

Buchenmast, Wintertemperaturen und das Ausmaß der Invasionen von Blaumeisen *Parus caeruleus* und Kohlmeisen *P. major* auf Helgoland

Ommo Hüppop & Franz Bairlein

HÜPPOP, O., & F. BAIRLEIN (2008): Buchenmast, Wintertemperaturen und das Ausmaß der Invasionen von Blaumeisen *Parus caeruleus* und Kohlmeisen *P. major* auf Helgoland. Vogelkd. Ber. Niedersachs. 40: 99-105.

Bei Blau- und Kohlmeise wurden Zusammenhänge der herbstlichen Fangzahlen auf Helgoland (1960 bis 2007) mit Buchenmast und Temperaturen in den mutmaßlichen Herkunfts- und Durchzugsgebieten untersucht, um Hinweise auf Ursachen für die „Invasionen“ dieser beiden Arten in Norddeutschland zu bekommen. Die Korrelation der Fangzahlen beider Arten deutet auf gemeinsame Ursachen für Massenwanderungen. Allgemeine lineare Modelle (GLM) ergaben bei beiden signifikante Zusammenhänge mit der Buchenmast: Aus dem positiven Effekt der Buchenmast im Vorjahr lässt sich ableiten, dass nach einem Herbst mit Buchenmast die Meisen zunächst gut „durch den Winter kommen“, im folgenden Jahr hohe Brutdichten haben und dann im Herbst die hohe Dichte zu Abwanderungen zwingt. Der negative Zusammenhang mit der Buchenmast im aktuellen Zugjahr zeigt hingegen, dass offensichtlich weniger Meisen wandern, wenn das Nahrungsangebot zur Zugzeit besser als gewöhnlich ist. Wir fanden keinen signifikanten Einfluss der Wintertemperaturen.

O. H., Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Inselstation, An der Sapskuhle 511, D-27498 Helgoland, ommo.hueppop@ifv.terramarre.de; F. B., Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, An der Vogelwarte 21, D-26386 Wilhelmshaven, franz.bairlein@ifv.terramarre.de

Einleitung

Blau- und Kohlmeisen werden häufig zu den „Invasionsarten“ gezählt, also zu den Arten, die in unregelmäßigen Abständen und kaum vorhersagbar ihre Brutgebiete in großer Zahl verlassen und deren Zugintensität entsprechend von Jahr zu Jahr sehr stark variiert (BERNDT & HENB 1963, 1967, SCHÜZ 1971, BERTHOLD 2008, KORNER-NIEVERGELT et al. 2008, NEWTON 2008). Auf Helgoland und auf den küstennahen Inseln erscheinen Blau- und Kohlmeisen sowohl auf dem Heim- wie auf dem Wegzug in von Jahr zu Jahr sehr unregelmäßiger Zahl (VAUK 1959, CLEMENS & VAUK 1975, WINKEL & ZANG 1998 a, WINKEL & ZANG 1998 b, HÜPPOP & HÜPPOP 2007). Anderenorts wurden beide Arten aber eher als „reguläre Teilzieher“ eingestuft (z. B. CROON et al. 1985, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993, NOWAKOWSKI & VÄHÄTALO 2003).

Für beide Meisenarten wurde vielfach ein Zusammenhang der Größe der Brutbestände mit dem Angebot an Samen der Buche *Fagus syl-*

vatica gefunden: Nach „Mastjahren“ sind die Bestände dieser und anderer Samen fressender Vogelarten oftmals signifikant erhöht (u. a. ULFSTRAND 1962, PERRINS 1966, JENNI 1989, FULLER 2004, ZANG 2003, FLADE & SCHWARZ 2004, NEWTON 2008). Dieser Zusammenhang gilt allerdings auch für Gebiete, in denen die Buche gar nicht vorkommt. Daraus lässt sich schließen, dass entweder die Buchenmast (im September/Oktobre) auch im Überwinterungsgebiet entscheidend sein kann oder dass sie mit der Häufigkeit anderer wichtiger Nahrungsressourcen korreliert (FULLER 2004) und es nicht das Buchensamenangebot selbst sein muss, welches die Bestandsentwicklung bestimmt. In der Tat ist auch in Deutschland die Fruktifikation verschiedenster Baumarten signifikant untereinander korreliert (FLADE & SCHWARZ 2004). Eine reiche Fruktifikation gibt es bei der Buche vor allem nach Jahren mit warmen und trockenen Sommern und in Jahren mit wenig Frost zur Blütezeit der Buche im April und Mai (HILTON & PACKHAM 2003, ÖVER-

GAARD et al. 2007), womit Buchenmasten auch mit einem reicheren Insektenangebot einhergehen könnten.

Auch wenn bei Meisen vor allem Überbevölkerung aber auch das Nahrungsangebot als Gründe für Massenwanderungen angenommen werden (z. B. BERNDT & HENß 1963, 1967, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993, NOWAKOWSKI & VÄHÄTALO 2003), sind die Ursachen und unmittelbaren Auslöser wie bei allen irregulären Wanderungen höchst kompliziert und nicht vollständig geklärt (NILSSON et al. 2006, BERTHOLD 2008). Die unter standardisierten Bedingungen gewonnenen, langfristigen Fangzahlen von Blau- und Kohlmeise auf der Insel Helgoland bieten die Möglichkeit, die Zusammenhänge zwischen jährlichen Fangzahlen sowie Buchenmast und Temperaturen in den mutmaßlichen Herkunfts- und Durchzugsgebieten zu untersuchen, um so Hinweise auf die Ursachen für die Invasionen von Blau- und Kohlmeise, speziell in Norddeutschland, zu bekommen.

Material und Methode

Für diese Analyse wurden ausschließlich Fangzahlen aus dem Fanggarten des Instituts für Vogelforschung auf Helgoland verwendet, die seit Anfang der 1960er Jahre ganzjährig mit drei Helgoland-Reusen (Abb. 1) unter weitgehend standardisierten Bedingungen und mit

vergleichbarem Aufwand gewonnen wurden (Details bei MORITZ 1982 sowie HÜPPOP & HÜPPOP 2007). Jährliche Wegzug-Summen wurden nach HÜPPOP & HÜPPOP (2004) artspezifisch bei der Blaumeise jeweils für die Zeit vom 16.9. bis 30.12, bei der Kohlmeise (Abb. 2) jeweils für die Periode vom 19.9. bis 18.1. berechnet. Die Blaumeise brütet nicht auf Helgoland, die Kohlmeise erst seit etwa 1990 in einzelnen Paaren. Durch die genannte zeitliche Eingrenzung werden aber Brutvögel und deren Junge bei der Fangsummen-Bildung vermutlich weitgehend ausgeschlossen.

Als Invasionsjahre haben wir wie KORNER-NIEVERGELT et al. (2008) solche Jahre betrachtet, in denen die Fangsumme der jeweiligen Art während des Wegzugs mehr als doppelt so hoch war wie das über 7 Jahre gleitende Mittel, alle anderen Jahre als normale Jahre.

Zur quantitativen Analyse der Zusammenhänge zwischen den Fangzahlen der Meisen und verschiedenen Umweltparametern haben wir Allgemeine Lineare Modelle (GLM = Generalised Linear Models) angewandt (z. B. WOOD 2006, CRAWLEY 2007). Da es sich bei den abhängigen Variablen (Fangzahlen) um Zählwerte handelt, wurde eine Poisson-Verteilung der Fehler angenommen. Alle statistischen Analysen wurden mit R 2.6.2 ausgeführt (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008).

Für die GLM wurden als erklärende Variablen aufgenommen: Die Buchenmast des vorhergehenden Jahres (Mast $t-1$), die Buchenmast des aktuellen Jahres (Mast t), Lufttemperaturen (Monatsmittel für die Monate November bis März des Winters vor der jeweiligen Wegzugerperiode) in den mutmaßlichen Herkunftsgebieten Südkandinavien, Baltikum, Finnland oder Russland (z. B. GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993, WINKEL & ZANG 1998 a, b), der Winterindex der Nordatlantischen Oszillation (als generelles Maß für die Strenge eines Winters; vgl. HÜPPOP & HÜPPOP 2003) sowie das Jahr (um langfristige Trends in den Fangzahlen zu berücksichtigen; vgl. KORNER-



Abb. 1: Helgoland-Reuse im Fanggarten des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ auf Helgoland. Foto: Ommo Hüppop. – *Funnel trap in the trapping garden of the Institute of Avian Research „Vogelwarte Helgoland“ on the island of Helgoland.*

NIEVERGELT et al. 2008). Als Lufttemperaturen wurden „NCEP/ NCAR Reanalysis monthly means“ verwendet, die auf der Website der „National Oceanic & Atmospheric Administration“ des U.S. Department of Commerce (<http://www.cdc.noaa.gov/Time-series/>) frei verfügbar sind. Dabei wurden die auf der Basis von 2,5° x 2,5° großen Rastern abrufbaren Daten zu den Großräumen Norddeutschland (52,5° bis 55,0° N, 7,5° bis 15,0° O), südliches Skandinavien (55,0° bis 60,0° N, 10,0° bis 17,5° O), Baltikum (52,5° bis 57,5° N, 20,0° bis 30,0° O), Finnland (60,0° bis 65,0° N, 20,0° bis 30,0° O) und westliches Russland (55,0° bis 60,0° N, 30,0° bis 40,0° O) zusammengefasst. Die jährlichen Winter-NAO-Indices wurden von der „Climatic Research Unit at the University of East Anglia, Norwich, UK“ (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/nao.htm>) heruntergeladen. Die Buchenmastjahre im südlichen Schweden wurden ÖVERGAARD et al. (2007) entnommen (keine Daten für die Jahre 1965 bis 1973 und 2007). Für die anderen Regionen standen keine Daten zur Buchenmast zur Verfügung, die Buche ist aber ostwärts ohnehin nur bis Nordost-Polen verbreitet (JENNI 1987, NOWAKOWSKI & VÄHÄTALO 2003). Bei der Modellbildung wurden Modelle mit allen verfügbaren Variablen schrittweise um die Variablen mit dem jeweils geringsten Einfluss reduziert, bis ein Modell verblieb, das nur noch Variablen mit signifikanten Effekten enthielt.

Ergebnisse und Diskussion

Von 1960 bis 2007 wurden während des Wegzugs jährlich zwischen 0 und 41 Blau- und zwischen 0 und 145 Kohlmeisen gefangen (Abb. 3). Nach obiger Definition wurden nach den Wegzugsummen bei der Blaumeise die Jahre 1961, 1965, 1972, 1977, 1981, 1985, 1988, 1994, 2003 und 2007, bei der Kohlmeise die Jahre 1961, 1965, 1973, 1980, 1985, 1994, 1999, 2003 und 2005 als „Invasionsjahre“ gewertet. Auf den Inseln vor der niedersächsischen Küste wurde im Zeitraum von 1960 bis



Abb. 2: Kohlmeise mit Ring der „Vogelwarte Helgoland“ vor dem Fanggarten. Foto: Thorsten Krüger. – *Great Tit with a ring of the "Vogelwarte Helgoland" near the trapping garden.*

1996 starker Zug bis Massendurchzug bei der Blaumeise in den Jahren 1961, 1965, 1972, 1973, 1975 und 1977 registriert (WINKEL & ZANG 1998 a), bei der Kohlmeise 1961, 1971 und 1973 (WINKEL & ZANG 1998 b). In vielen dieser Jahre traten beide Arten jeweils auch verstärkt auf Helgoland auf. Die Helgoländer Fangzahlen sind zudem mit denen in Falsterbo/Südschweden nach KARLSSON et al. (2002) korreliert (Rangkorrelation nach KENDALL, Jahre 1980 bis 1999; Blaumeise $\tau = 0,450$, $p_{(1)} < 0,01$; Kohlmeise: $\tau = 0,300$, $p_{(1)} < 0,05$). In den Niederlanden gab es von 1976 bis 1995 Blaumeisen-Invasionen in den Jahren 1977, 1980, 1983, 1989 und 1992 sowie Kohlmeisen-Invasionen in den Jahren 1978, 1980, 1983, 1986, 1989, 1992 und 1995 (LWVT/SOVON 2002), was nur ausnahmsweise mit Einflügen auf Helgoland übereinstimmt und für die Beteiligung anderer Populationen oder andere Ursachen für das dortige Auftreten spricht. Gleichfalls sind unsere herbstlichen Fangzahlen der Blaumeise nicht mit denen von einer Fangstation an der polnischen Ostseeküste (Daten aus Abb. 4 in NOWAKOWSKI 2006) korreliert ($\tau = 0,021$, $p_{(1)} = 0,43$).

Obwohl nach unserer Definition nur die Jahre 1961, 1965, 1985, 1994 und 2003 gemeinsame Invasionsjahre beider Arten waren, sind ihre Fangzahlen während des Wegzugs höchst signifikant miteinander korreliert (Rangkorrelation

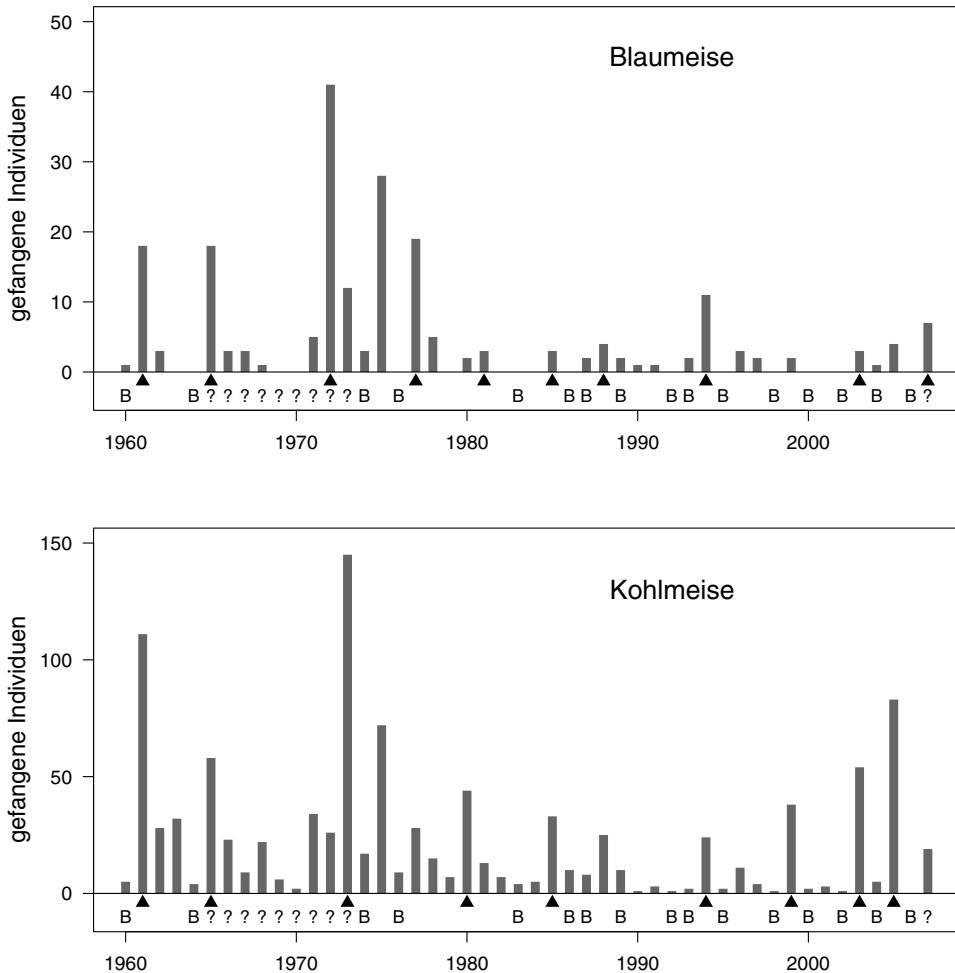


Abb. 3: Jahressummen während des Wegzugs auf Helgoland gefangener Blaumeisen ($n = 213$) und Kohlmeisen ($n = 1.066$). ▲ = Invasionsjahre (siehe Methoden), B = Jahre mit Buchenmast in Südschweden. – Annual totals of Blue Tits ($n = 213$) and Great Tits ($n = 1,066$) trapped on the island of Helgoland during the period of autumn migration. ▲ = years with invasions (see methods), B = years with beech mast in southern Sweden.

nach KENDALL, $\tau = 0,590$, $p_{(1)} < 0,0001$). KORNER-NIEVERGELT et al. (2008) fanden ebenfalls hohe Korrelationen zwischen den beiden Arten (und der Tannenmeise *Parus ater*) während des Wegzugs an einer Fangstation im Schweizer Jura. Auch in Falsterbo sind die herbstlichen Fangzahlen der Jahre 1980 bis 1999 nach KARLSSON et al. (2002) hoch signifikant miteinander korreliert ($\tau = 0,505$, $p_{(1)} < 0,001$). Zudem sind im östlichen Ostseeraum die jährlichen Zuggeschwindigkeiten beider Arten korreliert

(NOWAKOWSKI & CHRUCIEL 2004). Dies legt großflächig wirksame gemeinsame Ursachen für das gehäufte Auftreten beider Arten während des Wegzugs nahe.

Die GLM ergaben bei beiden Arten dieselben Variablen mit signifikantem Einfluss auf die herbstlichen Fangzahlen. Danach sind, nach Ausschluss der langjährigen abnehmenden Trends (Variable „Jahr“), die Buchenmast im Vorjahr und die Buchenmast im aktuellen Jahr die einzigen Variablen mit signifikanter Be-

Tab. 1: Ergebnisse der Allgemeinen Linearen Modelle. – *Results of Generalised Linear Models.*

	Blaumeise <i>Blue Tit</i>			Kohlmeise <i>Great Tit</i>		
Erklärte Devianz <i>explained deviance</i>	0,635			0,530		
Variable	Koeffizient	F	p	Koeffizient	F	p
Jahr	-0,047 ± 0,011	14,25	< 0,001	-0,027 ± 0,011	6,72	< 0,05
Mast _t	-1,320 ± 0,676	18,62	< 0,001	-1,411 ± 0,537	19,62	< 0,001
Mast _{t-1}	1,820 ± 0,411	25,69	< 0,001	0,897 ± 0,321	8,26	< 0,01

deutung (Tab. 1). Aus dem positiven Effekt der Variablen „Mast_{t-1}“ (Buchenmast im Vorjahr) lässt sich ableiten, dass nach einem Herbst mit Buchenmast die Meisen zunächst gut „durch den Winter kommen“, im folgenden Jahr entsprechend hohe Brutdichten haben (signifikant positiver Zusammenhang!) und dann im Herbst die hohe Dichte zu Abwanderungen zwingt, was Befunde aus zahlreichen anderen Studien bestätigt (siehe Einleitung). Das Ausmaß dieser Abwanderung ist aber offensichtlich bei beiden Arten kein reiner „Gedrängeeffekt“, wie früher oft vermutet (BERNDT & HENß 1963, 1967), sondern wird wiederum von der Buchenmast beeinflusst: Der negative Zusammenhang mit der Variablen „Mast_t“ (Buchenmast im aktuellen Zugjahr) zeigt, dass offensichtlich weniger Meisen ab- oder weiterwandern, wenn das Nahrungsangebot zur Zugzeit besser als gewöhnlich ist. Dies muss allerdings nicht unbedingt ein hohes Angebot an Bucheckern bedeuten, sondern kann auch auf andere Arten zurückzuführen sein, deren Fruktifikation mit jener der Buche korreliert (s. o.). SÆTHER et al. (2007) fanden in einer großräumigen Analyse mitteleuropäischer Blau- und Kohlmeisen-Populationen, dass neben dichteabhängigen Effekten vor allem die Buchenmast, aber auch die NAO und die Temperatur im Februar (also die Strenge des Winters) die Populationsentwicklung maßgeblich beeinflussen. Wir fanden hingegen keinen Einfluss der NAO und allenfalls Hinweise, dass Februar-Temperaturen im Baltikum, in Finnland oder im westlichen Russland das Ausmaß von Invasionen negativ beeinflussen könnten. Ihr Effekt war aber in keinem Fall signifikant.

Wie der negative Einfluss der Variablen „Jahr“ zeigt, sind die Fangzahlen auf Helgoland im langjährigen Trend rückläufig (vgl. HÜPPOP & HÜPPOP 2007), obwohl die Zahl der Jahre mit Buchenmasten eher gestiegen ist (ÖVERGAARD et al. 2007). Dies steht bei der Blaumeise im Widerspruch zur Brutbestandsentwicklung z. B. in Schweden, wo die Bestände von 1975 bis 2006 signifikant zugenommen haben (LINDSTRÖM & SVENSSON 2007), und zur positiven Entwicklung der Durchzüglerzahlen in Falsterbo (NILSSON et al. 2006). Vielleicht ist die Ursache die zunehmende Winterfütterung durch den Menschen: Ein gestiegenes anthropogenes Nahrungsangebot könnte verhindern, dass die Meisen in Invasionsjahren so weit wie früher wandern müssen (ORELL & OJANEN 1979, VAN BALEN 1980, WINKEL & ZANG 1998 a, b, NEWTON 2008). Dafür spricht auch, dass die vor und auch kurz nach dem Krieg auf Helgoland beobachteten hohen Zahlen von Blau- und Kohlmeisen (CLEMENS & VAUK 1975) später nie wieder erreicht wurden. Zudem wurde in Großbritannien beobachtet, dass in Wintern nach einer Buchenmast signifikant weniger Waldvögel, darunter Blau- und Kohlmeise, an Futterstellen in Gärten erschienen als in Jahren ohne Buchenmast (CHAMBERLAIN et al. 2007). Der Rückgang unserer Kohlmeisen-Fangzahlen passt hingegen zur negativen Brutbestandsentwicklung in Schweden (LINDSTRÖM & SVENSSON 2007). In Deutschland sind die Bestände beider Arten zumindest von 1989 bis 2003 weitgehend gleich geblieben (FLADE & SCHWARZ 2004). Allerdings ist kaum anzunehmen, dass diese Populationen nennenswert zu den Fangzahlen auf Helgoland beitragen.

Summary – Beech mast, winter temperatures and the extent of the invasions of Blue Tits *Parus caeruleus* and Great Tits *P. major* on the island of Helgoland

For a better understanding of the causes of “irruptive migrations” of Blue and Great Tits in northern Germany, relations of autumn trapping totals on Helgoland (1960 to 2007) with beech mast and temperatures in the presumed breeding and passage areas were examined. The correlation of the trapping numbers of both species points to common causes of mass migrations. Generalised Linear Models (GLM) revealed in both species significant connections with beech mast: from the positive effect of the beech mast in the previous year it can be derived that after an autumn with beech mast tits get well through the winter and, as a consequence, have high population densities the following year. These force mass migrations in autumn. The negative connection with the beech mast in the current year shows, however, that obviously less tits migrate, when the food supply is better than normal at migration time. We did not find significant influences of winter temperatures.

Literatur

- BERNDT, R., & M. HENß (1963): Die Blaumeise, *Parus c. caeruleus* L., als Invasionsvogel. Vogelwarte 22: 93-100.
- BERNDT, R., & M. HENß (1967): Die Kohlmeise, *Parus major*, als Invasionsvogel. Vogelwarte 24: 17-37.
- BERTHOLD, P. (2008): Vogelzug: Eine aktuelle Gesamtübersicht. 6. Aufl., Darmstadt.
- CHAMBERLAIN, D. E., A. G. GOSLER & D. E. GLUE (2007): Effects of the winter beechmast crop on bird occurrence in British gardens. Bird Study 54: 120-126.
- CLEMENS, T., & G. VAUK (1975): Untersuchungen zu Zug, Rast und Überwinterung der Kohlmeise (*Parus major*) auf Helgoland 1959-1973. Vogelwarte 28: 134-145.
- CRAWLEY, M. J. (2007): The R Book. Chichester.
- CROON, B., K. H. SCHMIDT, A. MAYER & F. G. MAYER (1985): Ortstreue und Wanderverhalten von Meisen (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. ater*, *P. palustris*) [außerhalb der Fortpflanzungszeit]. Vogelwarte 33: 8-16.
- FLADE, M., & J. SCHWARZ (2004): Ergebnisse des DDA-Monitoringprogramms, Teil II: Bestandsentwicklung von Waldvögeln in Deutschland 1989-2003. Vogelwelt 125: 177-213.
- FULLER, R. J. (2004): Birdlife of Woodland and Forest. Cambridge.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 13/I. Passeriformes (4. Teil) Muscicapidae-Paridae. Wiesbaden.
- HILTON, G. M., & J. R. PACKHAM (2003): Variation in the masting of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). Forestry 76: 319-328.
- HÜPPOP, K., & O. HÜPPOP (2004): Atlas zur Vogelberingung auf Helgoland. Teil 2: Phänologie im Fanggarten von 1961 bis 2000. Vogelwarte 42: 285-343.
- HÜPPOP, K., & O. HÜPPOP (2007): Atlas zur Vogelberingung auf Helgoland. Teil 4: Fangzahlen im Fanggarten von 1960 bis 2004. Vogelwarte 45: 145-207.
- HÜPPOP, O., & K. HÜPPOP (2003): North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. Proc. R. Soc. Lond. B 270: 233-240.
- JENNI, L. (1987): Mass concentrations of Bramblings *Fringilla montifringilla* in Europe 1900-1983: Their dependence upon beech mast and the effect of snow-cover. Ornis Scand. 18: 84-94.
- KARLSSON, L., S. EHNBOOM, K. PERSSON & G. WALINDER (2002): Changes in numbers of migrating birds at Falsterbo, South Sweden, during 1980-1999, as reflected by ringing totals. Ornis Svecica 12: 113-137.
- KORNER-NIEVERGELT, F., P. KORNER-NIEVERGELT, E. BAADER, L. FISCHER, W. SCHAFFNER & M. KESTENHOLZ (2008): Between-species correlations in the number of migrants at Ulmethöchi (Switzerland). J. Ornithol. 149: 579-586.
- LWVT/SOVON (2002): Vogeltrek over Nederland 1976-1993. Haarlem.
- LINDSTRÖM, Å., & S. SVENSSON (2007): Monitoring population changes of birds in Sweden. Annual report 2006, Department of Ecology, Lund University. 68 pp.
- MORITZ, D. (1982): Langfristige Bestandsschwankungen ausgewählter Passeres nach Fangergebnissen auf Helgoland. Seevögel 3, Suppl.: 13-24.
- NEWTON, I. (2008): The migration ecology of birds. London, Burlington, San Diego.
- NILSSON, A. L. K., Å. LINDSTRÖM, N. JONZÉN, S. G. NILSSON & L. KARLSSON (2006): The effect of climate change on partial migration – the Blue Tit paradox. Glob. Change Biol. 12: 2014-2022.
- NOWAKOWSKI, J. K., & J. CHRUCIEL (2004): Speed of autumn migration of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) along the eastern and southern Baltic coast. Ring 26: 3-12.
- NOWAKOWSKI, J. K. (2006): Fluctuations or trends? – 45 years of studying parameters of bird migration. PTZOOŁ Olsztyn: 103-119 (Polnisch mit engl. Zusammenfassung).
- ORELL, M., & M. OJANEN (1979): Mortality rates of the Great Tit *Parus major* in a northern population. Ardea 67: 130-139.
- ÖVERGAARD, R., P. GEMMEL & M. KARLSSON (2007): Effects of weather conditions on mast year fre-

- quency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* 80: 555-565.
- PERRINS, C. M. (1966): The effect of beech crops on Great Tit populations and movements. *Br. Birds* 59: 419-432.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008): R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.
- SÆTHER, B.-E., S. ENGEN, V. GRØTAN, W. FIEDLER E. MATTHYSEN, M. E. VISSER, J. WRIGHT, A. P. MØLLER, F. ADRIAENSEN, H. VAN BALEN, D. BALMER, M. C. MAINWARING, R. H. MCCLEERY, M. PAMPUS & W. WINKEL (2007): The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of Great Tit and Blue Tit populations. *J. Anim. Ecol.* 76: 315-325.
- SCHÜZ, E. (1971): *Grundriß der Vogelzugkunde*. Berlin.
- ULFSTRAND, S. (1962): On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in southern Sweden: with notes on related species. *Vår Fågelvärld* 3 (Suppl.): 1-145.
- VAN BALEN, J. H. (1980): Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143-164.
- VAUK, G. (1959): Invasionsartige Wanderungen von Kohlmeise und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*) in der Deutschen Bucht, besonders auf Helgoland, im Herbst 1957 und Frühjahr 1958. *Vogelwarte* 20: 124-127.
- WINKEL, W., & H. ZANG (1998a): Blaumeise – *Parus caeruleus*. In: ZANG, H., & H. HECKENROTH: *Die Vögel Niedersachsens, Bartmeisen bis Würger*. *Nat.schutz Landsch.pfl. Niedersachs. B, H. 2.10*: 66-77.
- WINKEL, W., & H. ZANG (1998b): Kohlmeise – *Parus major*. In: ZANG, H., & H. HECKENROTH: *Die Vögel Niedersachsens, Bartmeisen bis Würger*. *Nat.schutz Landsch.pfl. Niedersachs. B, H. 2.10*: 78-90.
- WOOD, S. N. (2006): *Generalized Additive Models. An Introduction with R*. Boca Raton, London, New York.
- ZANG, H. (2003): Wie beeinflussen Fruktifikationen der Rotbuche *Fagus sylvatica* Bestandsdichte und Brutbiologie des Kleibers *Sitta europaea* im Harz? *Vogelwelt* 124: 193-200.