hangexposition leicht nach Süden verschoben.

Die Vegetation des Brutgebietes besteht grösstenteils aus subalpinen Zwergstrauchheiden des Juniperion nanae und Rhododendro-Vaccinion. Dazwischen liegen Fichtengruppen der subalpinen Fichtenwälder

Tab.2. Verteilung (%) der Nester auf verschiedene Unterlagen. – *Percentage of nests in different nest plants*.

		1985	1986	1987
Anzahl Nest	er	44	46	32
Fichte Wacholder Alpenrose	Picea abies Juniperus communis Rhododendron ferrugineum	37,5 55,7 6,8	65,2 31,5 3,3	54,7 39,1 6,2

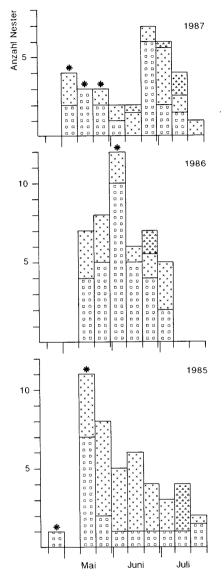


Abb.3. Saisonale Verteilung des Baubeginns in Fichte (Quadrate), Wacholder (Kreuze) und Alpenrose (Dreiecke). Sternchen markieren Dekaden mit Durchschnittstemperaturen < 4°C. In der letzten Junidekade 1987 wurden die meisten Nester bei tiefen Temperaturen zu Beginn der Dekade gebaut; Ende Juni/Anfang Juli setzten dann hohe Temperaturen ein, was die Dekadenmitteltemperatur auf über 4°C steigen liess. – Seasonal distribution of the start of nest-building in spruce (squares), juniper (crosses) and rhododendron (triangles). Asterisks indicate decades with mean temperature below 4°C.

Vaccinio-Piceion. Die Wasserscheide zum Aletschgletscher ist mit Lärchen-Arvenwald Larici-Pinetum cembrae bestockt. Die Weiden im Gebiet gehören zur Trockenen Borstgrasweide Potentillo aureae-Nardetum strictae (Theurillat 1987, Frey 1989).

Massgebend für die Wahl des Nistplatzes dürfte für den Hänfling in erster Linie die Struktur der Umgebung sein. Bei den meisten Neststandorten stehen in einem Umkreis von ≤ 15–20m vereinzelte kleine, von den ♂ als Sing- und Sicherungswarten benutzte Fichten (Abb.6). Gemieden werden die unmittelbare Umgebung grösserer Baumgruppen und hoher Fichtenhorste sowie grossflächige Wacholderkomplexe (Abb.4).

2.4. Nestbau

2.4.1. Nistplatzsuche

Bei der Nistplatzsuche werden Sträucher und kleinere Bäume aufgesucht; die Hänflinge hüpfen darauf herum und schlüpfen oft hinein. Das \circ sucht meist sehr intensiv und wird dabei häufig vom in unmittelbarer Umgebung singenden, sich aber nur selten aktiv an der Nistplatzsuche beteiligenden \circ begleitet. Das \circ konzentriert sich immer mehr auf eine später oft als Neststandort dienende Stelle. Stets bestimmt das \circ den Neststandort. Ein einziges Mal begann ein \circ an einer vom \circ «vorgeschlagenen» Stelle zu bauen, gab den Nestanfang aber bald wieder auf.

2.4.2. Bau des Nestes

Das Nest wird allein vom ♀ gebaut; es wird dabei vom häufig singenden ♂ begleitet. Da sich das ♀ sehr stark auf den Nestbau kon-

Abb. 4. Strukturkarte des UG. Die schwarzen Punkte stellen die Neststandorte von 1986 dar. Durchgezogene Geraden stehen für den Skilift Riederfurka (Richtung W) und den Sessellift Hohflue (Richtung N). – Structural map of the study area. Black dots indicate the nest sites 1986.



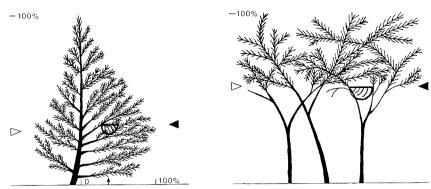


Abb.5. Nestposition bezüglich Struktur der Nestunterlage. Fichte (links): breiteste Stelle (\triangleright) bei 32% der Totalhöhe (n = 11), Nestrand (\blacktriangleleft) bei 36% der Totalhöhe (n = 61; nicht verschieden p > 0,05); Nestmitte (\uparrow) bei 37% der maximalen Ausladung (n = 13). Wacholder (rechts): Benadelung (\triangleright) ab 58% der Totalhöhe (n = 10), Nestrand (\blacktriangleleft) bei 57% der Totalhöhe (n = 46; nicht verschieden p > 0,05). – *Position of the nest in differently structured nest plants*.

zentriert, kommt der Begleitung die Funktion der Feindsichtung und -meldung zu. Ohne direkten Zusammenhang mit dem Nestbau konnte ich 3mal ein ♂ mit Nistmaterial im Schnabel beobachten. Es führte mit dem Kopf ruckartige Bewegungen aus und war immer vom ♀ begleitet. Auch Dietrich (1983) konnte ähnliche Beobachtungen machen. Veroman (1978) schreibt

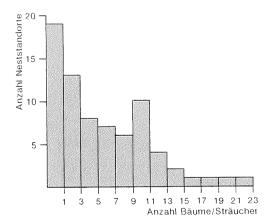


Abb.6. Anzahl Bäume und Sträucher ($\geq 0.5 \,\mathrm{m}$) im Umkreis von 10m um den Neststandort. Berücksichtigt wurden 73 Neststandorte. Je Säule werden 2 Werte (0–1, 2–3 usw.) zusammengefasst. – Number of trees and bushes within 10 m from the nest at 73 nest sites.

diesem auch bei anderen Cardueliden vorkommenden Verhalten eine stimulierende Funktion zu.

Das ♀ sammelt das Nistmaterial von der unmittelbaren Nestumgebung bis in eine Entfernung von etwa 300 m, bevorzugt dazu aber meist einen bestimmten Ort in durchschnittlich 81 m Entfernung (n = 99). Einzelne Beobachtungen lassen vermuten, dass gelegentlich noch grössere Distanzen zurückgelegt werden. Die Höhenunterschiede beim Nistmaterialtransport betragen 0–70 (M₆₀ 24.5) m.

Für Suche und Transport einer Portion Nistmaterial werden bei intensivem Bau durchschnittlich 75 sec (n = 30), für den Einbau ins Nest $53 \sec (n = 31)$ aufgewendet. Zur Errichtung eines Nestes braucht 22), die individuelle Variation reicht von 2-10 Tagen, wobei für den Rohbau 2,5 Tage (n = 19) und für den Feinbau 2,0 Tage (n = 19) benötigt werden. Die auf Riederalp festgestellte Nestbaudauer entspricht etwa derjenigen bei Halberstadt DDR (4,4 Tage, Handtke & Witsack 1972), ist aber deutlich länger als in der Bretagne (2–3 Tage, Eybert 1985). Bei schlechtem Wetter ist die Nestbauaktivität stark reduziert, und es werden keine neuen Nester begonnen. Der

Nestbau fällt vor allem in den Vormittag; am Nachmittag wird kaum gebaut, gegen Abend setzt nochmals schwaches Bauen ein.

2.4.3. Material und Nestdimensionen

Die Nester sind deutlich in Roh- und Feinbau unterteilt. Für den Rohbau werden vor allem Würzelchen und Halme verwendet, die zur Nestmulde hin immer feiner werden. Der Feinbau besteht hauptsächlich aus weichen, gut isolierenden Materialien; so werden oft Papiertaschentücher, Steinwolle und Federn eingebaut. Meist werden noch Haare von Kühen und Murmeltieren für eine innerste Schicht verwendet. Auffallend am Feinbau ist die überwiegende Verwendung von weisslichen Materialien.

Der Feinbau ist zur Zeit der Eiablage auf der Riederalp dicker als in den Niederungen Nordfrankreichs (M₅ 10mm gegenüber M_{35} 5,5 mm, Eybert 1985; p < 0,025). Die Hänflingsnester auf der Riederalp schützen somit besser vor Kälte. Schon Glutz (1987) weist darauf hin, dass im Gebirge brütende Vögel massivere Nester bauen als ihre Artgenossen in tieferen Lagen. Auf der Riederalp wiegen die Nester 7,5-25,7 (M₂₆ 16,2 \pm 4,9)g, der Feinbau allein 0,0–10,2 (M₂₆ 4.8 ± 2.6) g. Kein Unterschied besteht zwischen den Nestgewichten anfangs und Ende der Brutsaison sowie zwischen Nestern, die in kalten bzw. warmen Phasen gebaut wurden. In Hessen (Riess 1973) beträgt das Nestgewicht 10–46 (M_{41} 23,1)g.

2.5. Legebeginn, Eiablage und Legeperiode

2.5.1. Legebeginn

Zwischen Fertigstellung des Nestes und Legebeginn verstreichen oft mehrere Tage. Dieses in allen drei Untersuchungsjahren beobachtete Intervall nimmt im Verlaufe der Brutsaison exponentiell ab (Abb. 7). Eine mögliche Erklärung wäre, dass der Eisprung durch schlechte Witterung verzögert wird. Ausschlaggebend müsste dann das Wetter 2–3 Tage vor Fertigstellung des Ne-

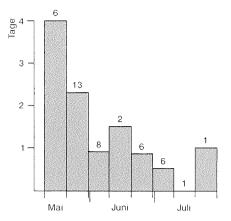


Abb.7. Saisonaler Verlauf des mittleren Intervalls (Tage) zwischen der Fertigstellung des Nestes und dem Legebeginn von 1985–1987. Die Zahlen über den Säulen geben den jeweiligen Stichprobenumfang wieder. Die Daten folgen der exponentiellen Funktion ln y = 1,25-0,05x (1. Mai = 1, r = -0,43, p < 0,025). – Mean delay from completion of nest to start of egg-laying.

stes, also etwa bei Abschluss des Rohbaus, sein. Die Temperatur dieses Tages ist aber weder mit der Länge des Intervalls korreliert (n = 40, r = -0,17, p > 0,05), noch besteht ein Unterschied zwischen der Temperatur des Tages, an dem der Eisprung erfolgte (M_{13} 5,3°C) und derjenigen, an denen er ausblieb (M_{33} 5,1°C, p > 0,05). In einem Fall wurde der Eisprung sogar bei einer Tagesmitteltemperatur von -0,8°C ausgelöst. Diese Resultate zeigen, dass

Tab.3. Saisonale Änderung des Fettdepots zwischen den beiden Ästen des Gabelbeins. Beurteilung nach einer Steiligen Skala (1 = kein Fett) gemäss dem «Merkblatt zur Bestimmung von Fettdepots» der Schweiz. Vogelwarte Sempach. \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, n = Anzahl Hänflinge. – Seasonal variation in fat deposits in the furcula.

Dekaden	$\overline{\mathbf{x}}$	S	n
1.510.5.	1,4	0,58	8
11.520.5.	1,8	0,88	16
21.530.5.	2,5	1,12	22
31.5 9.6.	2,4	1,13	9

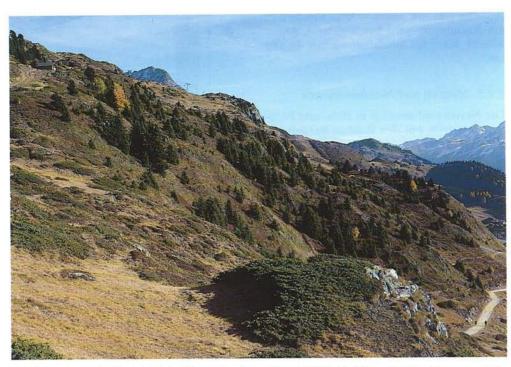


Abb. 8. Blick aus der Fläche Bg2 der Vegetationskarte (Frey 1989) in die Fläche Bg1. Im Vordergrund ein als Neststandort benutzter Wacholder. – View from Bg2 of the vegetation map (Frey 1989) to Bg1; in front typical nest site in juniper.

kein direkter Zusammenhang zwischen Intervall und Witterung besteht. Hingegen scheint die Kondition des ♀ eine wichtige Rolle zu spielen. Die Fettreserven der Hänflinge nehmen im Laufe der Brutsaison zu (Tab.3). Zwei ♀ mit deutlichen Fettreserven (4 Tage vor Baubeginn Fettgrad 3) begannen sofort nach Fertigstellung des Nestes mit der Eiablage. Ein anderes ♀, ohne Fettreserven bei Baubeginn, schaltete vor der Eiablage ein Intervall von mindestens 5 Tagen ein.

Der saisonale Verlauf der Legebeginne ist von Jahr zu Jahr verschieden (Abb. 10). 1985 dürfte den «störungsfreien Normalfall» zeigen; die meisten Hänflinge begannen in den zwei letzten Mai- und in der 1. Junipentade zu legen. 1986 und 1987 wurde das Brutgeschehen immer wieder

durch Schlechtwettereinbrüche beeinträchtigt, was zu auffälligen Unterbrechungen und nachfolgenden Gipfeln durch Ersatzgelege führte.

2.5.2. Eiablage

In der Regel legt das φ jeden Tag ein Ei. Durchschnittlich hielten sich die φ zur Eiablage von etwa 5 Uhr an während 110 min auf dem Nest auf (n = 10; alle Zeitangaben betreffen die mittlere Sonnenzeit MEZ). Bei der Ablage der ersten Eier bleibt das φ weniger lange auf dem Nest als bei den letzten.

Bei 26 % von 38 Nestern konnten auf der Riederalp mehr als 24stündige Legepausen festgestellt werden. 7 dieser 10 Pausen entfallen auf 1985, ein Jahr ohne extreme



Abb.9. Blick aus dem Zentrum des Brutgebietes in Richtung Riederfurka. Im Vordergrund mehrere als Neststandorte gewählte Fichten und Wacholder.— View from the centre of the breeding area in western direction; in front typical nest sites in spruce and juniper.

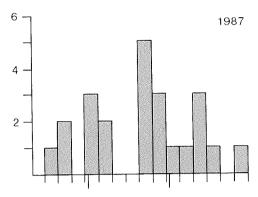
Schlechtwettereinbrüche, aber mit erst spät einsetzender Erwärmung im Juli. In der Literatur finden sich nur wenige Angaben über Legepausen; so wurden eine auf Mellum und zwei bei Halberstadt festgestellt (68 Nester, Dietrich 1983, bzw. 263 Nester, Handtke & Witsack 1972). Die Legeintervalle von mehr als 24h (meist 2 Tage) lassen sich ebenso wenig wie die Pausen zwischen fertigem Nest und Legebeginn direkt mit der Witterung erklären.

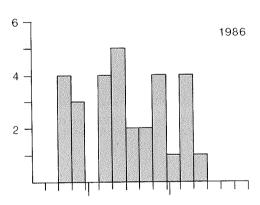
2.5.3. Legeperiode

Auf der Riederalp begannen die Hänflinge alljährlich um den 20. Mai mit der Eiablage. Dieser Zeitpunkt scheint von der Witterung weitgehend unabhängig zu sein (s. Kap. 2.2.); offenbar vermögen ihn nur ex-

treme Schlechtwettereinbrüche zu verschieben (Abb. 19). Das Ende der Legeperiode hingegen variiert von Jahr zu Jahr stark. 1985 begann das späteste ♀ am 24. Juli mit der Eiablage. 1986 war dies jedoch bereits am 10. Juli der Fall. Interessanterweise fand zu diesem Zeitpunkt ein markanter Temperatursturz statt. 1987 begann das späteste ♀, ähnlich wie 1985, am 29. Juli mit der Eiablage; dieses 9 stellt allerdings einen Einzelfall dar, die übrige Population hörte nach dem 15. Juli mit der Eiablage auf, ebenfalls bei einem deutlichen Temperaturrückgang. Es scheint, dass das Ende und somit auch die Dauer der Legeperiode u.a. von der Witterung beeinflusst werden.

In Mitteleuropa beginnt die Legeperiode meist zwischen Mitte April und Anfang Mai. Nur die rauhe Nordseeinsel Mellum (Dietrich 1983) wies in zwei Jahren einen ähnlich späten Legebeginn auf wie die Rie-





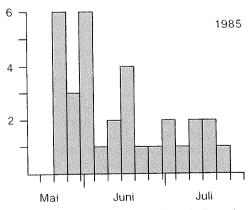


Abb.10. Verteilung des Legebeginns in Pentaden 1985–1987. – Seasonal distribution of egg-laying in pentades 1985–1987.

deralp. Im Rheinland (Hiss 1979), in Luxemburg (Melchior et al. 1987) und in Südfrankreich (Frochot & Petitot 1964) wurden die frühesten Eiablagen um Anfang April festgestellt. Das Ende der Legeperiode liegt meist zwischen Mitte Juli und Anfang August, so auch auf der Riederalp. Die Dauer der Legeperiode ist hier im Literaturvergleich bei den mittleren oder unteren Werten.

2.6. Gelegegrösse

Die mittlere Gelegegrösse auf Riederalp beträgt $4,67 \pm 0,76$ (n = 64); die Unterschiede von Jahr zu Jahr sind trotz stark variierendem Legemuster (Abb. 10) unbedeutend (1985 und 1987 je 4,8, 1986 4,5 Eier). Ein Vergleich mit anderen Populationen ist nur bei Berücksichtigung des saisonalen Verlaufs möglich (Tab. 4). Die meisten Datenreihen zeigen einen Anstieg vom Beginn der Brutperiode bis Juni und dann wieder rückläufige Eizahlen. Interessant ist die saisonale Entwicklung auf Riederalp und Mellum (Dietrich 1983). Auf Riederalp sind Maigelege wie in anderen höheren Lagen der Alpen (Glutz 1962) durchschnittlich deutlich kleiner als in Niederungspopulationen; im Juni und Juli sind die Gelege dann gleichbleibend gross. Auf Mellum wird im Gegensatz zu allen anderen Populationen schon im Mai die höchste mittlere Gelegegrösse erreicht und dies trotz dem in manchen Jahren ähnlich wie auf Riederalp stark verzögerten Legebeginn.

2.7. Brutpflege

Um genaueren Einblick in das Brutgeschehen zu erhalten, wurde 1987 die Temperatur im Nest gemessen. In ein ausgeblasenes Hänflingsei wurde ein Temperaturfühler (Modell Pt 100) mit Wachs zentral eingegossen. Zum Vergleich mit der Aussentemperatur diente ein strahlungsgeschützter Fühler in einer dem Neststandort entsprechenden Lage. Die bei Messungen an 4 Nestern anfallenden Daten wurden von einem

Tab.4. Saisonaler Verlauf der Gelegegrösse. Mellum BRD nach Dietrich (1983), England nach Newton (1972), Côte d'Or F nach Frochot & Petitot (1964), Bonn-Köln BRD nach Mildenberger & Schulze-Hagen (1973), Schweiz nach Glutz (1962; 1 ≤ 700 m ü.M., 2 > 700 m ü.M.), Riederalp nach dieser Studie. n = Stichprobenumfang. – Seasonal distribution of clutch size in different parts of Europe.

	n	April	Mai	Juni	Juli	August
Mellum	-/21/22/19/-		5,0	5,0	4,7	
England		4,7	4,8	5,0	4,7	4.0
Côte d'Or	125	4,5	4,7	4,8		ŕ
Bonn-Köln	54/180/159/81/20	4,4	4,8	4,9	4,5	4,2
Schweiz 1	3/53/11/8/2	5,0	4,9	5,0	4,5	4,5
Schweiz 2	2/10/3/5/-	4,5	4,2	5,3	4,6	,
Riederalp	-/15/33/16/-		4,2	4,8	4,8	

Combirex-Schreiber laufend aufgezeichnet. Die zentrale Lage des Fühlers im Ei lässt keine Angaben über die exakte Bruttemperatur zu, für relative Vergleiche mit der Aussentemperatur sowie die Erfassung von Dauer und Zeitpunkt der Brutpausen ist die Apparatur jedoch geeignet.

2.7.1. Beginn der Bebrütung

Während der Legephase, vor Beginn der Bebrütung, besuchen die ♀ ihre Nester am frühen Morgen zur Eiablage und kehren im Verlaufe des Tages immer wieder für kurze Zeit zurück (Abb.13A). Nachts halten sie sich jedoch nicht auf den Nestern auf. Drei ♀ begannen am Morgen nach der Eiablage zu brüten, das vierte am Abend.

In den Niederungen beginnt die Bebrütung meist mit der Ablage des letzten oder vorletzten Eies (Handtke & Witsack 1972, Hiss 1979, Dietrich 1983, Eybert 1985), auf der Riederalp hingegen bei durchschnittlich 2.9 Eiern (n = 43); bei 4er Gelegen im Mittel bei 2,7 Eiern (n = 8) und bei 5er Gelegen bei 3.3 Eiern (n = 22). Diese Mittelwerte täuschen allerdings darüber hinweg, dass die individuellen Brutbeginne zwischen dem ersten Ei und dem Vollgelege sehr stark schwanken. Eine Aufteilung in bei Legebeginn kalte (um 7 Uhr < 9°C) und warme (> 9°C) Tage ergab, dass die ♀ bei kaltem Wetter spät (Vollgelege oder vorletztes Ei), bei warmem Wetter hingegen früh (alle anderen Fälle) zu brüten beginnen (chi² = 7,06, n = 31, p < 0,025). Biebach (1984) konnte beim Star Sturnus vulgaris zeigen, dass der Energieverbrauch des brütenden 9 mit sinkender Aussentemperatur steigt, und es scheint, dass der Stoffwechsel brütender 9 bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt grösser ist als derjenige nichtbrütender ♀ (Biebach 1977). Das Hinauszögern des Bebrütungsbeginns bei kalter Witterung bringt den Hänflingen demnach energetische Vorteile. Früher Bebrütungsbeginn könnte eine Kompensation des späten Legebeginns sein und hat ausserdem asynchrones Schlüpfen der Jungen zur Folge, was nach Clark & Wilson (1981) das Predationsrisiko vermindern soll. Die Frage bleibt allerdings offen, wieso die Hänflinge dies nicht auch in den Niederungen ausnützen und ebenfalls früh mit der Bebrütung beginnen.

2.7.2. Bebrütungstemperatur und Brutdauer

Bebrütungs- und Aussentemperatur verlaufen parallel (Abb. 11). In einem Nest mit sterilen Eiern entsprach der Verlauf der Bebrütungstemperatur demjenigen eines erfolgreichen Nestes. Bei später aufgegebenen Bruten wurden jedoch schon mehrere Tage vor der Aufgabe nicht mehr normale Bebrütungstemperaturen gemessen.

Die Abhängigkeit der Bebrütungs- von der Aussentemperatur lässt sich statistisch nachweisen (Abb. 12). Bei nur einem Tag anhaltender kalter Witterung (<10°C) bleibt die Bebrütungstemperatur im normalen Bereich (30–36°C). Erstreckt sich

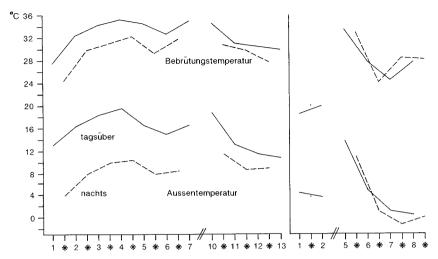


Abb. 11. Verlauf der mittleren Bebrütungs- und Aussentemperatur. 1 = 1. Bebrütungstag (3.00–21.00 Uhr), * =Nacht (21.00–3.00 Uhr) usw. Die linke Darstellung zeigt ein erfolgreiches Nest, die rechte ein Nest, das später aufgegeben wurde. – Mean daily (solid line) and nightly (broken line) nest and ambient temperatures. 1 =first incubation day (3–21 hrs), * =night (21–3 hrs). The left illustration concerns a successful nest, the nest in the right one was later abandoned.

die schlechte Witterung über mehr als einen Tag, so können die φ bei Aussentemperaturen zwischen 5–10°C normal weiter

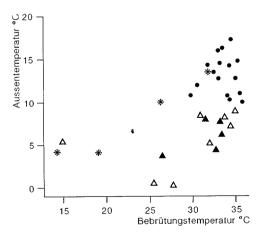


Abb. 12. Vergleich der Tagesmittel von Bebrütungs- und Aussentemperatur bei 4 Nestern. Dreiecke stellen Tagesmitteltemperaturen < 10°C dar (schwarz = Vortag > 10°C, weiss = Vortag < 10°C), Sternchen = 1. Bebrütungstag. – Relation of nest temperature and ambient temperature (daily means).

brüten, unter 5°C jedoch sinken die Bebrütungstemperaturen deutlich, was meist zur Aufgabe des Geleges führt.

Ein erfolgreiches Gelege auf Riederalp wies eine mittlere Bebrütungstemperatur von 32,3°C auf (ohne den ersten Bebrütungstag, an welchem meist niedrigere Temperaturen erreicht werden). Im Freiland liegen die bekannten Bebrütungstemperaturen bei 34 ± 2,38°C (Huggins 1941), 33-35°C (Irving & Krog 1956), 34-38°C (Drent 1973) und 32,2°C (Mittelwert von 36 Singvogelarten; Optimalwert aber meist > 35°C, Webb 1987), beim Schneefinken Montifringilla nivalis hingegen bei 30,8°C (Heiniger 1988). Die beim Hänfling auf Riederalp festgestellte Bebrütungstemperatur liegt somit im unteren Bereich. Dies könnte eine Erklärung liefern zu der im Vergleich zu den Niederungen verlängerten Brutdauer von beinahe 13 Tagen (M₆ 12,0 Tage, Glutz 1962; M₄₈ 11,5 Tage, Handtke & Witsack 1972; M₁₈ 12,3 Tage, Meineke 1979; M₁₅ 12,3 Tage, Dietrich 1983; M₇₀ 12,7 Tage, Eybert 1985). Auch Eybert (1985) erklärt signifikante Unterschiede

Tab.5. Brutdauer von individuell markierten Eiern $(M_6 12,8 \text{ Tage})$. Der Bebrütungsbeginn ist bezogen auf die Legefolge. – Incubation period of individually marked eggs (laying order; start of incubation; incubation, number of days).

Rangfolge in der Eiablage	Bebrütungs- beginn	Brutdauer Tage		
2. oder 3.	3.	12		
3.	4.	12		
4.	4.	12		
1.	2.	13		
2.	2.	14		
5.	5.	14		

zwischen der Brutdauer früher (M₃₈ 13,2 Tage) und später Bruten (M₃₂ 12,1 Tage) in der Bretagne mit der Lufttemperatur.

Da die Nestlinge auf Riederalp meist asynchron schlüpfen (s. Kap. 2.7.1.), bestehen folgende drei Möglichkeiten zur Berechnung der Brutdauer: vom letzten gelegten Ei bis zum letzten geschlüpften Jungen (M_{10} 12,8 Tage); vom Bebrütungsbeginn bis zum ersten geschlüpften Jungen (M_{10} 13,0 Tage) oder anhand individuell markierter Eier (Tab. 5).

2.7.3. Häufigkeit und Verteilung der Brutpausen

Auf Riederalp hält sich das ♀ in den ersten 7 Bebrütungstagen (zwischen 5 und 19 Uhr) durchschnittlich während 85 % der Zeit auf dem Gelege auf (Abb. 13). Bis zum Schlüpfen der Jungen erhöht sich die Anwesenheit auf 93 %. In der Bretagne (Eybert 1985) liegt der entsprechende Wert für die ersten 7 Tage bei 83 % (54h Beobachtungszeit) und für die zweite Hälfte bei 86 % (45h), ist also etwas niedriger als auf Riederalp.

Bei warmer Witterung werden Brutpausen vor allem morgens und abends eingeschaltet (Abb. 14A). Obwohl keine Überhitzungsgefahr der Eier besteht, werden die warmen Mittagsstunden nicht für Brutpausen genutzt. Bei kalter Witterung (Abb. 14B) verlassen die ♀ die Nester häufiger und in regelmässigen Abständen.

Lang andauernde Abwesenheiten (Abb. 14C) stehen immer im Zusammenhang mit sehr tiefen Aussentemperaturen. Obwohl die Bebrütungstemperatur bei solch langen Brutpausen praktisch auf die Aussentemperatur absinkt, und die Embryonen dabei wohl absterben, brüten die ♀ meist noch ein paar Tage weiter. Abb. 14C zeigt wie das ♀ bei fallenden Temperaturen zunehmend öfters Brutpausen einschaltete. Dies wird auch bestätigt durch einen Vergleich der mittleren Dauer des Aufenthaltes des ♀ auf

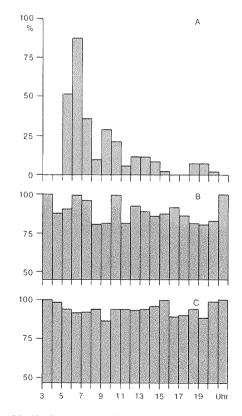


Abb. 13. Sitzphasen (%) des \circ auf dem Nest im Tagesverlauf in verschiedenen Bebrütungsphasen bei 4 Nestern. (A) Eiablage: Mittelwert der Sitzphasen des \circ $\overline{x} = 11,0\%$, Stichprobenumfang n = 200 h. (B) Bebrütung \leq 7 Tage: $\overline{x} = 84,7\%$, n = 247h. (C) Bebrütung > 7 Tage: $\overline{x} = 92,7\%$, n = 214h. - Percentage of time spent incubating by the \circ at different breeding stages. A = egg-laying, B = 100 first seven days of incubation, C = 100 last seven days.

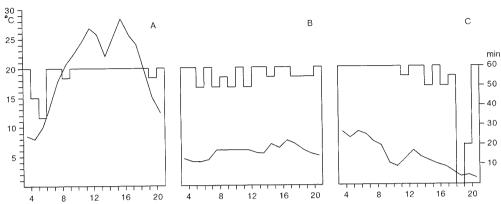


Abb. 14. Vergleich zwischen der mittleren Aussentemperatur (linke Ordinate) als Kurve dargestellt und der Anwesenheitszeit des \circ pro h auf dem Nest (rechte Ordinate, Säulendiagramm) im Tagesverlauf. (A) Nest Nr. 115, 30. 6. 1987, 4. Bebrütungstag. (B) Nest Nr. 125, 21. 7. 1987, 11. Bebrütungstag. (C) Nest Nr. 110, wurde später aufgegeben, 15. 6. 1987, 6. Bebrütungstag. – Mean ambient temperature (line) and presence of \circ (columns) in the course of the day.

dem Nest pro Tag mit der durchschnittlichen Aussentemperatur (Abb. 15). Die einzelnen Sitzphasen (Intervall vom Ende einer Brutpause bis zum Beginn der nächsten) werden bei höherer Aussentemperatur ebenfalls länger und umgekehrt (y = 8,04 + 0,02x, n = 103, r = 0,35, p < 0,025).

Die Nahrungsversorgung des brütenden \circ übernimmt weitgehend das \circ . Es füttert

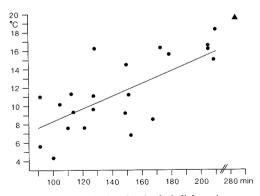


Abb. 15. Vergleich der durchschnittlichen Aussentemperatur mit der mittleren Dauer der Sitzphasen der $\[Phi]$ pro Tag. Die Punkte folgen der Korrelationsgeraden $y=1,47+0,07x,\,n=23,\,r=0,077,\,p<0,025.$ – Mean ambient temperature in relation to mean length of incubation phases of $\[Phi]$ per day.

sein o sowohl auf dem Nest wie auch in der unmittelbaren Umgebung. Das 9 kann ohne weiteres 21/2 h brüten, bis es wieder vom gefüttert wird. Bei kürzeren Brutpausen von 5-15 min verlässt es die Umgebung des Nestes meist nicht: es putzt sich, wird gefüttert und macht höchstens kurze Rundflüge. Die häufigeren Brutpausen bei schlechter Witterung können deshalb nicht direkt mit Nahrungssuchflügen des 9 erklärt werden. Vermutlich füttert das d das brütende 9 bei tiefen Temperaturen häufiger (es konnten folgende 3 Fütterungsintervalle gemessen werden: 54 min, Aussentemperatur etwa 5°C; mind. 105 min bei 14,5°C und mind, 155 min bei 12,5°C). Das ♀ scheint die Brutpausen vor allem zu benützen, um sich durch Bewegung aufzuwärmen.

2.7.4. Jugendentwicklung

Nur das \circ hudert, bei schlechter Witterung im Extremfall bis zum 13. Nestlingstag. Sind die Jungen noch sehr klein, füttert das \circ das hudernde \circ aus dem Kropf, das dann seinerseits die Nahrung an die Nestlinge weitergibt. Später gehen beide Eltern gemeinsam auf Nahrungssuche. Durchschnittlich werden die Jungen alle 48,7 \pm 15,45 min (n = 31) gefüttert, z.T. vom \circ

allein. Fällt ein Partner aus, so kann der verbleibende bei guter Witterung nicht mehr allzu kleine Nestlinge allein grossziehen. Nach dem Verlassen des Nestes bleiben die Jungen noch einige Tage in Büschen in der unmittelbaren Umgebung verteilt, wo sie die futterbringenden Eltern mit leisen Standortlauten auf sich aufmerksam machen. Erst dann folgen sie den Eltern (im Falle einer Zweitbrut dem 3) in die Nahrungsgebiete.

Für die Erfassung des Gewichtes und des Wachstums der 9. Handschwinge wurden die Nestlinge jeweils in den Mittagsstunden im 24-h-Rhythmus gewogen bzw. gemessen (Abb. 16). Auffällig ist die starke Streuung der Daten, die hauptsächlich durch den Unterschied zwischen frühen (bis 25.6.) und späten (26.6.–31.7.) Bruten zustande kommt. Dies zeigt sich auch im Gewicht der Nestlinge, das, jeweils am gleichen Nestlingstag gemessen, im Verlaufe der

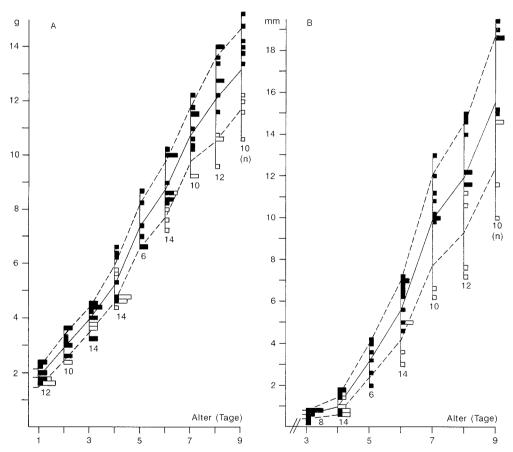


Abb. 16. Gewichtsentwicklung (A) und Wachstum von HS9 (B) bei nestjungen Hänflingen. Da wegen des asynchronen Schlüpfens stets Nesthäkchen vorhanden sind, wurden pro Tag und Nest nur die beiden Maximalwerte berücksichtigt. Dargestellt sind für jeden Nestlingstag Mittelwert und Standardabweichung, Verteilung der Daten (weisse Balken: bis 25.6., schwarze Balken: 26.6.–31.7.) und Anzahl der Stichproben (n). – Weight development (A) and growth of second outermost primary (B) in nestling Linnets. Because of asynchronous hatching only the two largest values per nest and day are considered. Solid and broken lines indicate mean values and standard deviation. White bars refer to early broods (till 25th June), black bars to later broods.

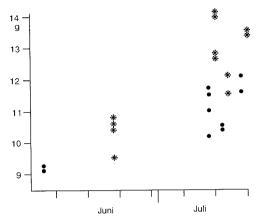


Abb.17. Gewichte 7 Tage (Punkte) und 8 Tage (Sternchen) alter Nestlinge im Verlaufe der Brutsaison. Die Punkte folgen der Geraden y=8,31+0.07x (n=10, r=0.83, p<0.025), die Sternchen der Geraden y=7.05+0.15x (n=12, r=0.85, p<0.025). – Weights of nestlings at the age of seven (dots) and eight (asterisks) days in the course of the breeding season.

Brutsaison zunimmt (Abb. 17). Nebst der generellen Erwärmung erfolgt Ende Juni eine Ernährungsumstellung von vorjährigen auf frische und zudem effizienter genutzte Samen (Frey 1989). Bei kalter Witterung hudert das 9 ausserdem länger, so dass das o im Extremfall o und Nestlinge füttern muss. Die Vermutung, dass die Nahrung einen wesentlichen Einfluss auf die Entwicklung der Nestlinge haben könnte, wird durch folgende Feststellung gestützt: Zwei Nester mit 5 bzw. 4 Jungen befanden sich sehr nahe beieinander, in fast gleicher Höhe und Exposition; Schlüpfzeitpunkt (15.6.1985) und Messtermine stimmten überein. Im Verlaufe der Nestlingszeit wurde bei den 5 pulli ein stetig grösser werdender Rückstand in Gewichtszunahme (durchschnittlich 0.2g pro Tag; y = -0.14+ 0.21x, r = 0.93, p < 0.025) und Handschwingenwachstum festgestellt (durchschnittlich 0.8 mm pro Tag; y = -3.15 +0.82x, r = 0.99, p < 0.025). Auf Riederalp ergeben sich bei der Gewichtsentwicklung von Nestlingen vor allem für Juni-Daten (bis zum 25.6.) deutlich geringere Werte als bei Bonn BRD (Rheinwald 1973, Abb. 18).

2.7.5. Dauer der Nestlingszeit

Die bekannten Nestlingszeiten reichen von 10–17 Tagen (Tast 1970, Handtke & Witsack 1972). Die Mittelwerte betragen bei Halberstadt M₅₂ 12,8 (Handtke & Witsack 1972), je 14,4 auf Mellum BRD (Dietrich 1983) und in der Bretagne (n = 58, Eybert 1985), auf Riederalp hingegen M₁₂ 14,6 Tage. Die längere Nestlingszeit auf der Riederalp steht im Einklang mit der dort vor allem im Juni langsameren Jugendentwicklung (Abb. 16). Bei Störungen kann das Nest schon ab dem 10. Lebenstag (9. Tag, Handtke & Witsack 1972) verlassen werden.

2.8. Bruterfolg und Verlustursachen

Die Bruterfolgsraten auf der Riederalp können von Jahr zu Jahr stark variieren

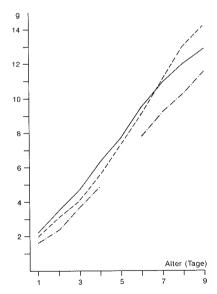


Abb.18. Vergleich der Gewichtsentwicklung nestjunger Hänflinge bei Bonn (ausgezogene Linie; Mittelwerte aller Nestlinge pro Nest, Rheinwald 1973) und auf der Riederalp (bis zum 25.6. strichpunktierte Linie, 26.6.—31.7. gestrichelte Linie; Mittelwerte der beiden schwersten Nestlinge pro Nest). – Weight development of nestling Linnets at Bonn (solid line) and on Riederalp (dotted line till 25th June, broken line 26th June to 31st July).

Tab. 6. Angaben zum Bruterfolg auf der Riederalp. * Näherungswert, berechnet aus der maximalen Anzahl gleichzeitig benutzter Nester im UG und der Gesamtzahl ausgeflogener Jungvögel. – Breeding success on Riederalp. (a) hatching rate, (b) fledging rate, (c) breeding success, (d) number of young/successful nest, (e) number of young/nest with eggs, (f) number of young/constructed nest, (g) reproduction rate.

	1985	1986	1987	n
(a) Schlüpferfolg in %	74,6	27,2	51,4	138/125/90–93 Eier
(b) Ausfliegeerfolg in %	78,6	61,8	71,7	103/ 34/45-47 Nestlinge
(c) Bruterfolg in %	56,6	16,0	34,9	143/131/93–96 Eier
(d) Anzahl Junge/erfolgreiches Nest	4,3	4,2	4,7	19/ 5/ 7 Nester
(e) Anzahl Junge/Nest mit Eiablage	2,5	0,7	1,5	32/ 31/ 22 Nester
(f) Anzahl Junge/vollendetes Nest	2,3	0,6	1,3	36/ 36/ 25 Nester
(g) Nachwuchsrate*	4,0	1,1	2,4	20-21/ 19/13-14 Brutpaare

(Tab. 6). Nach Literaturangaben liegt der Schlüpferfolg in den Niederungen Mitteleuropas zwischen 58% (Mellum BRD. Dietrich 1983) und 75 % (Griesheim F, Hiss 1979), der Bruterfolg hingegen zwischen 31% (Dietrich 1983) und 60% (Rheinland BRD, Mildenberger & Schulze-Hagen 1973), nur in einem Fall bei 86% (Halberstadt DDR, Handtke & Witsack 1972). Schlüpf- und Bruterfolg auf Riederalp sind 1985 sehr gut, 1986 hingegen weit geringer als alle bisher publizierten Minimalwerte (ausser Handtke & Witsack 1972, die in einem Untersuchungsjahr einen totalen Brutausfall durch Raub nachwiesen). Der Ausfliegeerfolg ist in allen drei Untersuchungsjahren ähnlich; ausschlaggebend für einen guten Bruterfolg ist somit der Schlüpferfolg.

Zweitbruten kamen sowohl 1985 wie auch 1987 vor; ihren Anteil zu bestimmen war allerdings wegen der grossen räumlichen Dynamik der Brutpaare trotz Farbberingung nicht möglich. Bei Zweitbruten kann das $\mathfrak P$ schon mit dem Bau des neuen Nestes und vermutlich auch mit der Eiablage beginnen, wenn sich die Jungen der ersten Brut noch im Nest befinden.

Die wichtigsten Verlustursachen auf Riederalp sind witterungsbedingte Nestaufgaben und Ausbleiben der Keimesentwicklung sowie Raub (Tab. 7). Raub ist im Nestlingsstadium die häufigste Verlustursache, im Eistadium hingegen von geringer Be-

Tab.7. Verlustursachen in % bei Hänflingsbruten auf der Riederalp. Die verlorenen Eier bzw. Nestlinge sind in absoluten Zahlen aufgeführt. -- Percentage causes of nest failures (in egg stage/in nestling stage) on Riederalp. (a) weather, (b) no development, (c) died at hatching, (d) predation, (e) abandoned because of manure, (f) abandoned (reason unknown), (g) egg broken, (h) Cuckoo, (i) unknown (sickness?).

Verlust Jahr verlorene Eier/Nestlinge	im Eistadium			im Nestlingsstadium		
	1985 34	1986 96	1987 48–49	1985 28	1986 16	1987 13
(a) Witterung	50	17	33		25	31
(b) keine Keimesentwicklung	11	77	35			
(c) vermutlich Absterben beim Schlüpfen				11	6	
(d) Raub	15	3	29	82	69	69
(e) Aufgabe nach Störung (Jauche)	15					
(f) Aufgabe (unbekannt)	6	2				
(g) Ei zerbrochen	3	1				
(h) Kuckuck			3			
(i) unbekannt (Krankheit?)				7		

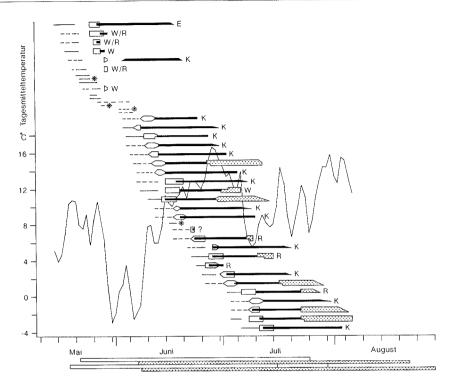


Abb. 19. Schematische Darstellung des Brutverlaufs 1986 sowie der Tagesmitteltemperaturen (Kurve). Für jedes Nest sind Nestbau (Linie; unvollendete Nester sind mit * markiert), Eiablage (weiss), Bebrütung (schwarz) und Nestlingszeit (punktiert) aufgezeichnet. Am unteren Rand der Abb. sind Legeperiode (weiss) und Zeit, in der Nestlinge auftreten (punktiert) für 1985 (die zwei oberen Balken) und 1987 (die zwei unteren Balken) aufgezeichnet. 1987 brach ausser einem g die Population die Legeperiode am 15.7. ab. Verlustursachen: E = Embryonen abgestorben, W = witterungsbedingte Nestaufgaben, R = Raub, K = Eier ohne Keimesentwicklung. Berechnete Daten sind pfeilförmig, Unsicherheitsspannen abgeschrägt bzw. mit unterbrochenen Linien dargestellt. – Progression of breeding performance in 1986 with mean daily temperatures. Each nest shows construction (line), egg-laying (white bar), incubation (bold line), and nestling period (dotted).

deutung, ausser für 1987, als die Rabenkrähe Corvus corone im UG brütete und oft bei systematischem Absuchen von potentiellen Neststandorten von Hänfling und Zitronenzeisig Carduelis citrinella beobachtet werden konnte. Als weitere Nesträuber sind Fuchs Vulpes vulpes oder Marder Martes sp. (abgebissene Federn eines ♀ beim Nest) und Neuntöter Lanius collurio (Raub eines Zitronenzeisig-Nestes) zu nennen. Andere anwesende, mögliche Predatoren waren: Kolkrabe Corvus corax, Elster Pica pica, Tannenhäher Nucifraga caryocatactes, Mäuse, Katze und Hund. In der subalpinen Stufe kann es alljährlich während der Brutzeit zu Schlechtwettereinbrüchen mit Schneefällen und Temperaturen um den Gefrierpunkt kommen, welche beim Hänfling meist grosse Verluste zur Folge haben. Auf Riederalp ist Aufgabe der Nester im Eistadium infolge schlechter Witterung mit je 12% der abgelegten Eier 1985 und 1986 und 17% 1987 erwartungsgemäss häufiger als in den Niederungen: in der Bretagne (Eybert 1985) wurden während fünf Jahren keine und in einem Jahr 12% witterungsbedingte Verluste nachgewiesen; auf Mellum (Dietrich 1983)

im Mittel 8%. Auch Eier ohne Keimesentwicklung waren auf Riederalp (1985 3%, 1986 57%, 1987 18% der gelegten Eier) vor allem 1986 viel häufiger als in den Niederungen (Eybert 1985: 1–16%; Dietrich 1983: 21%).

Der extremste Schlechtwettereinbruch setzte am 28.5.1986 ein und dauerte bis 8.6. In dieser Zeit sank die mittlere Tagestemperatur um etwa 12°C und erreichte Minimalwerte bis zu -3°C. Zudem war diese Zeit gekennzeichnet durch grosse Niederschlagsmengen, wechselnd zwischen Regen und Schnee. An zwei Tagen bildete sich eine Schneedecke von 10 bzw. 2cm Höhe, tags darauf waren jeweils nur noch Bäume und Büsche schneebedeckt. Als direkte Folge auf das Brutgeschehen ergab sich, dass kein einziges vor der Schlechtwetterperiode begonnenes Nest erfolgreich war (Abb. 19): drei Nester wurden während des Bauens aufgegeben, sechs fertige vor der Eiablage, zwei während der Eiablage, drei kurz nach Beginn der Bebrütung und drei weitere Nester, als die Eier nach Ablauf der regulären Brutdauer ohne Schlüpferfolg blieben. Dieser Fall ist besonders interessant.

Ein ♀, das am 26.5.1986 mit der Bebrütung begonnen hatte, gab das Nest erst am 16. oder 17.6., nach Überschreiten der regulären Brutdauer, auf. Die Kontrolle der Eier zeigte früh abgestorbene Embryonen. Somit konnte das 9 wohl die erforderliche Eitemperatur nicht aufrechterhalten (s. Abb. 12). Während eines kurzfristigen Schlechtwettereinbruchs am 9.6. 1985, bei dem nur in einer Nacht Temperaturen bis zu -5°C auftraten (1986 hingegen an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen), blieben die meisten der zu dieser Zeit brütenden 9 erfolgreich. Die Hänflinge können somit Temperaturen bis -5°C kurzfristig kompensieren. Bei länger anhaltenden Kältephasen ist es ihnen jedoch nicht möglich, die für die Embryonalentwicklung erforderliche Minimaltemperatur aufrechtzuerhalten. Messungen bestätigten diese Feststellungen; nach mehreren kalten Nächten begann die Eitemperatur gegen Morgen hin abzusinken, und zudem legten die ♀ vermehrt Brutpausen ein (s. Kap. 2.7.3.).

Ein anderes ç legte am 28. und 29.5.1986 je ein Ei, brach dann die Eiablage ab und begann erst am 2. oder 3.6. zu brüten, wodurch die Eier in der ersten Phase des Schlechtwettereinbruchs ohne Schutz waren. In der Folge brütete auch dieses ç über die reguläre Brutdauer hinaus und gab dann auf. Die Eier wiesen keine Embryonalentwicklung auf; die Keime sind offenbar bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt schon vor Beginn der Bebrütung zu stark abgekühlt und abgestorben.

Ein drittes $\[\varphi \]$ baute 1986 während einer kurzen Zwischenerwärmung ein Nest, begann während der zweiten Kältephase am 4. oder 5.6. zu legen und vermutlich am 7.6. zu brüten. Auch dieses $\[\varphi \]$ gab die verlängerte Bebrütung seiner Eier, die keine Embryonalentwicklung aufwiesen, schliesslich auf. Entweder kühlten sich die Eier vor Bebrütungsbeginn zu stark ab, oder das vorhergehende schlechte Wetter beeinträchtigte die Befruchtung, was wahrscheinlicher ist, da mindestens das letztgelegte Ei nicht mehr Extremtemperaturen ausgesetzt war.

Die drei geschilderten Fälle zeigen, welchen Einfluss nasskalte Witterung direkt auf das Brutgeschehen nehmen kann: Nichtaufrechterhalten der für die Embryonalentwicklung nötigen Eitemperatur, Unterkühlung noch nicht bebrüteter Eier und Beeinträchtigung der Befruchtung. Eine indirekte Folge des Schlechtwettereinbruchs 1986 war, dass trotz nachfolgendem schönem Wetter bis Ende der Brutsaison viele der Gelege ohne Schlüpferfolg blieben. Die □ brüteten im Mittel 7 Tage (n = 8) über die normale Brutdauer hinaus und gaben dann auf (Abb. 19). Stichproben zeigten, dass keine Embryonalentwicklung stattgefunden hatte. In brutbiologischen Untersuchungen über den Hänfling in den Niederungen fand nur Dietrich (1983) auf der Nordseeinsel Mellum unmittelbar nach Schlechtwettereinbrüchen einzelne unbefruchtete Gelege, was sie auf das Ausbleiben von Kopulationen zurückführt. Die vielen Gelege ohne Keimesentwicklung, die auf Riederalp bis Ende der Brutzeit auftraten, lassen hormonelle Ursachen vermuten. Wingfield (1984, 1985a, 1985b) zeigte bei der Singammer Melospiza melodia, dass Schlechtwettereinbrüche über Hormone Einfluss auf die Gonaden nehmen können: Laboruntersuchungen liessen vermuten, dass sich schlechtes Wetter auf die Reproduktion über «Stress» auswirkt, was eine Erhöhung des Corticosteronspiegels und eine Verringerung der Sekretion von Steroidhormonen zur Folge hatte. Felduntersuchungen zeigten jedoch ein differenzierteres Bild. Schlechtes Wetter vor Nestbaubeginn liess meist nicht den Corticosteronspiegel steigen, bewirkte aber eine Verzögerung der Gonadenentwicklung sowie eine Senkung des Spiegels von Steroid- und luteinisierenden Hormonen. Stürme zur Zeit der Jungenaufzucht schienen die Vögel zu «stressen»: der Corticosteronspiegel stieg und das Körpergewicht sank; der Spiegel von Steroid- und luteinisierenden Hormonen sank hingegen nicht, so dass Ersatzgelege sogleich nach einer Wetterbesserung begonnen werden konnten.

Im Nestlingsstadium jedoch verursacht schlechte Witterung nur ausnahmsweise (z.B. beim Tod eines Elters) Brutausfälle (1985 0%, 1986 12%, 1987 9% der geschlüpften Jungen). Bei ungünstigem Wetter verlassen die ♀ die Nester oft nicht oder nur sehr kurz, und die ♂ übernehmen die Versorgung mit Nahrung. Vermutlich ist dieses Verhalten auf Riederalp ausgeprägter als in niederen Lagen, wo z.T. recht hohe Verluste nachgewiesen sind (Dietrich 1983: 0–17%, Eybert 1985: 0–21%).

Aus den Niederungen werden als Hauptverlustursachen im Eistadium Raub (Handtke & Witsack 1972, Hiss 1979, Meineke 1979, Eybert 1985), Ausbleiben der Keimesentwicklung (Dietrich 1983, Eybert 1985) und Eiersammler genannt (Godin, Degauquier & Tonnel 1977). Die wichtigsten Verlustursachen im Nestlingsstadium sind vor allem Raub, daneben noch Aufgabe (Dietrich 1983) und Trockenheit (Godin, Degauquier & Tonnel 1977).

3. Diskussion

Die Brutbiologie des Hänflings im Bereiche der Höhenverbreitungsgrenze in den Alpen zeigt im Vergleich zu den Niederungen Mitteleuropas nur in wenigen Punkten markante Unterschiede. Die auffälligste Abweichung ist der auf Riederalp etwa 3-4 Wochen später einsetzende Beginn der Legeperiode. Vor allem der Umstand, dass die Hänflinge auf Riederalp um Anfang Mai noch praktisch keine Fettreserven besitzen (Tab.3), weist darauf hin, dass der Heimzug direkt in die Umgebung der Brutgebiete führt und die Vögel nicht am Hangfuss die Schneeschmelze in den höheren Lagen abwarten. Dies würde bedeuten, dass sich die Heimzugtermine von Populationen höherer und tieferer Lagen unterscheiden. Berthold (1964) hat schon für den Star umweltbedingte Unterschiede im Zeitpunkt der Brutreife verschiedener Populationen nachgewiesen und die Vermutung geäussert, dass die Brutreife vom zeitlichen und streckenmässigen Ausmass des Zuges abhängt.

Der Zeitpunkt des Legebeginns auf Riederalp (um den 20. Mai) ist sehr gut gewählt. Nestmaterial und geeignete Nistplätze stünden bereits früher im Jahr zur Verfügung, doch sind um diese Zeit die Schönwetterperioden zu kurz, um erfolgreiches Brüten zu gewährleisten.

Zum späteren Legebeginn gesellt sich im Gebirge eine witterungsbedingte Verlängerung von Nestbaudauer sowie Bebrütungsund Nestlingszeit. Das Zeitbudget für Folgebruten wird mit zunehmender Höhenlage überdies auch deshalb immer knapper, weil die Nahrungsbedingungen ab Anfang August ungünstiger werden (Frey 1989) und zudem ab Mitte Juli Schlechtwettereinbrüche die Legeperiode beenden können. Auf Riederalp benötigen die Hänflinge durchschnittlich für die Errichtung eines Nestes 4,6 Tage, beginnen vor Vollendung des Geleges (bei 2,9 Eiern) mit der Bebrütung (12,9 Tage), und anschliessend braucht die Aufzucht der Nestlinge noch 14,6 Tage. Ein mittlerer Brutzyklus (Nestbaubeginn

bis Ausfliegen der Jungen) dauert somit 35 Tage. Ethologische Anpassungen, wie Vorverlegung des Bebrütungsbeginns in die Legephase, intensivere Bebrütung (bei tiefen Temperaturen vermutlich auch häufigere Fütterung des brütenden \(\text{q} \) durch das \(\text{d}' \)) und Brutverschachtelung, gestatten den Brutzyklus bei günstiger Witterung zu verkürzen. Auf diese Weise sind Einsparungen bis zu einer Woche möglich, wodurch die zur Aufzucht von 2 Bruten benötigte minimale Zeitspanne auf ungefähr 65 Tage reduziert wird. Dies würde den Hänflingen ermöglichen, nebst einer missglückten noch zwei erfolgreiche Bruten durchzuführen.

Wie in den meisten bisher untersuchten Hänfling-Populationen ist die Gelegegrösse zu Beginn der Brutsaison kleiner als im Juni. Während die Gelegegrösse in Niederungspopulationen dann wieder sinkt, bleibt sie auf der Riederalp im Juli gleich hoch. Die zu Beginn der Brutperiode relativ kleine und mit Verbesserung des Samenangebotes zunehmende Gelegegrösse ist für Körnerfresser charakteristisch (Glutz 1962, S. 67). Bei den Hänflingen auf Riederalp verzögern sich Handschwingenwachstum und Gewichtszunahme früher Bruten gegenüber späten deutlich: in der ersten Hälfte der Brutperiode haben die Hänflinge offenbar mehr Mühe, 5 Junge grosszuziehen als 4 (s. Kap. 2.7.4). Dass die Abnahme der Gelegegrösse (bei Insektenfressern ab Beginn der Brutperiode, bei Sämereien fütternden Arten erst nach einem Mittbrutzeitgipfel) in der im Gebirge relativ kurzen Brutsaison weniger markant ist als in den früher mit der Eiablage beginnenden Niederungspopulationen, konnte bereits für mehrere Arten nachgewiesen werden (U. Glutz, Referat 17^e Colloque Francophone d'Ornithologie, Paris 1989).

Die Hänflinge finden in sonnigen Lagen der Zentral- und Südalpen noch in der oberen Subalpinstufe durchaus günstige Fortpflanzungsbedingungen und zeigen Anpassungen, die ihnen erlauben, sogar hier Zweitbruten zu zeitigen. Gegenüber Kälteeinbrüchen fehlen hingegen jegliche Anpassungen; entsprechend hoch sind deshalb

auch die Verluste, insbesondere im Eistadium. Zu Beginn der Brutsaison wird bei einer Wetterbesserung sofort mit dem Bau eines neuen Nestes begonnen; der Zeitverlust bleibt gering. 1986 führte allerdings schon ein mehrtägiger Schlechtwettereinbruch während der Hauptlegezeit zu einer extrem niedrigen Nachwuchsrate, die sich sogar auf den Brutbestand des nächsten Jahres auswirkte. Hauptursache waren Verluste ganzer Gelege durch Ausbleiben der Keimesentwicklung, und dies auch bei nach der Kältewelle gezeitigten Gelegen. Trotz vom 9.6. bis Anfang September günstiger Witterung fand die Brutsaison in diesem Jahr schon nach 48 Tagen ein vorzeitiges Ende. In Anlehnung an die Befunde von Wingfield (1984, 1985a, 1985b) müssten hormonelle Störungen die Ursache gewesen sein. Im Nestlingsstadium hingegen kommt es kaum zu witterungsbedingten Verlusten; vermutlich vergrössern die Eltern in dieser Phase ihren Einsatz, was durch weitere Studien erhärtet werden müsste. Ein solches Verhalten wäre sinnvoll, da durch einen Verlust im Nestlingsstadium viel mehr Zeit verloren ginge. Bleiben längere Schlechtwetterphasen aus, kann der Bruterfolg sehr gut sein (1985 57%). Dank gutem Nistplatzangebot und entsprechender Dispersion der Brutpaare hätte z.B. systematisches Suchen von Nestern durch Predatoren relativ wenig Aussichten auf Erfolg. Beträchtliche Schwankungen des Bruterfolgs von Jahr zu Jahr sind für Populationen im Grenzbereich des Artareals charakteristisch.

Einige Ergebnisse (z.B. Neststruktur, Nestgewicht, Bruttemperatur und Verteilung der Brutpausen) können mangels Angaben für andere Populationen mit der Situation in tieferen Lagen noch nicht verglichen werden. Thema einer weiteren Studie könnte auch die Frage sein ob, ausser den erwähnten Anpassungen im Brutpflegeverhalten, noch weitere ethologische Unterschiede zwischen Gebirgs- und Tieflandpopulationen bestehen.

Zusammenfassung, Summary

Der Hänfling hat seine Verbreitungsschwerpunkte in der Schweiz einerseits in Rebbaugebieten, andererseits in Waldfleckenlandschaften und Zwergstrauchgesellschaften in der Montan- und Subalpinstufe. Während Niederungspopulationen in Westund Mitteleuropa schon mehrmals untersucht worden sind, wird hier erstmals die Brutbiologie nahe der Höhenverbreitungsgrenze des Hänflings dargestellt. Im Zentrum stehen die Auswirkungen von Kälteeinbrüchen. Als Untersuchungsgebiet (73 ha) wurden Alpweiden und Zwergstrauchheiden mit Fichtengruppen auf der Riederalp/Wallis (1950–2200 m ü.M.) gewählt.

Der Zeitpunkt von ersten Besuchen der Schwärmchen im Brutgebiet und Paarbildung variiert von Jahr zu Jahr in Abhängigkeit von der Schneeschmelze. Die Eiablage beginnt unabhängig vom Stand der Schneeschmelze um den 20. Mai, d.h. 3-4 Wochen später als in den Niederungen. Vor diesem Zeitpunkt wären die Schönwetterperioden zu kurz, um erfolgreiches Brüten zu gewährleisten. In Abhängigkeit von der Witterung dauern Nestbau mit durchschnittlich 4,6 Tagen, Bebrütung mit 12,9 Tagen und Nestlingsaufzucht mit 14,6 Tagen länger als in den Niederungen. Andererseits erlauben ethologische Anpassungen, wie Vorverlegung des Bebrütungsbeginns in die Legephase, intensivere Bebrütung und Brutverschachtelung, den Zeitbedarf für einen Brutzyklus bei günstiger Witterung soweit zu verkürzen, dass auch im Gebirge die Aufzucht von 2 Bruten innerhalb von etwa 65 Tagen möglich wird.

Die relativ späte Samenreife im Gebirge und die Notwendigkeit, sich anfänglich von vorjährigen Samen zu ernähren, beeinflussen nicht nur die Gelegegrösse (kleinere Gelege zu Beginn der Brutsaison als im Juni/Juli), sondern verzögern auch die Entwicklung der Jungvögel früher Bruten. Vor dem Reifen frischer Samen ist das bauende, legende bzw. brütende 2 überdies auf regelmässige Fütterungen durch das 3 angewiesen. Die Bebrütungsqualität (Bruttemperatur, Dauer der Sitzphasen) wird durch die Aussentemperatur stark beeinflusst.

Der Bruterfolg ist vor allem witterungsabhängig und variiert von Jahr zu Jahr. Kälteeinbrüche können bei dieser an das Gebirgsklima nicht besonders angepassten Art vor allem im Eistadium zu hohen Verlusten führen. 1986 war infolge eines Schlechtwettereinbruchs vom 28. Mai bis 8. Juni (minimale Tagesmitteltemperatur -3°C, Regen und Schnee) nicht nur keine einzige zu diesem Zeitpunkt bereits begonnene Brut erfolgreich, sondern auch bei den meisten der nach der Kältewelle gelegten Eier blieb die Keimesentwicklung offenbar infolge hormoneller Störungen aus; die Brutsaison fand trotz vom 9. Juni bis Anfang September günstiger Witterung schon nach 48 Tagen ein vorzeitiges Ende. Die mit 1,1 Jungen/Paar extrem niedrige Nachwuchsrate (Vorjahr 4,0) beeinflusste entsprechend den Brutbestand 1987 (67% der Vorjahre). Derart drastische Auswirkungen der Witterung auf den Bruterfolg von Körnerfressern sind u.W. bisher nie nachgewiesen worden.

Breeding biology of Linnets Carduelis cannabina under subalpine conditions

In Switzerland, the Linnet breeds mainly in two types of habitat: vineyards on one hand and semi-open, sparsely forested countryside with dwarf shrubs at montane and subalpine levels on the other. This paper deals with its breeding biology at the upper limit of its range in the Alps, more specifically on Riederalp/Wallis (1950–2200 m a.s.l.). At this altitude, snowfalls and freezing temperatures may occur during the breeding period.

From mid-April, with ca. 12% of the surface being free of snow-cover, the Linnets start returning to the breeding area. Egg-laying begins independently of snow-cover around May 20th, i.e. 3 to 4 weeks later than in the lowlands. In relation to the climate, nest-building (4.6 days on average), incubation (12.9 days), and chick-rearing (14,6 days) take longer than in the lowlands. Behavioural adaptations, such as incubating before the completion of the clutch, more intensive breeding, and overlapping broods, may reduce the length of one breeding cycle under favourable conditions, allowing second broods even at this altitude.

Late ripening of seeds and consequently the diet of last year's seeds influence clutch size (clutches are smaller at the beginning of the breeding season than in June/July) and the development of early broods by retarding the growth of the young. Furthermore, before new seeds are available, the building, laying or incubating $\mathfrak P$ relies on being fed by the $\mathfrak P$.

Breeding success is weather dependent and varies from year to year. Linnets are not specifically adapted to the mountain climate, and temperature falls may cause high losses especially in the egg stage. The nest temperature is highly dependent on ambient temperature. In a bad weather period (lowest daily mean -3°C, rain and snow) from 28th May to 8th June all nests already started were lost. Furthermore, eggs laid after this date failed to develop, apparently due to hormonal disorder. Despite favourable weather conditions till the beginning of September, the breeding season ended after only 48 days. The extremely low reproduction rate of 1.1 young/pair (4.0 young /pair in 1985) made the breeding population drop to 67 percent of the two previous years in 1987. We know of no other instance, where weather conditions had such a drastic effect on the breeding success of a seed-eating species.

Literatur

- Berthold, P. (1964): Über den Fortpflanzungszyklus südwestdeutscher Stare und über bedingende Faktoren der Brutreife beim Star. Vogelwarte 22: 236–275.
- BIEBACH, H. (1977): Der Energieaufwand für das Brüten beim Star. Naturwissenschaften 64: 343. (1984): Effect of clutch size and time of day on the energy expenditure of incubating Starlings. Physiol. Zool. 57: 26–31.
- CLARK, A.B. & D.S. WILSON (1981): Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. Quart. Rev. Biol. 56: 254–277.
- DIETRICH, K. (1983): Verhalten und Gesang einer Inselpopulation des Hänflings. Diss. Fachbereich Biol., Univ. Hamburg (Typoprint).
- Drent, R.H. (1973): The natural history of incubation. In D.S. Farner (ed.): Breeding biology of birds. National Academy of Science, Washington, D.C., 262–311.
- EYBERT, M.-C. (1985): Dynamique évolutive des Passereaux des landes armoricaines. Thèse Univ. Rennes I (Typoprint).
- Frey, M. (1989): Nahrungsökologie und Raumnutzung einer subalpinen Population des Hänflings. Orn. Beob. 86: 291–305.
- Frochot, B. & F. Petrrot (1964): 140 nids de Linotte de Côte d'Or. Jean le Blanc 3: 32-40.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau. (1987): Verbreitung, Siedlungsdichte und Brutbiologie der Vögel des Urserentales, insbesondere der Lorbeerweiden-Gesellschaft zwischen Realp und Hospental. Orn. Beob. 84: 249–274.
- GODIN, J., R. DEGAUQUIER & R. TONNEL (1977): Etude de la nidification dans une colonie de la Linotte mélodieuse. Héron 3: 1–26.
- HANDTKE, K. & W. WITSACK (1972): Beobachtungen an einer Brutkolonie des Bluthänflings bei Halberstadt 1959–1962. Naturkdl. Mus. Heineanum 7: 21–41.
- Heiniger, P.H. (1988): Eiablage und Bebrütung beim Schneefinken im Jungfraugebiet (Berner Oberland). Diss. Zool. Inst. Univ. Bern, 3. Teil (Typoprint).
- Hiss, J.-P. (1979): Implantation et évolution d'une population de Linottes mélodieuses à Griesheim. Ciconia 3: 184–185.
- Huggins, R.A. (1941): Egg temperatures of wild birds under natural conditions. Ecology 22: 148–157.

- IRVING, L. & J. KROG (1956): Temperature during the development of birds in arctic nests. Physiol. Zool. 29: 195–205.
- LACK, D. (1947): The significance of clutch size. Ibis 89: 302–352.
- Meineke, T. (1979): Beobachtungen zur Brutbiologie des Hänflings bei Herzberg am Harz. Beitr. Naturkde Niedersachsen 32: 86–93.
- Melchior, E., E. Mentgen, R. Peltzer, R. Schmitt & J. Weiss (1987): Atlas der Brutvögel Luxemburgs. Luxemburg.
- MILDENBERGER, H. & K. SCHULZE-HAGEN (1973): Brutbeginn und Gelegegrösse rheinischer Hänflinge. Charadrius 9: 52–57.
- Morbach, J. (1939): Vögel der Heimat, Bd.1. Esch-Alzette.
- NEWTON, I. (1972): Finches. Glasgow.
- RHEINWALD, G. (1973): Gewichtsentwicklung nestjunger Hänflinge. Charadrius 9: 58–64.
- Riess, W. (1973): Untersuchungen an Vogelpopulationen zweier Heckengebiete im Naturpark Hoher Vogelsberg. Luscinia 42: 1–21.
- Schifferli, A., P. Géroudet, R. Winkler (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. Sempach.
- Tast, J. (1970): Group nesting and the breeding season of the Linnet in Finland. Ornis Fenn. 47:
- Theurillat, J.-P. (1987): Carte de la végétation Mörel-Hoflue. Bull. Murith. 104: 113–224.
- Veroman, H. (1978): Does the male Linnet participate in gathering the nest material? Orn. kogumik 8: 253–254.
- Voous, K.H. (1962): Die Vogelwelt Europas. Hamburg und Berlin.
- Webb, D.Ř. (1987): Thermal tolerance of avian embryos: a review. Condor 89: 874–898.
- WINGFIELD, J. C. (1984): Influence of Weather on Reproduction. J. exper. Zool. 232: 589–594. – (1985a): Influences of weather on reproductive function in male Song sparrows. J. Zool. 205: 525–544. – (1985b): Influences of weather on reproductive function in female Song sparrows. J. Zool. 205: 545–558.

Manuskript eingegangen 5. Juni 1989 Überarbeitete Fassung 1. September 1989

Monika Frey, Pourtalèsstrasse 25, 3074 Muri b. Bern