

Ökologie der Vögel · Ecology of Birds

Band 2 · Heft 2 · Dezember 1980

Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 2, 1980: 135-144

Fressen und Verstecken von Sämereien bei der Weidenmeise *Parus montanus* im Jahresverlauf unter konstanten Ernährungsbedingungen

Feeding and caching of seeds in Willow Tits *Parus montanus* in the course of the year under constant feeding conditions

Von Fritz-Bernd Ludescher

Key words: Willow Tit, *Parus montanus*, feeding and caching (hoarding) of seeds, annual rhythms of behavioural motivations, ecological adaptation by rhythms.

Zusammenfassung

1. Zwei Weidenmeisen (*P.m. salicarius*, 1 Wildfang, 1 handaufgezogenes Tier) produzierten unter konstanten Ernährungsbedingungen in der Freivoliere ausgeprägte Jahresrhythmen des Fressens und Versteckens von Sämereien.
2. Diese Rhythmen können als unmittelbarer Ausdruck des Motivationsverlaufes für die Aktivitäten Samenfressen und Samenverstecken betrachtet werden.
3. Die Rhythmen blieben im länger untersuchten Fall über nahezu 5 Jahreszyklen in wesentlichen Punkten unverändert erhalten, wenn sie auch gegen Ende der Untersuchungszeit etwas abflachten.
4. Die Eigenschaften des Freß- wie des Versteckrhythmus (Phasenlage im Jahr, Phasenbeziehungen untereinander, Periodenlänge, Amplitude) sind bei beiden Versuchsvögeln gleich oder zumindest sehr ähnlich.
5. Beide Rhythmen können zwanglos als nahrungsökologische Anpassungen an Überwinterung gedeutet werden.
6. Der Verlauf des Versteckrhythmus legt dabei die Existenz zweier Funktionen der Versteckaktivität nahe: Langzeitverstecken eines großen Vorrates und Kurzzeitverstecken einer geringen Nahrungsmenge zur unmittelbaren kurzfristigen Sicherstellung vor Konkurrenten durch den Finder.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Fritz-Bernd Ludescher, Fachbereich 9, Biologie, Universitätsstraße 5, 4300 Essen 1.

Summary

1. Under constant feeding conditions in an outdoor aviary two Willow Tits (*P.m. salicarius*, one caught, the other one hand-reared) produced a pronounced annual cycle of feeding and caching of seeds.
2. These rhythms may be considered to directly express changes of motivation for feeding or caching seeds.
3. In the one bird tested the rhythms persisted through 5 annual cycles essentially unchanged though somewhat diminished towards the end of the investigation.
4. The properties of the feeding and caching rhythms (phase, phase relationships, period, amplitude) on the two birds tested were the same or they were at least very similar.
5. Both rhythms may easily be explained as adaptations to the nutritional and ecological requirements of wintering.
6. The pattern of the caching rhythms suggests a twofold function of caching activity: (a) long term accumulation of large supplies and (b) short term hiding of small amounts of food to immediately safeguard it against competitors.

1. Einleitung

Wahrscheinlich alle echten Meisen (*Parus spp.*), mindestens aber alle europäischen, fressen neben Insekten in mehr oder weniger großem Ausmaße Sämereien (z.B. GIBB 1954, HAFTORN 1956 b). Einige Arten verstecken diesen Nahrungstyp außerdem noch in großen Mengen in ihrem Territorium (z.B. LÖHRL 1955). Beides gilt auch für die Weidenmeise *Parus montanus*, (AMANN 1954 und LÖHRL 1955 für die alpine Rasse *P.m. montanus*, HAFTORN 1956 a für die skandinavische *P.m. borealis*, LUDESCHER 1973 für die mitteleuropäische *P.m. salicarius* Br.).

In welchem Ausmaß die Weidenmeise (künftig mit WM abgekürzt) zu den verschiedenen Jahreszeiten Samen als Nahrung nutzt, ist bis jetzt nicht exakt bekannt. HAFTORN (1956 a) hat anhand von Freilandbeobachtungen und Magenanalysen festgestellt, daß Vegetabilien – v.a. Samen von *Galeopsis* spp. – bei *P.m. borealis* im Herbst und Winter eine führende Position im Nahrungsspektrum einnehmen: im Magen im Winter erlegter Tiere fand er bis zu 70% *Galeopsis*-Samen. Bei eigenen Beobachtungen konnte ich ähnliches für *P.m. salicarius* ermitteln. Dabei zeigte sich auch, daß die WM ein ebenso dauerhafter Besucher des Winterfutterplatzes wie die Sumpfmeise sein kann, sofern ihr in ihrem Revier eine Möglichkeit geboten wird (LUDESCHER 1973). Inwieweit der Anteil der Samen an der gesamten Nahrungsmenge zu einer gegebenen Jahreszeit eine Funktion des jeweiligen Nahrungsangebotes (in Art und Höhe) ist oder etwa anderen Gesetzmäßigkeiten folgt, ist aus den bisherigen Arbeiten nicht abzuleiten.

Die Versteckaktivität der skandinavischen WM zeigt nach HAFTORN (1956 a) einen charakteristischen Jahresverlauf: sie steigt im Juli allmählich an, hat ein Maximum im September, fällt zum Winter hin wieder ab, erreicht im Frühjahr einen zweiten Gipfel und verschwindet in der Brutzeit fast ganz. HAFTORN (l.c.) betont, daß die Bereitschaft zum Verstecken ganzjährig vorhanden ist; die Menge produzierter Versteckaktivität ist für ihn direkt von der Höhe des Angebotes an versteckbarem

Gut sowie davon abhängig, inwieweit nicht andere vorrangige Aktivitäten (Brutpflege, Gefiederpflege etc.) am Verstecken hindern. Auch LÖHRL (1955) sieht bei Meisen in der Höhe des Samenangebotes den entscheidenden Faktor für die Auslösung des Versteckverhaltens; an anderer Stelle (LÖHRL 1958) berichtet er vom Kleiber, daß die Versteckaktivität bei gleich hohem Samenangebot im Herbst höher ist als im Frühjahr.

Die nahrungsökologische Bedeutung der Sämereien muß für die versteckenden Arten besonders groß sein. Anders wäre der große Energieaufwand im Zusammenhang mit den Versteckaktivitäten nicht erklärbar (vergl. auch HAFTORN 1974). Nahrungsökologische Unterschiede zwischen den einzelnen Meisenarten müßten sich daher auch und ganz besonders deutlich im Bereich des Fressens und Versteckens von Sämereien zeigen, und zwar nicht nur in Bezug auf die Art der genutzten Samen, sondern auch im Hinblick auf die Charakteristik der jahreszeitlichen Verteilung dieser Aktivitäten (sofern unterschiedliche Sämereien genutzt werden). – Die weite Verbreitung der intensiven Samennutzung durch Fressen und Verstecken legt nahe, daß es sich hierbei um eine frühe »Erfindung« der Vorfahren der heutigen Parus-Formen handelt. Daher dürften wohl verschiedene Parameter der mit der Nutzung von Sämereien verbundenen Verhaltensweisen synapomorph (sensu HENNIG 1951, 1966) in dieser Gruppe sein und damit geeignete Kriterien für phylogenetische Beziehungen abgeben. All diese Aspekte ließen eine genauere Untersuchung der genannten Verhaltensweisen lohnend erscheinen.

Die vorliegende Arbeit über die WM bildet einen Teil einer größeren Versuchsserie, in der mehrere versteckende Meisenarten erfaßt werden sollen, und befaßt sich zunächst nur mit folgenden Fragen: Wie ist bei gleichbleibender Ernährungslage, aber unter natürlichen Witterungs- und Lichtbedingungen, die jahreszeitliche Verteilung des Samenfressens und Samenversteckens und welche nahrungsökologischen Schlußfolgerungen kann man daraus ziehen?

Die Arbeit wäre ohne das Entgegenkommen von Prof. Dr. E. CURIO, Universität Bochum, nicht möglich gewesen: er überließ mir die nötigen Volieren. Ihm gilt daher mein besonderer Dank. Es soll aber auch der hilfreiche Arbeitseinsatz von studentischer Seite nicht unerwähnt bleiben, besonders von B. SCHEIBER, B. WEIHE, M. RENKE, I. MEISSNER, G. HERR und B. PARSOW.

2. Material und Methode

Als Versuchsvogel dienten von 1974 bis 1979 ein als vorjähriger Jungvogel wildgefangenes WM-♀ aus der Umgebung von Bochum (im folgenden mit WM 1 bezeichnet) sowie von 1975 bis 1976/77 ein handaufgezogenes WM-♂ aus der Umgebung von Essen (= WM 2). Beide Versuchstiere sind der Rasse *P.m. salicarius*, eventuell mit leichten Übergängen zu *P.m. rhenanus*, zuzuordnen.

Die Tiere waren einzeln in großen, walddahen Flugkäfigen (5 x 6 x 2,6 m) im botan. Garten der Universität Bochum untergebracht. Die Ausstattung der Volieren bestand in je zwei größeren Büscheln aus Kiefernästen (*P. silvestris*) sowie einer Anzahl gleichmäßig über die Grundfläche verteilter, senkrecht stehender Baumstämme als Angebot an Versteckplätzen. Bei WM 1 waren dies je 3 Stämme von Kiefer (*P. silvestris*), Eiche (*Q. robur*), Erle (*A. glutinosa*), frischer Birke und abgestorbener Birke (*B. pendula*). Da sich bei WM 1 eine starke Bevorzugung der grobborkigen Kiefer als Substrat für Versteckplätze herausstellte, verwandte ich für die Volierenausstattung von WM 2 wie für alle weiteren Versuche die Rinde abgestorbener Kiefern, die in 80 cm langen halbrunden Stücken auf dünnere, rindenlose Stangen aufgenagelt wurde.

Ein offenes Wasserbecken mit fließendem Wasser sorgte ständig für Bademöglichkeiten.

Als Dauerfutter diente die Fettfertigmischung »Futter für empfindliche Weichfresser« der Firma Claus. Es enthält Fett, Kohlenhydrate und vor allem eiweißhaltige Bestandteile. Es wurde ständig ad libitum gereicht. Die Vögel waren also nie hungrig und hatten ständig alle wichtigen Grundnährstoffe zur Verfügung.

Die eigentlichen Versuche dauerten je 30 Min. Nur in dieser Zeitspanne erhielt der Versuchsvogel Sämereien, und zwar gleichzeitig Hanfkörner und Sonnenblumenkerne. Während des Versuchs wurde vom Beobachter, der in einem für den Vogel schlecht einsehbaren Beobachtungsstand mit abgedunkelter Glasscheibe saß, registriert, ob die vom Vogel aufgenommenen Samenkörner gefressen oder versteckt wurden etc. Auch alle anderen auffälligen Verhaltensweisen wurden protokolliert.

Die Abstände zwischen den Versuchen (vergl. Abb. 1) betrug mindestens 1 Tag und in der Regel nicht mehr als 10 Tage (von wenigen Ausnahmen abgesehen). Die Tageszeit der Versuche streute vom frühen Morgen bis zum Spätnachmittag, lag aber stets innerhalb der Aktivitätszeit der Vögel.

Bevor die Vögel für die Versuche herangezogen wurden, hatten sie 5 Monate (WM 1) bzw. 3 Monate (WM 2) Vorlaufzeit, um sich an die neue Umgebung gewöhnen und zum neuen Aufenthaltsort eine revierähnliche Beziehung gewinnen zu können.

3. Ergebnisse

3.1 Jahresverlauf des Samenfressens und Samenversteckens

Die Anzahl der pro Versuch gefressenen wie auch der versteckten Samenkörner zeigt bei beiden Versuchstieren einen ausgeprägten schwingungsförmigen Jahresgang. Dabei gleichen sich die Freßkurven wie auch die Versteckkurven der beiden Vögel prinzipiell in wesentlichen Parametern: in der Periodenlänge, der Phasenlage zum Jahr, der Amplitudengrößenordnung und in den Phasenbeziehungen der beiden Kurven untereinander (die Versteckrhythmik eilt der Freßrhythmik um ca. 90° voraus, s.a. Kap. 3.2).

3.1.1 Fressen

Die Schwingungen der Rhythmik des Samenfressens haben bei beiden Versuchsvögeln ihr Maximum im zeitigen Frühjahr in den Monaten März/April (Abb. 1-3). Die Minima liegen bei WM 1 im Oktober/November, bei WM 2 im Oktober. Bei der Beurteilung der Freßminima ist allerdings zu beachten, daß sich Fressen und Verstecken gegenseitig beeinflussen können (s. Kap. 3.2).

Ob der bei WM 1 zweimal vorkommende Zwischengipfel im September/Oktober 1974 und August/September 1975 real ist oder der zufallsbedingten Streuung des Gesamtmaterials zuzurechnen ist, muß hier offenbleiben.

Das Verhältnis gefressener Hanf- zu Sonnenblumensamen war nicht immer gleich. Darauf soll jedoch hier nicht näher eingegangen werden; es sei nur festgestellt, daß auch bei Berücksichtigung des unterschiedlichen Gewichtes der beiden Samenarten kein prinzipiell anderer Jahresgang der Freßrhythmik zustandekommt.

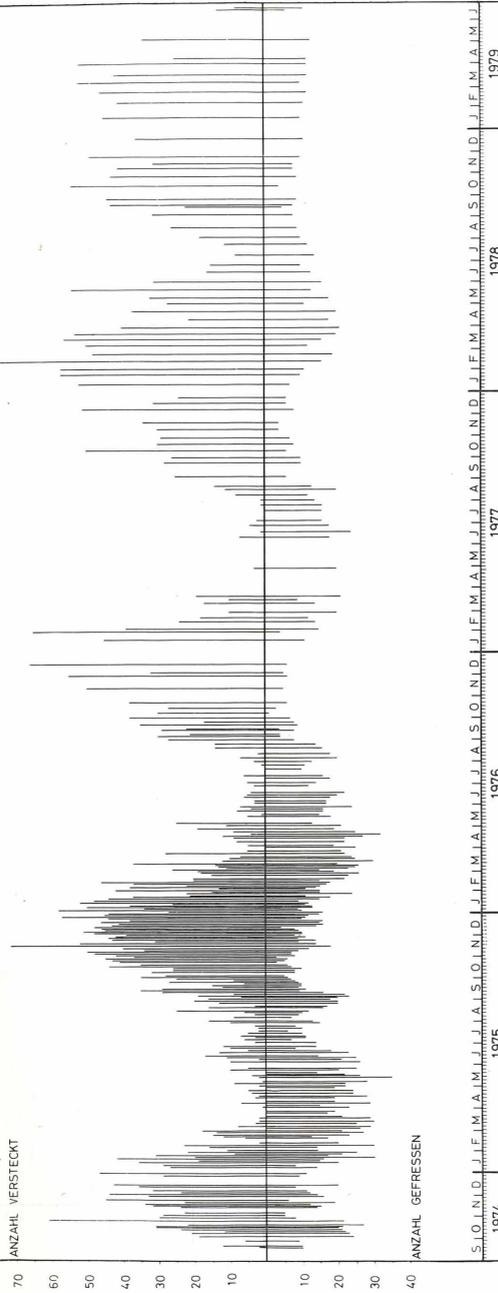


Abb. 1: Anzahl pro Versuch gefressener und versteckter Sämereien bei WM 1 während des gesamten Untersuchungszeitraumes. Anzahl der dargestellten Versuche: N = 295.

3.1.2 Verstecken

Das Verstecken von Sämereien ist einem noch ausgeprägteren Jahresgang (größere Amplitudenunterschiede) unterworfen als das Fressen. Bei WM 1 liegt ein deutliches Maximum zwischen Oktober und Februar (Abb. 1), im Mittel der 5 Untersuchungsperioden im Dezember/Januar (Abb. 3). WM 2 erreicht sein Versteckmaximum zwischen November und Januar (Abb. 2). Die Minima liegen bei beiden Tieren im Juni/Juli.

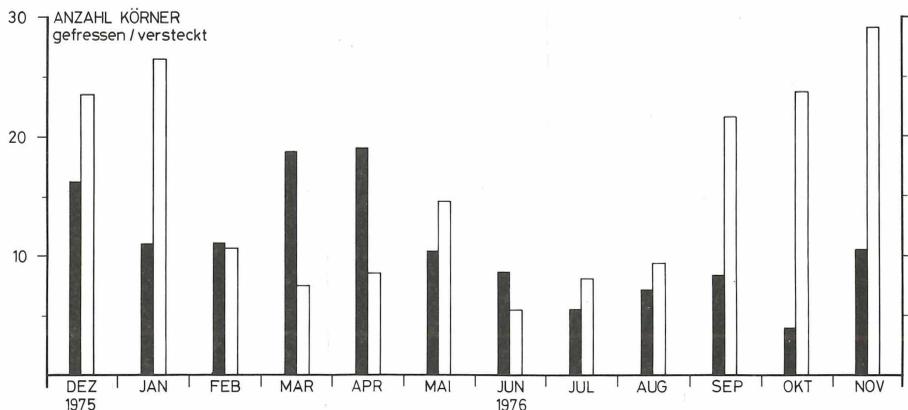


Abb. 2: Auf Monatsmittel zusammengefaßte Anzahl gefressener (schwarze Säulen) und versteckter (weiße Säulen) Sämereien bei WM 2 von Dezember 1975 bis November 1976. Anzahl der darin enthaltenen Versuche: N = 63.

3.2 Gegenseitige Beeinflussung von Freß- und Versteckaktivität

Wie beschrieben dauert ein Versuch je 30 Min. In dieser Zeitspanne kann der Vogel natürlich nur bis zu einem bestimmten Maximum aktiv sein: wenn er unentwegt Sämereien versteckt, kann er gleichzeitig keine fressen und umgekehrt. Es ist daher anzunehmen, daß in Versuchen mit ausschließlich auf Sämereien gerichteter Aktivität nicht die wirkliche Motivationshöhe für beide Kategorien (Fressen und Verstecken) zum Ausdruck kommt, weil die Zeit dazu fehlt. In solchen Fällen wird die Verhaltensweise mit der höheren Motivationsstufe überrepräsentiert sein. Versuche dieses Typs – ohne Ruhepausen und ohne andere als auf Sämereien gerichtete Aktivitäten – kommen ausschließlich in der Zeit hoher Versteckaktivität vor, also zwischen Oktober und Februar. In dieser Zeit entspricht also die Anzahl der gefressenen Samenkörner nicht immer der wirklichen Motivationshöhe für Samenfressen. Der Störeffekt kann allerdings nicht wesentlicher Natur sein, da das Freßminimum stets vor dem Versteckmaximum liegt.

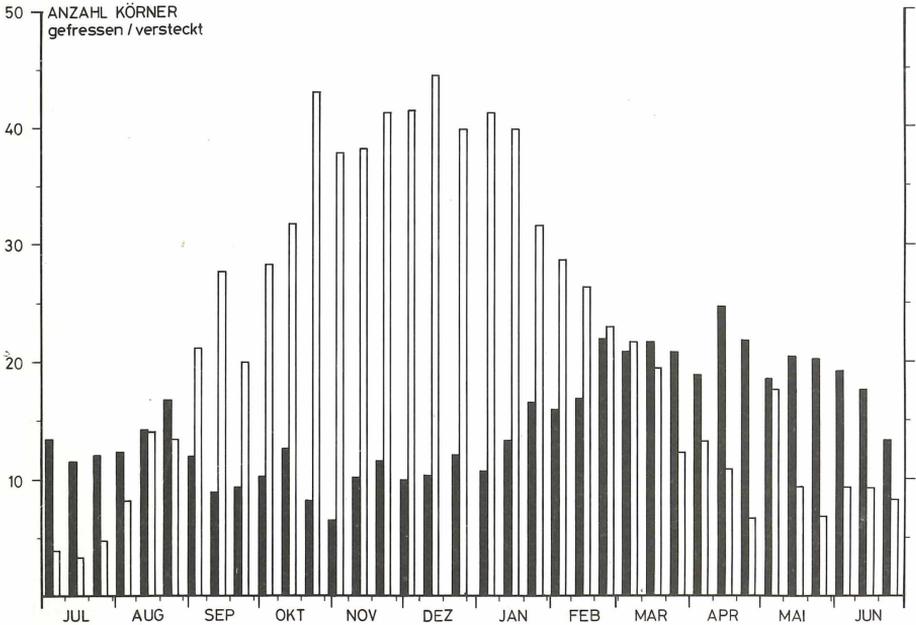


Abb. 3: Auf einen Jahresablauf projizierte und auf Dekadenmittel zusammengefaßte Anzahl gefressener (schwarze Säulen) und versteckter (weiße Säulen) Sämereien bei WM 1. Anzahl der enthaltenen Versuche: N = 295.

3.3 Nahrungsangebot und Fressen/Verstecken von Sämereien

Die Einzelversuche zeigen im wesentlichen einen charakteristischen Ablauf: zunächst werden einige Sämereien gefressen, dann wird fast ausschließlich versteckt und schließlich wechseln sich beide Verhaltensweisen in rascher Folge ab (eine ausführliche Darstellung hierüber folgt an anderer Stelle). Läßt man die Tiere jedoch vor dem Versuch hungern, was in der Vorlaufphase mehrfach durchgeführt wurde, so ändert sich der Verlauf eines Versuches grundlegend: es wird sofort mit Verstecken begonnen und es wird um so anhaltender versteckt, je größer der Hunger.

3.4 Phasenlage anderer jahresperiodischer Zyklen

Bei der WM kommt unter den gegebenen Versuchsbedingungen als Indikator für die physiologische jahresperiodische Phasenlage an leicht erhebbaren Parametern nur die Mauser infrage. Diese erfolgte, wie man dies auch bei Nichtbrütern im Freiland beobachten kann, leicht verfrüht regelmäßig zwischen Anfang Juni und Ende Juli.

4. Diskussion der Ergebnisse

Für die Beurteilung und nahrungsökologische Wichtung der in dieser Arbeit vorgestellten Jahresrhythmen von Samenfressen und Samenverstecken der Weidenmeise (WM) ist es wichtig, folgendes im Auge zu behalten: unter den gegebenen Versuchsbedingungen wurde über die Anzahl gefressener und versteckter Körner ein direktes Maß für die Motivationshöhe der Aktivitäten Samenfressen und Samenverstecken gewonnen. So stellt die Freßrhythmik denn auch kein unmittelbares Abbild etwaiger jahresperiodisch wechselnder ernährungsphysiologischer Grundbedürfnisse dar, da diese – sofern sie existieren – jederzeit über das ständig gereichte Grundfutter abgefangen werden können.

Auf das Freiland übertragen bedeutet dies: die Motivation, Sämereien zu fressen und zu verstecken, entsteht nicht erst durch ein hohes Angebot an Sämereien, und sie ist, wie HAFTORN (1956 a) richtig vermutet, in Zeiten geringen Samenangebotes nicht etwa nicht vorhanden; vielmehr folgt sie entgegen aller bisherigen Annahmen einem – für die beiden Aktivitäten unterschiedlich gelagerten – festen schwingungsförmigen Zeitprogramm.

Dabei ist es zunächst zweitrangig, ob diese Rhythmen durch endogene Faktoren in Gang gehalten und durch Zeitgeber synchronisiert werden (Beispiele aus anderen Bereichen dafür in GWINNER 1977, BERTHOLD 1979) oder ob sie rein exogen, durch direkte Einwirkung äußerer Faktoren, zustandekommen: die naheliegendste Erklärungsmöglichkeit einer exogenen Steuerung, nämlich über die Höhe des Samenangebotes, scheidet nach den hier mitgeteilten Befunden aus. Es muß sich also auf jeden Fall um einen vermittelt gesteuerten Rhythmus handeln.

Wenn man Sämereien für die WM wie auch für andere versteckende Arten als vegetabilische Erweiterung des Nahrungsspektrums in insektenarmen Zeiten interpretiert, wie BERTHOLD (1976) dies für die vegetabilischen Anteile in der Nahrung omnivorer Singvögel schlechthin postuliert, dann müßte es sich bei der Freß- und Versteckrhythmik um spezifische nahrungsökologische Anpassungen der nicht-ziehenden WM handeln. Dann aber überrascht auf den ersten Blick die Phasenlage der beiden Rhythmen, denn jahresrhythmische Prozesse bewirken ja normalerweise, daß ein Organismus zur richtigen Zeit das Richtige leistet. So würde man für die Freßrhythmik ein früheres Ansteigen schon ab Anfang August, also parallel zum Auftreten des natürlichen Angebotes an Sämereien (z.B. *Galeopsis spp.*), erwarten. Aus denselben Gründen würde man auch für die Versteckrhythmik den Gipfel von August bis Oktober vermuten. Gänzlich unverständlich erscheint der im Versuch ermittelte Höhepunkt der Versteckmotivation von Dezember bis Januar, einer Jahreszeit, da nennenswerte Mengen an natürlichem Samenangebot nicht existieren. Und schließlich würde man zur Zeit der Verfügbarkeit von aufgeweichten Hainbuchen-Samen (LÖHRL in litt.) und der Kiefern- und Fichtensamenernte (je nach Wetterlage Ende Februar bis Ende April) ein Pendant in der Versteckmotivation erwarten.

Bei näherer Betrachtung der nahrungsökologischen Zusammenhänge und anderer ökologischer Implikationen löst sich jedoch ein Teil der genannten Widersprüche. Im Freiland dürfte Ende Juli/Anfang August nach mindestens 8wöchigem Samenzug auch eine geringe Motivation ausreichen, um die Vögel auf dem Wege des Appetenzverhaltens zur Suche nach den Standorten mit den reifenden *Galeopsis*-Samen zu veranlassen. Wäre die Bereitschaft, Samen zu fressen und zu verstecken, nur über das Angebot gesteuert, dann wäre damit nicht gewährleistet, daß die Meisen dieses Angebot nutzen können, da sie es erst aktiv aufsuchen müssen (vgl. LUDESCHER 1973). Andererseits wäre eine hohe Motivation für Samenfressen im Juli/August angesichts relativ hohen Eiweißbedarfs (Mauser) noch nicht sonderlich dienlich.

Die hohe Bedeutung des versteckten Vorrates an Sämereien als Winterreserve ist kaum zu bezweifeln (z.B. HAFTORN 1974). Dem entspricht auch eine hohe Versteckaktivität im Versuch von Ende August bis Ende Oktober, also in der Zeit, da im Freiland ein Höchstangebot an reifen Sämereien vorliegt (zunächst *Galeopsis* und *Cirsium* u.a. Kräutersamen, dann Weißtanne und eventuell Buche). Die Tatsache, daß die Versteckmotivation im Experiment danach noch weiter ansteigt, deutet m.E. darauf hin, daß es 2 Typen von Versteckakten gibt: ein auf lange Frist zielendes Verwahren im Sinne eines – auch gemeinsam nutzbaren (HAFTORN 1974) – Wintervorrates in Zeiten hohen Samenangebotes, und ein auf kürzere Frist zielendes einstweiliges Sicherstellen einer geringen Menge von Nahrung, wie dies schon ALMOND (1950) für die Sumpfmeise und HART (1958) für die WM vermuten. Letzterer Typ von Verstecken, bei dem die wenigen Versteckpunkte im Gedächtnis bleiben, gewinnt dann besondere Bedeutung, wenn eine Meise in Zeiten angespannter Ernährungslage plötzlich mehr Nahrung entdeckt, als sie sofort verzehren kann. Soll der Finder einen Vorteil davon haben, muß er sofort zupacken und so schnell wie möglich so viel wie möglich an Nahrung sicherstellen, da die Schwarmgenossen recht schnell ebenfalls über die Fundstelle und ähnliche naheliegende Fundorttypen herfallen (KREBS et al. 1972). Dies kann dem Finder nur über sofortiges Verstecken bzw. – bei Auffinden versteckter Nahrung – über Neuverstecken gelingen, setzt also eine ständige hohe Versteckbereitschaft voraus. Daß außerdem Hunger zusätzlich motivationssteigernd für Verstecken wirkt, mag dieses System noch funktionstüchtiger machen. Beobachtungen über Kurzzeitverstecken bei verschiedenen Corviden, beim Raubwürger und Kleiber machte V. DORKA (1980); GWINNER (1965) wies den motivationssteigernden Einfluß des Hungers auf das Versteckverhalten beim Kolk-raben nach.

Das Kurzzeitverstecken könnte sich neben Sämereien auch auf Insekten beziehen, ohne daß in Anbetracht der geringen Haltbarkeit von versteckten Insekten Energieverschwendung postuliert werden müßte. So würde auch das seltener zu beobachtende Insektenverstecken sinnvoll erscheinen.

Die empfindlichste Einschränkung an Aussagekraft erfahren die vorgelegten Ergebnisse durch die Tatsache, daß in den Versuchen nur zwei Individuen erfaßt sind.

Weitere Versuche werden zeigen, mit welcher Konstanz sich das zeitliche Muster von Freß- und Versteckmotivation reproduzieren läßt und inwieweit es rassen-spezifisch ist.

Wenn auch die Rhythmen bei WM 1 mit großer Klarheit und Regelmäßigkeit über fast 5 Jahresperioden hinweg wiederkehren, so ist doch bemerkenswert, daß sie gegen Ende der Untersuchung leicht abzuklingen scheinen. Etwaige beginnende Altersschwäche des Versuchsvogels kann jedenfalls nicht die Ursache dafür sein, da das Tier 5 Monate nach dem Ende der Versuchsserie durch einen Unglücksfall starb. Offen bleibt auch die Frage, ob und wie sich der Totalausfall der mit Fortpflanzung zusammenhängenden Aktivitäten und der damit verbundene teilweise Ausfall entsprechender hormoneller Vorgänge auf die Eigenschaften der untersuchten Rhythmen auswirkt.

Literatur

- ALMOND, E.L & W.E. (1950): Concealment of food by Marsh-Tit. Brit. Birds 43: 336-337. – AMANN, F. (1954): Neuere Beobachtungen an Weiden- und Alpenmeisen, *Parus atricapillus*, mit vergleichenden Angaben über die Nonnenmeise, *Parus palustris*. Orn. Beob. 51: 104-109. – BERTHOLD, P. (1976): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. J. Orn. 117,2: 145-209. – Ders. (1979): Über die photoperiodische Synchronisation circannualer Rhythmen bei Grasmücken. Vogelwarte 30,1: 7-10. – DORKA, V. (1980): Insekten-speichernde Kleiber *Sitta europaea* – Zur Unterscheidung von langfristigen und kurzfristigen Nahrungsspeicherverhalten. Ökol. Vögel 2: xx-xx. – GIBB, J. (1954): Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. Ibis 96: 513-543. – GWINNER, E. (1965): Über den Einfluß des Hungers und anderer Faktoren auf die Versteck-Aktivität des Kolkrahen (*Corvus corax*). Vogelwarte 23: 1-4. – Ders. (1977): Über die Synchronisation circannualer Rhythmen bei Vögeln. Vogelwarte 29, Sonderheft: 16-25. – HAFTORN, S. (1954): Contribution to the food biology of tits, especially about storing of surplus food. Part I: The Crested Tit. Det KGL Norske Videnskabers Selskabs Skrifter 1953, Nr. 4. – Ders. (1956 a): dito, Part III: The Willow Tit. dito 1956, Nr. 3. – Ders. (1956 b): dito, Part IV: A comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L. Dito 1956, Nr. 4. – Ders. (1974): Storage of surplus food by the Boreal Chickadee *Parus hudsonicus* in Alaska, with some records on the Mountain Chickadee in Colorado. Orn. Scand. 5: 145-162. – HART, D. (1958): Hoarding of food by the Willow Tit. Brit. Birds 51: 122. – HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin. – Ders. (1966): Phylogenetic Systematics. Chicago u. London. – KREBS, J.R., MACROBERTS, M.H. & J.M. CULLEN (1972): Flocking and feeding in the Great Tit: an experimental study. Ibis 114: 507-530. – LÖHRL, H. (1955): Welche Meisenarten verstecken Futter? Vogelwelt 76: 210-212. – Ders. (1958): Das Verhalten des Kleibers (*Sitta europaea caesia* Wolf). Zeitschr. Tierpsych. 15,2: 191-252. – LUDESCHER, F.-B. (1973): Sumpfmehse (*Parus p. palustris* L.) und Weidenmeise (*P. montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingarten. J. Orn. 114: 3-56.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Ludescher Fritz-Bernd

Artikel/Article: [Fressen und Verstecken von Sämereien bei der Weidenmeise *Parus montanus* im Jahresverlauf unter konstanten Ernährungsbedingungen 135-144](#)