Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 22, 2000: 107-118

Wo finden die Meisentrupps im Kiefernwald die Nahrung und wie sind die Trupps gegliedert?

Indrikis Krams und **Walther Thiede**

Food resource distribution and the organization of the mixed-species tit flocks in pine forest. – The abundance of arthropods within Scotch pine (*Pinus sylvestris*) canopy was studied in relation to the foraging niches of wintering willow tits (*Parus montanus*), crested tits (*P. cristatus*), coal tits (*P. ater*), great tits (*P. major*) and goldcrest (*Regulus regulus*). In pines, arthropods were most abundant in uper canopy parts and in the outer halves of branches. Although there was a high correlation between food abundance and the bird density suggesting that food distribution can be a major factor influencing the distribution of five bird species, however, in outer canopy parts there were fewer birds than expected from arthropod biomass. The segregative distribution of tit guild species seems may be explained as a trade-off beteen food availability and predation risk.

Key words: winter supply of arthropod food for *Parus* spec., *Regulus regulus* and their response to food and predators.

Dr. Indrikis K r a m s , Department of Sciences, Daugavpils Pedagogical University, LV-5407 Daugavpils, Lettland
Dr. Walther T h i e d e , An der Ronne 184, D-50859 Köln, Deutschland

1. Einführung

Das Vorhandensein von Nahrung und von Deckung gegen angreifende Freßfeinde ist entscheidend für das winterliche Überleben von Meisen und Goldhähnchen (JANSSON et al. 1981, EKMAN 1986). Die dominanten Individuen in einem Meisentrupp verteidigen üblicherweise die umkämpften Ressourcen gegenüber rangtieferen Trupp-Mitgliedern (PÖYSÄ 1988, KEYS & ROTHSTEIN 1991), wodurch sie die bevorzugten Mikrohabitate für sich allein in Anspruch nehmen (EKMAN & ASKENMO 1984, SCHNEIDER 1984, HOGSTAD 1988a, b, KOIVULA et al. 1994). Rangbezogener Zugang zu diesen Ressourcen kann sich in einer besseren Winterüberlebenschance bei dominanten Vögeln auswirken (EKMAN & ASKENMO 1984, KOIVULA & ORELL 1988, EKMAN 1990, DESROCHERS et al. 1988, KOIVULA et al. 1996). Es gibt viele Studien zur außer- und innerartlichen Nischentrennung bei der Nahrungssuche der Meisen, und die Befun-

de zur Baumnutzung wurden in der Regel hauptsächlich in Form von Predationsrisiken und sozialer Dominanz interpretiert (u. a. VON ALATALO et al. 1986, 1987, EKMAN 1986, DESROCHERS 1989, SUHONEN 1993 a, b). Demgemäß wird angenommen, daß im voll entwickelten Waldbaum die dominanten Individuen einiger Meisenarten die oberen Teile bevorzugen, weil sie gegenüber angreifenden Freßfeinden sicherer sind, während üblicherweise die Rangtieferen in den risikoreichen unteren Teilen der Krone Nahrung suchen (EKMAN & ASKENMO 1984, HOGSTAD 1988 b, KRAMS 1996). Im Gegensatz zu den zahlreich vorliegenden räumlichen Trennungsdaten sind Beweise für andere Faktoren, die Unterschiede im Nahrungssuche-Verhalten unter Meisen verursachen, selten (doch siehe SUHONEN et al. 1992). Eine offensichtlichere Alternative ist die, daß Meisen Orte mit hoher Nahrungsdichte bevorzugen und daß Ranghohe die ergiebigsten Stellen für sich beanspruchen.
Im Winter sind Meisen weitgehend Kerbtierfresser (PALMGREN 1932, HAFTORN 1954, 1956 a, b, c, GIBB 1960). Ihre Ernährung besteht aus Tieren, die nicht untereinander teilbar sind und die oft genug dünn gesät und weit zerstreut sind (JANSSON & BRÖMSSEN 1981). Dennoch sind die Nahrungsquellen in den äußeren Teilen der Fichtenzweige reicher (SUHONEN et al. 1992).
Das Ziel dieser Studie war die Gesamtdichte der Arthropoden auf den verschiedenen Teilen der Kiefern abzuschätzen, um herauszufinden, wie sich die verschiedenen Meisenarten und das Wintergoldhähnchen räumlich in Bezug auf ihre Nahrungsquellen trennen. Bisher wurde die Verteilung der Arthropoden auf Kiefern nicht untersucht. Diese Studie wurde in Kiefernwäldern im Südosten Lettlands durchgeführt, in denen die gemischten Meisentrupps gewöhnlich sich aus fünf Arten zusammensetzen, der Weidenmeise *Parus montanus*, der Haubenmeise *P. cristatus*, der Tannenmeise *P. ater*, der Kohlmeise *P. major* und den Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*.

2. Material und Methode

Die Studienfläche

Die Studien wurde in der Nähe von Kraslava (an der Düna) in Lettland durchgeführt. Das Gebiet ist hauptsächlich mit Kiefern *Pinus sylvestris*-Pflanzungen bedeckt, in die Fichten *Picea abies* eingestreut sind.
1993 und 1994 wurden die Arthropoden von vier und fünf Kiefern nach der Methode, die für Fichten entwickelt wurde, gesammelt (SUHONEN et al. 1992). Die Proben wurden Ende November gesammelt, wenn die Temperaturen unter 0°C liegen und die Arthropoden sich nicht mehr fortpflanzen. Wir haben es daher mit dem Gesamtbestand an nicht-erneuerbaren Ressourcen zu tun, die Meisen und Goldhähnchen für den übrigen Teil des Winters zur Verfügung stehen. Als Probebäume wurden zufällig im Walde ausgesuchte Kiefern von mindestens 14 m Höhe genommen. Dann wurde

je ein Zweig in den vier Höhenvierteln des Baumes ebenso zufällig ausgesucht. Die Anzahl Zweige jeweils 0,5 m ober- und unterhalb des gewählten Zweiges wurden gezählt um die Gesamtzahl und die Biomassen an Arthropoden in jedem Viertel und für den gesamten Baum abschätzen zu können. Der ganze Zweig wurde abgeschnitten und vorsichtig zum Grund gelassen, wo er auf einer Plastikfolie in gleich lange Stücke zerteilt wurde. Im Walde wurden von jeder Großprobe von inneren und äußeren Teilen die Zweige in solche mit grünen Nadeln und solche ohne Nadeln getrennt. Die so gewonnenen Proben von jeder der vier Höhen wurden sodann vorsichtig in separate Plastikbeutel verpackt. Daher wurden von jeder Kiefer 16 Proben genommen: ein Zweig von vier Höhenstufen geteilt in einen inneren und einen äußeren Teil und diese Teile wiederum in Zweige mit und ohne Nadeln.

Das Sammeln und Bestimmen der Arthropoden

Im Labor wurde jede Probe in rund 10 cm lange Stücke geteilt, die für 24 Stunden in einer geschlossenen weißen Schüssel häufig geschüttelt und gegen die Wände des Behältnisses geschlagen wurden. Danach wurden alle Arthropoden, die größer als 0,1 cm waren, gesammelt. Die eingesammelten 887 Arthropoden wurden in 70%igem Ethanol konserviert. Sie wurden auf 0,05 cm genau gemessen (Körperlänge) und nach dem Trocknen für 24 Stunden bei 60°C im Ofen mit einer Mikrowaage gewägt. Die Arthropoden wurden größtenteils bis auf die Familienstufe bestimmt.
Den größten Anteil an Individuen bildeten die Spinnen Araneae mit 81,2%, gefolgt von Homoptera 6,7%, Hymenoptera 4,8%, Dipteren 2,1%, Lepidopteren 1,9%, Staubläusen und Flechtlingen = Psocoptera 1,4%, Wanzen Heteroptera 0,6%, Käfern Coleoptera 0,4% und nicht identifizierbaren Arthropoden 0,9%. Zahlen zu den kleinsten Arthropoden (< 0,1 cm), wie Collembolen, wurden nicht einbezogen, da andere Untersuchungen gezeigt haben, daß kleine Arthropoden und Eier, die von uns übersehen wurden, in der Nahrung von Meisen und Goldhähnchen (PALMGREN 1932, ASKENMO et al. 1977, JANSSON & BRÖMSSEN 1981) nur einen minimalen Anteil haben.

Nahrungnischen und Trupp-Zusammensetzung

Im Winter 1989-90 wurden in demselben Gebiet, in dem die jetzige Studie entstand, die Nahrungsnischen für jede Meisenart und für das Wintergoldhähnchen erfaßt. Um diese herauszufinden, wurden bei jedem Individuum die relative Distanz zum Stamm notiert, geteilt in zwei Kategorien, die inneren und äußeren Teile der Zweige und dann noch nach vier Höhenstufen.
Die Zusammensetzung der Trupps wurde anhand von 28 Trupps 1989/90 untersucht. Die gemischten Trupps nahe Kraslava enthielten im Durchschnitt 3,3 Weidenmeisen,

2,9 Haubenmeisen, 1,5 Tannenmeisen, 2,0 Kohlmeisen und 3,1 Wintergoldhähnchen. Die in Kiefern verbrachte Zeit der Nahrungssuche betrug 53, 70, 69, 75 resp. 52% ihrer Gesamt-Nahrungssuchzeit. Die Anzahl der in Kiefern nahrungssuchenden Individuen wurde berechnet durch Multiplizieren der Individuenzahl mit der verhältnismäßigen Nutzung der Kiefern durch jede Art. Folglich schätzten wir, daß in jedem Trupp durchschnittlich 1,7 Weiden-, 2,0 Hauben-, 1,0 Tannen- und 1,5 Kohlmeisen sowie 1,6 Goldhähnchen Nahrung suchten.

3. Ergebnisse

Die Verteilung der Arthropoden

Die Zahl der Arthropoden nahm mit der relativen Höhe der Kiefernzweige sowohl für deren inneren als auch für deren äußeren Teile zu (Tabelle 1). Die äußeren Teile der Zweige besaßen in allen vier Höhenlagen signifikant mehr Nahrungstiere als die inneren Teile. Der Kürze wegen haben wir die Gesamtsummen der Arthropoden angegeben, aber das Gleiche gilt auch für die Spinnen selbst. Die Anzahl Spinnen betrug mehr als 80%, und es gab keine signifikanten Abweichungen von dieser Verteilung weder vertikal (r_s = 0,04, p = 0,95, n = 36) noch horizontal (Wilcoxon z = 0,11, p = 0,93).

Tab. 1. Durchschnittliche Anzahl der Arthropoden in den 4 unterschiedlichen Höhen der Kiefernkrone. I bezeichnet die unterste, IV die oberste Höhenlage der Zweige.
Tab. 1. Mean number of arthropods in four relative heights of pine canopy. Roman numerals indicate the height quarters from I as the lowest to IV as the uppermost canopy part.

	Number of arthropods per branch							
	Inner branch			Outer branch				
	Mean	SD	n	Mean	SD	n	T	p
IV	11.9	8.2	9	28.1	15.3	9	8.0	n.s.
III	8.0	9.6	9	22.8	11.1	9	0.9	<0.01
II	4.8	4.5	9	10.2	7.7	9	3.5	<0.05
I	4.0	3.9	9	10.7	10.3	9	1.8	<0.05
	r_s=-0.31, P=0.05, n=36			r_s=0.58, p<0.01, n=36				

Die Arthropoden waren in den oberen Teilen der Bäume etwas kleiner (Tabelle 2). Dies galt auch für die Körperlänge bei den Spinnen (r_s = 21, p < 0,001). Jedoch bestanden in der Größe der Arthropoden keine Unterschiede zwischen den inneren und äußeren Teilen der Zweige (Tabelle 2).

Tab. 2. Durchschnittliche Länge der Arthropen (in m) in den 4 unterschiedlichen Höhenlagen der Kiefernkrone. I bezeichnet die unterste, IV die oberste Höhenlage der Zweige.
Tab. 2. Mean length of arthropods (m) in four relative heights of pine canopy. Roman numerals indicate the height quarters from I as lowest to IV as the uppermost canopy part.

	Length of arthropods							
	Inner branch			Outer branch				
	Mean	SD	n	Mean	SD	n	z	p
IV	0.0019	0.0012	113	0.0023	0.0016	237	0.10	0.95
III	0.0025	0.0011	83	0.0026	0.0018	174	0.76	0.40
II	0.0028	0.0013	45	0.0029	0.0018	99	1.05	0.25
I	0.0025	0.0013	31	0.0026	0.0017	105	1.33	0.14

r_s=-0.12, p<0.05, n=272 r_s=-0.18, p<0.01, n=615

Unsere Berechnungen ergaben, daß die Arthropoden-Biomasse am größten in den obersten (r_s = 0,44, p < 0,01) und in den äußeren (Wilcoxon z = 5,21, p < 0,001) Teilen der Zweige war, d. h. daß die winterlichen Nahrungsressourcen für Meisen und Goldhähnchen innerhalb der Zweige sehr ungleich verteilt sind.

Nahrungsnischen und Nahrungsangebot der Kiefernzweige

Alle fünf Vogelarten verbrachten einen größeren Teil ihrer Zeit in den oberen Teilen der Kiefernkrone (Abb. 2), die am nahrungsreichsten sind (Abb. 1). Die von den Arten im oberen Kronenbereich aufgewendete Zeit der Nahrungssuche betrug bei der Tannenmeise 83,2%, bei Wintergoldhähnchen 66,3%, der Haubenmeise 62,5%, der Weidenmeise 55,7% und bei der Kohlmeise 51,2%. Bis auf Wintergoldhähnchen und Tannenmeisen verbrachten die anderen die meiste Zeit ihrer Nahrungssuche auf den inneren Zweigen (Abb. 2).
Von den fünf Arten suchten Wintergoldhähnchen und Tannenmeisen recht gezielt in den Teilen der Kiefer ihre Nahrung, in der das Nahrungsangebot am höchsten war.

Durch alle 16 verschiedenen Teile der Kiefernzweige stimmte die Verteilung beider Arten bei der Nahrungssuche hoch signifikant mit der jeweiligen größten Häufigkeit an Nahrung überein (r_s = 0,88, $p < 0,05$ für die Tannenmeise und r_s = 0,93, $p < 0,01$ für das Wintergoldhähnchen). Für Weidenmeise, Haubenmeise und Kohlmeise jedoch lag die berechnete Verteilung nahe 0 und war sogar negativ.

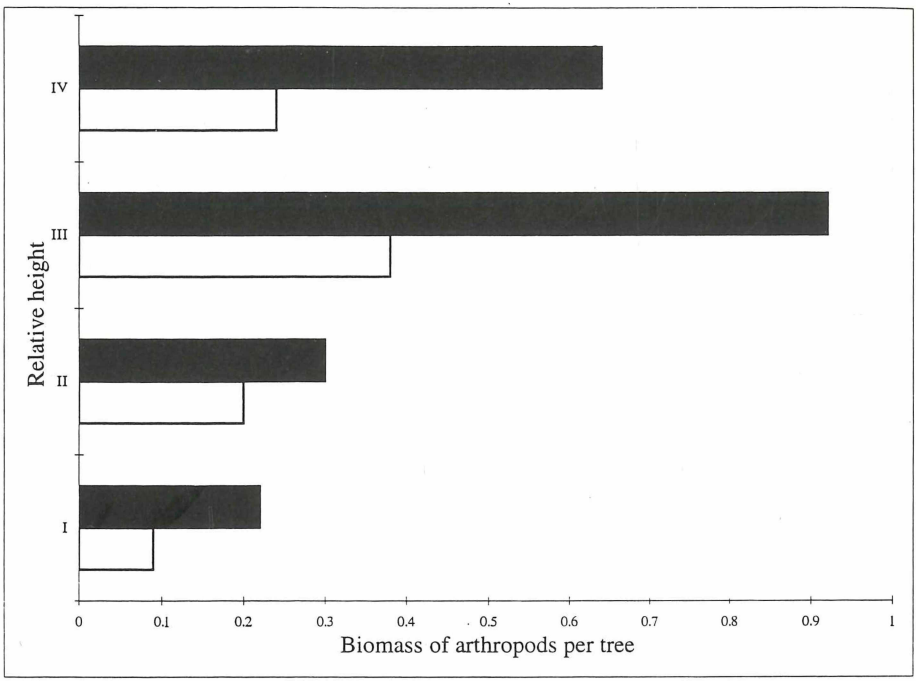

Abb. 1. Geschätzte Arthropoden-Biomasse (Trockengewicht in kg/Baum) für die vier unterschiedlichen Höhen einer Kiefer. Jede Höhenlage wurde in einen inneren (weiß) und einen äußeren (gefüllt) Teil der Zweige eingeteilt.
Fig. 1. Estimated biomass (dry weight kg/tree) of arthropods per one pine in the four relative heights. Each quarter was divided into inner (white) and outer (filled) parts of branches. Roman numerals indicate the height Quarters from I as the lowest to IV as the uppermost canopy part.

Falls die Nahrungsverfügbarkeit entscheidend für die Nutzungsorganisation seitens der Meisen und Goldhähnchen ist, sollte man eine positive Beziehung zwischen der Biomasse der Arthropoden in jeder der 16 Kiefernteile und der Gesamtzahl der sie nutzenden Vögel erwarten. Unter Berücksichtigung der spezifischen Nahrungsnischen der fünf Arten und der Anzahl Individuen pro Art, die die Kiefer nutzen, errechne-

ten wir die Gesamtsumme der Truppmitglieder für jeden der acht Zweigteile. Die Gesamtsumme der Vögel stimmte in der Tat hoch signifikant mit dem Nahrungsangebot überein (Abb. 3, $r_s = 0{,}92$, $p < 0{,}01$, $n = 8$). Jedoch besteht die generelle Tendenz, daß im Verhältnis zur Arthropoden-Biomasse auf den äußeren Teilen der Zweige weniger Vögel auftreten als auf den inneren.

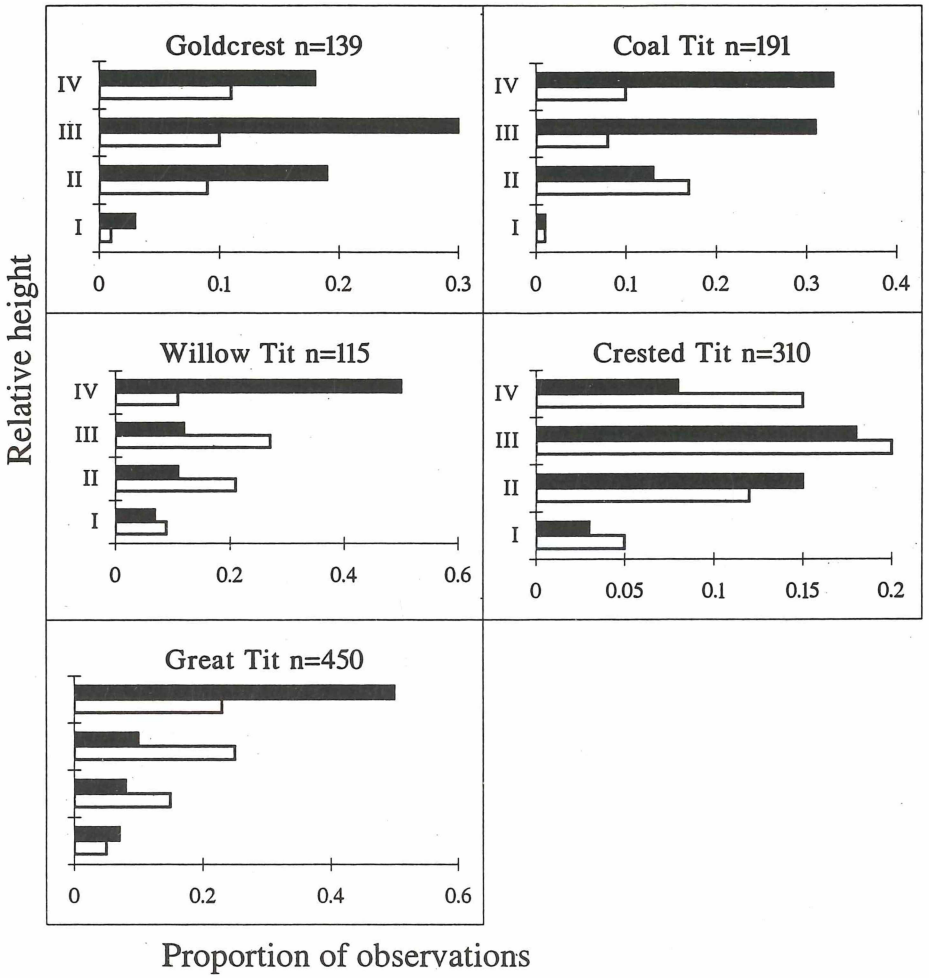

Abb. 2. Nahrungsnischen jeder Vogelart auf den Kiefernzweigen (n= Zahl der Beobachtungen). Wie in allen Abbildungen bezeichnet I die unterste und IV die oberste Höhenlage der Zweige.

Fig. 2. Foraging niches of each bird species in pine canopy (n = number of oberservations).

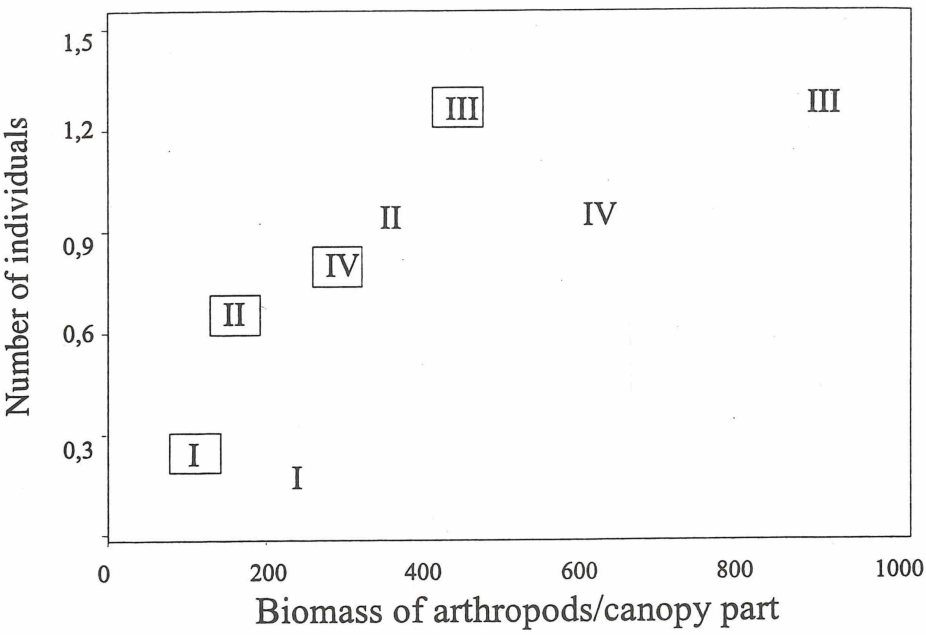

Abb. 3. Arthropoden-Biomasse für jeden Teil der Kiefernkrone (Trockengewicht in kg), und die Anzahl der Individuen des durchschnittlichen Meisentrupps, die in demselben Teil Nahrung suchen. Römische Zahlen in Kreisen beziehen sich auf die äußeren, solche in Quadraten auf die inneren Zweigteile.

Fig. 3. Biomass of arthropods per each pine canopy part (dry weight kg) and the number of individuals of the average tit flock foraging in the same tree parts. Encircled roman numerals indicate the outer pine branch parts and inner branch parts are indicated by squared numerals.

Eine Möglichkeit auf die verfügbare Nahrung für jede Vogelart zu schauen, ist die Berechnung der Arthropoden-Biomasse in deren jeweiligen Nahrungsnische. Wir fanden anhand des gewichteten Durchschnitts der Arthropoden-Biomasse, der proportionalen Nutzung der Zweigteile durch jede Art und der Zahl der Individuen, die diese Zweigteile nutzten, daß das durchschnittliche Nahrungsangebot für Tannenmeise und Wintergoldhähnchen am höchsten war. Die Schwankungsbreite der Biomasse war groß, und die Nahrungsplätze der Tannenmeise enthielten rund 35% mehr Arthropoden als die der Weidenmeise.

Tab. 3. Trockengewicht der Arthropoden (in kg) in den vier unterschiedlichen Höhen der Kiefernkrone. I bezeichnet die unterste, IV die oberste Höhenlage der Zweige.
Tab. 3. Dry weight of arthropods (kg) in four relative heights of pine canopy. Roman numerals indicate the height quarters from I as lowest to IV as the uppermost canopy part.

	Weight of arthropods							
	Inner branch			Outer branch				
	Mean	SD	n	Mean	SD	n	z	p
IV	0.00031	0.00047	113	0.00036	0.0011	237	0.17	0.77
III	0.00047	0.00039	83	0.00059	0.00066	174	1.44	0.18
II	0.00069	0.00110	45	0.0004	0.00021	99	0.52	0.55
I	0.00055	0.0008	31	0.0081	0.0010	105	1.52	0.05

$r_s = -0.07$, $p > 0.05$, $n = 272$ $r_s = -0.24$, $p < 0.01$, $n = 615$

4. Erörterung

Diese Studie ist der erste Versuch, die Verbreitung der Arthropodennahrung für Meisen und Wintergoldhähnchen in verschiedenen Teilen der Kiefernkrone, d. h. ihrer Zweige zu bestimmen, und es ist keine Frage, daß es rohe Ergebnisse sind. Neben der Empfindlichkeit der Probenerhebung und der anderen Analysenmethoden gibt es weitere schwierige und das Bild verwirrende Faktoren wie Untersschiede in der Vorliebe für bestimmte Nahrung bei den Arten (Betts 1955), die Nutzung von Arthropoden des Baumstamms (Alatalo 1982) und den Einfluß gehorteter Samen durch drei der Meisenarten (Haftorn 1956a, b). Es ist möglich, daß sich die verschiedenen Meisenarten und das Wintergoldhähnchen in ihrer Nahrungsbevorzugung unterscheiden, was zusammen mit der unterschiedlichen Verfügbarkeit jeden einzelnen Nahrungstyps in jedem der Teilbereiche des Baumes unsere Analyse, die sich allein auf die Arthropoden-Biomasse stützt, erschweren kann. Jedoch sind Unterschiede in der Größe der seitens der fünf Arten verzehrten Arthropoden praktisch nicht existent. Darüber hinaus wurde festgestellt, daß verschiedene Meisenarten gleiche Nahrungsgrößen-Präferenzen haben, was man durch die gleichen optimalen Nahrungsgrößen erklären kann.
Da Wintergoldhähnchen alle ihre Energie von den verzehrten Arthropoden bekommen, während Meisen auch die hauptsächlich während des Herbstes gesammelten und gehorteten Samen als Energiequelle nutzen (Haftorn 1956a, b, Pravosudov 1987), beschränkten wir unsere Analyse auf die generelle Verteilung des Arthropoden-Ange-

bots in und auf den 16 Teilen der Kiefernzweige ohne den Versuch zu machen, die Überlebenschancen der Individuen vorauszusagen.

Auf Kiefern ist die Arthropoden-Biomasse am größten in dem oberen Teil des Baumes, wo sich nach unserer Berechnung rund 70% der gesamten Biomasse befindet. Das gleiche Resultat wurde von Suhonen u. Mitarbeitern (1992) auf der Fichte erzielt. Die Gleichartigkeit könnte ein universelles Muster der Arthropoden-Verbreitung auf den Nadelbäumen des nördlichen Europas sein. Dieses Muster kann mit der Bevorzugung nadel-besetzter Zweige seitens der Arthropoden erklärt werden (GUNNARSSON 1990).

Blicken wir auf die Ressourcen-Häufigkeit in den Nischen jeder Art, scheinen die Arten die Ressourcen recht gleichmäßig unter sich aufzuteilen. Jedoch können wir auch auf andere Weise auf die Fülle der Ressourcen für die Meisengilde sehen: wie gleichmäßig die Nahrungshäufigkeit für das einzelne Individuum in jedem der 16 Teile der Kiefer ist. Dabei sehen wird, daß die Unterschiede zwischen diesen Teilen deutlich ausgeprägter sind; die äußeren Teile der Kiefernzweige beherbergen rund 280% mehr Arthropoden pro individuellem Vogel als die inneren. In der Annahme, daß die begrenzte Verfügbarkeit der Arthropoden-Nahrung der Hauptfaktor ist, der der räumlichen Verteilung der Gilden-Mitglieder innerhalb der Zweige zugrunde liegt, oder anders ausgedrückt, der wichtigste Selektionsfaktor ist, der die Wahl der Nahrungsplätze jeder einzelnen Meise und Goldhähnchens beeinflußt, dann müßte eine größere Anzahl der Vögel in den äußeren Teilen des Baumes bei der Nahrungssuche zu finden sein.

Die tatsächliche Verbreitung der Vögel stimmt nun nicht völlig überein mit der Verteilung der Arthropoden. Das Ergebnis ist, daß Tannenmeisen wie schon auf Fichten (SUHONEN et al. 1992) rund 35% mehr Arthropoden in ihren Nahrungsplätzen vorfinden wie Weidenmeisen. Die Arthropoden waren am häufigsten in der Nahrungsnische der am wenigstens dominanten Art, ein Fakt, der die Hypothese, daß das Nahrungsangebot allein die Art und Weise erklären könnte, wie die Mitglieder eines gemischten Meisentrupps organisiert sind, nicht stützt.

Die wahrscheinlichste Erklärung für die unterschiedliche Verbreitung dominanz-strukturierter Mitglieder des Meisentrupps in Bezug auf die vorhandenen Nahrungsressourcen ist das hohe Predationsrisiko in den weniger gedeckten und exponierten äußeren Kiefernteilen. Diese Hypothese wird durch die Beobachtungen von EKMAN (1986) und SUHONEN (1993 a, b) gestützt. Sie fanden auf ihren Untersuchungsflächen in Schweden und Finnland, daß Tannenmeisen und Wintergoldhähnchen einem größeren Feinddruck seitens des Sperlingskauzes *Glaucidium passerinum* ausgesetzt sind, als die dominanteren Hauben- und Weidenmeisen. Und der Sperlingskauz kommt auch in unserem Untersuchungsgebiet im Südosten Lettlands vor. Die vorhergehende Studie in unserem Untersuchungsgebiet ergab auch ein höheres Feindrisiko seitens des Sperbers *Accipiter nisus* für jene Truppmitglieder, die die exponierten Teile der Kiefernäste nutzten (KRAMS 1996). Die sozial dominantesten Arten hielten sich in den

inneren Bereichen der Kiefernteile so häufig auf, daß sie dadurch auf den arthropodenärmsten Plätzen landen.
Unsere Ergebnisse legen daher nahe, daß es mehr ist als die Nahrungskonkurrenz, was die Wahl der Nahrungsplätze innerhalb der Kiefernzweige jeden einzelnen Mitglieds des Trupps beeinflußt. Während in der Vergangenheit der Rolle der Nahrungskonkurrenz sehr viel Aufmerksamkeit gewidmet worden ist, wird es in Zukunft viel wichtiger sein, den Einfluß anderer Faktoren, wie z. B. der Freßfeinde, zu testen und ebenso die relative Bedeutung jeden einzelnen Faktors. Daher wird es notwendig sein, unsere Blicke künftig auf jene selektiven Kräfte zu richten, die die Wahl der Nahrungsplätze und das Überleben als die Hauptkomponenten der winterzeitlichen Fitneß jedes einzelnen Individuums beeinflußen.

5. Danksagung

Diese Studie wäre ohne die Hilfe von Dr. Maris Šternbergs, der die meisten der „harten" Arthropoden bestimmte und eine Menge nützlicher Kommentare einer früheren Fassung des Manuskriptes gab, nicht denkbar gewesen. Wir sind ferner sehr dankbar den Mitarbeitern im Felde Eriks Krišans und Igor Stanevich. Ugis Baumanis half erheblich bei der Logistik. Janis Makna gab alle nötige technische Hilfe und Ivars Stivrinš zeichnete die Abbildungen. Herr Dr. Jukka Suhonen half bei der Beschreibung seiner Arthropoden-Probenmethode.

Literatur

ALATALO, R. V. (1982): Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp: a review. Ann. Zool. Fennici 19: 309-317. – ALATALO, R. V., L. GUASTAFSSON & A. LUNDBERG (1986): Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus* spp.): evaluation of non-experimental data. Am. Nat. 127: 819-834. – ALATALO, R. V., D. ERIKSSON, L. GUSTAFSSON & K. LARSSON (1987): Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. Ecology 68: 284-290. – ASKENMO C. A., A. VON BRÖMSSEN, J. EKMAN & C. JANSSON 1977: Impact of some wintering birds on spider abundance in spruce. Oikos 28: 90-94.
BETTS, M. (1955): The food of titmice in oak woodland. Ibis 97: 282-323.
DESROCHERS, A. (1989): Sex, dominance and microhabitat use in wintering black-capped chickadees: a field experiment. Ecology 70: 636-645. – DESROCHERS, A., S. J. HANNON & K. E. NORDING (1988): Winter survival and territory acquisition in a northern population of black-capped chickadees. Auk 195: 727-736.
EKMAN, J. (1990): Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. Ornis Scand. 17: 261-267. – EKMAN, J. (1990): Alliances in winter flocks of willow tits: effects of rank on survival and reproductive success in male-female associations. Behav. Ecol. Sociobiol. 26: 239-245. – EKMAN, J. & C. E. H. ASKENMO (1984): Social rank and habitat use in willow tit groups. Anim. Behav. 32: 508-514.

GIBB, J. (1960): Populations of tits and goldcrests and their food supply. Ibis 102: 163-208. – GUNNARSSON, B. (1990): Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. J. Anim. Ecol. 59: 743-752.
HAFTORN, S. (1954): Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. part I: the crested tit (*Parus cristatus* L.). Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1953 Nr. 4: 1-123. – HAFTORN, S. (1956a): Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part II: the Coal Tit (*Parus a. ater* L.). Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1956 Nr. 2: 1-52. – HAFTORN, S. (1956b): Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. part III: the Willow Tit (*Parus atricapillus* L.). Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1956 Nr. 3: 1-79.– HAFTORN, S. (1956c): Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part V: a comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1956 Nr. 4: 1-54. – HOGSTAD, O. (1988a): Advantage of social foraging of willow tits *Parus montanus*. Ibis 130: 275-283. – HOGSTAD, O. (1988b): Rang-related ressource access in winter flocks of Willow Tit *Parus montanus*. Ornis Scand. 19: 169-174.
JANSSON, C. & A. VON BRÖMSSEN (1981): Winter decline of spiders and insects in spruce *Picea abies* and its relation to predation of birds. Holarc. Ecol. 4: 82-93. – JANSSON C., J. EKMAN & A. VON BRÖMSSEN (1981): Winter mortality and food suplly in tits *Parus* spp. Oikos 37: 313-322.
KEYS, G. C. & S. I. ROTHSTEIN (1991): Benefits and costs of dominance and subordinance in white-crowned sparrows and the paradox of status signalling. Anim. Behav. 42: 899-912. – KOIVULA, K. & M. ORELL (1988): Social rank and winter survival in the willow tit *Parus montanus*. Ornis Fennica 65: 114-120. – KOIVULA, K., K. LAHTI, S. RYTKÖNEN & M. ORELL (1994): Do subordinates expose themselves to predation? Field experiment on fedding site selection by willow tits. J. Avian. Biol. 25: 178-183. – KOIVULA, K., M. ORELL & S. RYTKÖNEN (1996): Winter survival and breeding success of dominant and subordinate willow tits *Parus montanus*. Ibis 138: 624-629. – KRAMS, I. (1996): Predation risk and shifts of foraging sites in mixed Willow and Crested Tit flocks. J. Avian. Biol. 27: 153-156.
PALMGREN, P. (1932): Zur Biologie von *Regulus regulus* L. und *Parus atricapillus borealis* L. Eine vergleichende-ökologische Untersuchung. Acta Zool. Fenn. 14: 1-113. – PÖYSÄ, H. (1988): Feeding consequences of the dominance status in great tits *Parus major* groups. Ornis Fennica 65: 69-75. – PRACOSUDOV, V. V. (1987): Individual difference in the behavior of Siberian Tit (*Parus cinctus* BODD.) and the Willow Tit (*Parus montanus* BALD.) in foraging and storing food. Sov. J. Ecol. 17: 237-242.
SCHNEIDER, K. J. (1984): Dominance, predation and optimal foraging in White-throated Sparrow flocks. Ecology 65: 1820-1827. – SUHONEN, J. (1993a): Predation risk influences the use of foraging sites by tits. Ecology 74: 1197-1203. – SUHONEN, J. (1993b): Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. Anim. Behav. 45: 1193-1198. – SUHONEN, J., R. V. ALATALO, A. CARLSSON & J. HÖGLUND (1992): Food ressource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. Ornis Scand. 23: 467-474.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Krams Indrikis, Thiede Walther [Walter]

Artikel/Article: Wo finden die Meisentrupps im Kiefernwald die Nahrung und wie sind die Trupps gegliedert? 107-118