

Balzfüttern, Nahrung und Samenverstecken bei der Sumpfmeise *Parus palustris*

Fritz Amann



AMANN, F. (2007): Courtship feeding, diet and hoarding behaviour of Marsh Tits *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 104: 91–100.

Large numbers of Marsh Tits in the forest of Allschwil near Basel (Switzerland) were colour-ringed in the years 1949 to 1952. Here, I present observations on courtship feeding, data on the diet and observations on collecting and hoarding of food. Searching of nest holes and mate feeding are important behaviour elements at the beginning of the breeding period. The frequency of begging calls of females and of feeding by the male differs between individuals. If males did not feed their mate or fed her too rarely, no brood was started. Marsh Tits eat a lot of small seeds, but a large part of their diet consists of insects, even in winter. They collect little insects, their eggs and larvae, searching for their hiding-places in the bark. During the whole year, seeds of nearly all plant species present are collected and hoarded. The seeds of the common hemp-nettle *Galeopsis tetrahit* are preferred from August to mid-October.

Fritz Amann, Unterdorfstrasse 79, CH-4415 Lausen, E-Mail fr.amann@bluewin.ch

Die Sumpfmeise gehört zu den Vogelarten, die Nahrungsverstecke anlegen. Das Sammeln, Verstecken und Aufsuchen der Nahrung wurde von verschiedenen Autoren untersucht (z.B. Morley 1949, 1953, Löhrl 1950, Ludescher 1973, Sherry 1982, Sherry et al. 1981, Nilsson 1989, Nilsson & Smith 1988a, b) und ist für die Sumpfmeise von grosser Bedeutung. Auch die Fütterung des ♀ durch das ♂ (Balzfüttern) ist bei dieser Art aussergewöhnlich stark ausgeprägt. Über die Nahrung der Sumpfmeisen sind bereits umfangreiche Untersuchungen veröffentlicht worden (vgl. Glutz von Blotzheim & Bauer 1993).

Von 1949 bis 1952 untersuchte ich die Sumpfmeisen des Allschwilerwaldes bei Basel intensiv. Meine Studien galten hauptsächlich Fragen der Altersbestimmung, der Jungvogelansiedlung, des Revierverhaltens und der Paarbindung (Amann 1980, 1997, 2003, Schaub & Amann 2001). Gleichzeitig wurden aber auch Beobachtungen zum Balzfüttern, zur

Nahrung und zum Sammeln und Verstecken von Nahrung notiert. Erste Ergebnisse publizierte ich schon vor 50 Jahren (Amann 1950, 1954), weitere Angaben, die auf meinen Beobachtungen beruhen, sind im Handbuch der Vögel Mitteleuropas (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) enthalten. Vollständigere Auswertungen und einige weitere bemerkenswerte Beobachtungen werden nun hier präsentiert.

1. Beobachtungsgebiet, Material und Methode

Beobachtungsgebiet war ein feuchter Eichen-Hagebuchenwald mit Eschenwaldteilen in der Gemeinde Allschwil westlich von Basel (330–380 m ü.M.). Nähere Angaben über die Vegetation und die Fauna des Allschwilerwaldes finden sich in Baur et al. (1999). Das genau untersuchte Kerngebiet von 70 ha Grösse war reich strukturiert und wies gute und weniger

gute Reviere für die Sumpfmeisen auf (Amann 2003).

Alle Sumpfmeisen des Kerngebietes waren in den Beobachtungsjahren 1949–1952 mit Farbringen individuell gekennzeichnet, insgesamt waren es 215 Fänglinge und 88 Nestlinge (Amann 1997, 2003, Schaub & Amann 2001). Im erweiterten Kerngebiet mit einer Fläche von 92 ha schwankte die Anzahl Brutpaare in den Jahren 1948–1954 zwischen 10 und 17 (Amann 2003). Um die Altvögel fangen zu können, richtete ich an verschiedenen Stellen im Wald kurzzeitig Futterstellen ein (Verteilung s. Abb. 1 in Amann 2003). Diese wurden nur solange mit Futter versehen, bis sämtliche Sumpfmeisen der betreffenden Region gefangen und beringt waren, was höchstens 2–4 Wochen dauerte.

Meine Beobachtungen waren gleichmässig über das ganze Jahr verteilt: Vom Juni 1949 bis zum August 1952 wurde, abgesehen von einzelnen Ausnahmen, an jedem Wochenende beobachtet.

Mehrmals wurde die Häufigkeit der ♀-Fütterungen innerhalb eines bestimmten Zeitraums mit der Uhr bestimmt. Die Aufenthaltsorte bei der Nahrungssuche erfasste ich nicht im-

mer systematisch, aber bei allen längeren Verfolgungen (10 min bis 4 h), die nicht nur der schnellen Farbringbestimmung dienten, wurde immer wieder der Standort auf einem Plan des Gebietes im Massstab 1:5000 eingetragen und der Aufenthaltsort bei der Nahrungsaufnahme notiert. Ich versuchte auch, die aufgenommene Nahrung zu bestimmen. Dies gelang bei Insektennahrung nur selten, doch konnten pflanzliche Substanzen, meist Samen, in den meisten Fällen bestimmt werden. Gelegentlich beobachtete ich aus dem Tarnzelt heraus, das ich in der Nähe von Hohlzahnbeständen aufstellte, die regelmässig zur Nahrungssuche genutzt wurden.

2. Ergebnisse

2.1. Fütterung des ♀ (Balzfüttern)

Zu Beginn der Brutzeit im März und anfangs April können die Sumpfmeisen bei der Höhlensuche angetroffen werden; die ersten Beobachtungen von Anflügen an eine Nisthöhle gelangen ausnahmsweise sogar schon Ende Februar.

1950 stellte ich die früheste Balzfütterung fest, nämlich schon am 26. März. ♀ lösen die Fütterung durch ihre ♂ aus, indem sie wie ein Jungvogel zu betteln beginnen. Etwa vom 10. April an wurden die ♀ regelmässig gefüttert. Fütterungen erfolgen während des Nestbaus, der Eiablage und später während des Brütens.

Höhlensuche und Balzfüttern lassen erkennen, ob ein Paar zur Brut schreiten wird oder nicht. Bei Paaren, die während geraumer Zeit einträchtig zusammen waren, ohne eine Höhle zu suchen und ohne dass das ♂ das ♀ fütterte, obwohl dieses bettelte (mindestens 4 Fälle), wurde nie eine Brut festgestellt (vgl. Amann 1997, Schaub & Amann 2001).

Obwohl das intensive Betteln nicht weit zu hören ist, wurde man schnell auf die Paare aufmerksam, denn in der ersten Zeit, in der gebettelt wurde, war noch kein Laub vorhanden. Bei der Intensität der Bettelrufe des ♀ sowie den Fütterungsfrequenzen des ♂ waren sehr grosse individuelle Unterschiede festzustellen. Während einzelne ♀ kaum bettelten und trotzdem häufig gefüttert wurden, bettelten andere ♀ ununterbrochen laut und wurden teil-

Tab. 1. Beobachtungen zum Balzfüttern der Sumpfmeise. – *Observations of mate feeding in the Marsh Tit.*

Fütterungen	
16. 4. 1950	♂ 888 füttert das ♀ während 1 h ca. 1-mal pro 2 min.
29. 4. 1951	♂ 913 füttert das ♀ in 7–8 min 8–10-mal.
20. 4. 1952	♂ 905 füttert das ♀ in 4 min 6-mal, ♀ bettelt nur schwach.
27. 4. 1952	♀ 456 kommt aus der Höhle und wird in 3 min 11-mal gefüttert.
3. 5. 1951	♂ 503 lockt ♀ aus der Höhle und füttert, ♀ sucht keine Nahrung, sondern macht Gefiederpflege und ist nach 1,5 min wieder in der Höhle.
Wenige oder keine Fütterungen	
27. 4. 1952	♂ 419 füttert erst nach 10 min, während das ♀ brütet.
27. 4. 1952	♂ 400 füttert nicht, ♀ bettelt nicht.
14. 5. 1951	♂ 258 füttert nicht, ♀ bettelt stark.

weise ebenfalls häufig, andere aber kaum oder nicht gefüttert. Mindestens zwei Drittel der ♂ fütterten ihre Partnerin sehr häufig, wobei die Fütterungsfrequenz auch vom Brutstadium abhängig war. Unmittelbar vor und während des Eierlegens wurden am meisten Fütterungen pro Zeiteinheit und die stärksten Bettelrufe festgestellt, aber auch während der Bebrütungs- und Huderzeit waren teilweise hohe Frequenzen zu beobachten. Die Intervalle zwischen zwei Fütterungen betragen zeitweise nur 1 bis maximal 2 min (Tab. 1). ♀ bettelten oft auch noch, wenn sie kleine oder grössere Junge im Nest hatten, und sie wurden auch dann noch gelegentlich gefüttert. Zweimal hörte ich Bettelrufe sogar noch Anfang Juni von ♀, die keine Brut hatten.

2.2. Nahrungsaufnahme und Nahrung

2.2.1. Nahrungssuche im Jahreslauf

Die Sumpfmeisen suchten ihre Nahrung in Rindenritzen (sie sind «Rindenpicker») sowie unter Moos und Flechten. Sie rissen diesen Bewuchs gelegentlich von der Rinde weg, um darunter an die Insekten oder deren Entwicklungsstadien zu kommen (Tab. 2). Ganzjährig wurden dort auch versteckte Samen gefunden.

In den Herbst- und Wintermonaten wurde am häufigsten auf Baumrinde nach Nahrung gesucht, zur Brutzeit am seltensten.

Vom November bis etwa Mitte Januar sah ich die Sumpfmeisen bei kaltem Wetter fast den ganzen Tag bei der Nahrungssuche, später, ab Mitte Januar, Februar und anfangs März, wurden je nach Witterung Pausen eingeschaltet. Die ♂ sangen vermehrt, und es kam zu Kämpfen an der Grenze des Reviers, auch Gefiederpflegepausen konnten beobachtet werden. Vor allem von September bis November und von Mitte Januar bis Ende März wurde oft, aber immer nur für kurze Zeit, am Boden nach Nahrung gesucht. In den Herbstmonaten wurden in der Hauptsache heruntergefallene Samen aufgenommen, während anfangs Jahr die sich bereits entwickelnde Fauna zwischen und auf der Laubstreu als Nahrung diente. Allerdings kam es nur selten vor, dass die Sumpfmeisen nach Kohlmeisen- oder Finkenart die Laubstreu wendeten. Wie andere Meisen suchten Sumpfmeisen bei tauender Schneesicht im Wald gerne am Boden nach Insekten, die oft gut sichtbar auf dem Schnee lagen.

Im Allschwilerwald vergrössern sich die Knospen der Laubbäume ab Mitte Januar, und bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt und

Tab. 2. Nahrungssuche im Jahresverlauf. Anzahl Beobachtungsnotizen von August 1949 bis Mai 1952. Besonders im Mai, teilweise auch im Juni, wurde weniger häufig beobachtet und notiert. Auch der Aufenthalt an den frisch austreibenden Blättern im April, Mai und Juni wurde nicht speziell notiert, weil diese Stellen zur angegebenen Zeit beinahe ununterbrochen benutzt wurden. – *Foraging observations in the course of the year from August 1949 to May 1952.*

Monat	Boden	Gebüsch	Rinde	Eiche	Esche	Birke	Kirsche	Erle	Hagebuche	Hasel	Obstbaum	Kätzchen	Knospen	Total
Januar	13	12	32	10	12	2	–	1	1	–	5	–	–	88
Februar	8	6	21	14	5	–	5	1	2	5	5	11	–	83
März	19	13	11	16	24	29	1	8	–	6	5	15	27	174
April	2	12	1	10	12	7	2	6	2	15	7	8	10	94
Mai	7	–	4	5	2	1	2	–	–	–	–	–	–	21
Juni	1	1	2	10	5	3	1	2	3	1	–	–	–	29
Juli	1	2	11	7	8	3	7	4	7	–	–	–	–	50
August	2	8	4	13	15	1	2	–	3	–	3	–	–	51
September	9	7	9	8	6	2	2	–	1	1	8	–	–	53
Oktober	12	10	17	32	18	2	7	3	1	–	–	–	–	102
November	8	2	15	15	13	4	1	5	5	–	–	–	–	68
Dezember	5	1	20	12	1	–	–	–	3	–	4	–	–	46
Total	87	74	147	152	121	54	30	30	28	28	37	34	37	859



Abb. 1. Sumpfmeise *Parus palustris* an Gemeinem Hohlzahn *Galeopsis tetrahit*. Jede der stacheligen, körbchenartigen Vertiefungen enthält anfänglich meist 4 Samen (selten nur 2). Die Pflanze ist einjährig und wird etwa bis 90 cm hoch. 26. August 1998, Aufnahme F. Amann. – Marsh Tit feeding on common hemp-nettle *Galeopsis tetrahit*.

Sonnenschein sind bereits viele fliegende Insekten zu beobachten. Ab etwa Mitte Februar wurden die Sumpfmeisen längere Zeit (bis über 1 h) meist paarweise an blühenden Kätzchen von Erlen *Alnus* sp. und Haseln *Corylus avellana*, später auch an Weiden *Salix* sp. und Birken *Betula pendula* gesehen. Auf Grund der langen Verweildauer nehme ich an, dass dort auch Pollen aufgenommen wurden; das Ableben von kleinen Insekten konnte vereinzelt beobachtet werden.

Im April, Mai und Juni sind die austreibenden jungen Blätter aller Baumarten, besonders aber der Eichen *Quercus* sp., der bevorzugte Ort für die Nahrungssuche, wohl weil es dort besonders viele kleine Raupen hat.

Im Allschwilerwald waren Eichen und Eschen *Fraxinus excelsior* die Baumarten, auf denen die Sumpfmeisen am häufigsten gesehen wurden. Es sind auch die beiden dominanten Baumarten. Bei den Eichen wurden die grob strukturierte Rinde, die feineren Äste, die Knospen und die Blätter aufgesucht. Dagegen

sah ich die Vögel auf den Eschen mehrheitlich nur an borkigen Rindenpartien am Stamm und an dickeren Ästen von stärkeren Bäumen. Lediglich im März und April wurden die frisch im klebrigen Saft stehenden Knospen und später die Eschenblüten abgesehen, wahrscheinlich nach kleinen Insekten. Schon im Frühling, vermehrt aber im Sommer und Herbst, sind Samenstände vieler Pflanzen der Krautschicht mit kleinen Samen häufige Aufenthaltsorte (vgl. Kap. 2.3).

2.2.2. Nahrung

Im Spätsommer und Herbst werden vor allem die Samen des Gemeinen Hohlzahns *Galeopsis tetrahit* gesammelt (Abb. 1) und versteckt. Hohlzahn kommt im Allschwilerwald am Waldrand und in Lichtungen in dichten, teilweise grösseren Beständen vor. Die ersten Beobachtungen nahrungssuchender Sumpfmeisen am Hohlzahn wurden im letzten Julidrittel gemacht, die letzten Ende Oktober; zwei spätere

Feststellungen an dünnen Exemplaren des Hohlzahns vom 18. und 25. November 1951 sind Ausnahmen. Es wurden sowohl hellgrüne als auch reifere, dunkelbraune Samen gesammelt.

Nur am 1. und 7. Oktober 1951 konnten Sumpfmeisen beim Sammeln von Samen des Einjährigen Bingelkrauts *Mercurialis annua* beobachtet werden. Es handelte sich um fünf beringte Vögel (2 ad. ♀ und je ein ad. ♂, ein juv. ♀ und ein juv. ♂). Das Bingelkraut kam damals massenweise in einem Rübenacker vor. Die Vögel legten auf ihren Sammelflügen Distanzen von bis zu 80 m zwischen Waldrand und Nahrungspflanzen zurück.

Im weiteren konnten die Sumpfmeisen bei der Aufnahme von Samen praktisch aller Pflanzenarten des Eichen-Hagebuchenwaldes beobachtet werden. Kleine Samen wurden bevorzugt. Im Allschwilerwald gibt es nur wenige Rotbuchen *Fagus sylvatica*; aber die Buchennüsschen wurden in guten Mastjahren trotz ihrer Grösse häufig gefressen. Dazu liegen aus allen Wintermonaten vom 8. Oktober bis am 4. März Beobachtungen vor. Ein ♂ brauchte 80 s, um ein Buchennüsschen zu öffnen und zu fressen. Am 4. November 1951 konnte ich zwei Sumpfmeisen an Pfaffenhütchen *Euonymus europaea* beobachten. Die Samen wurden aus den Früchten herausgeholt und auf borkigen Ästen versteckt.

Samen der Waldföhre *Pinus sylvestris* wurden von Mitte März bis anfangs April, wenn sich die Zapfen bei warmem Wetter öffneten, sehr oft genutzt. Die Erschütterungen durch das Herumturnen der Meisen an den Zapfen liessen viele Samen zu Boden fallen, von wo sie ebenfalls aufgenommen wurden. Allerdings konnte ich nie beobachten, dass Föhrensamen versteckt worden wären.

Selten sah ich Sumpfmeisen in Maisfelder fliegen, um an Maiskörnern zu picken, meistens waren diese noch in weichem, milchigem Zustand.

Von Futterplätzen wurden vor allem Sonnenblumenkerne und Hanfsamen geholt, aber nur letztere wurden regelmässig gesammelt und deponiert.

An frischen, klebrigen Eschen- und Eichenknospen beobachtete ich Sumpfmeisen je nach Jahr zwischen dem 18. Februar und dem 9.

April erstmals bei der Nahrungssuche. Knospen dieser Baumarten, dazu auch Birken-, Erlen-, Hasel- und Weidenkätzchen, wurden vor allem zwischen dem 6. März und dem 15. April oft sehr lange abgesucht. An Birken suchten Sumpfmeisen manchmal die Saftaustritte unter Ästen am Stamm auf. Ob Saft oder Insekten der Grund waren, blieb ungeklärt.

Mehrmals konnte ich beobachten, dass ♂ ihre ♀ mit Spinnen fütterten, aber nie wurden Samen verfüttert.

Ein ♀ frass häufig an Kirschen, ein anderes pickte eine Gehäuseschnecke auf, die ihm mehrmals zu Boden fiel. Manchmal konnten Sumpfmeisen an relativ glatter Rinde an dünnen Stämmen von Ahornen *Acer* sp. schnell pickend gesehen werden. Dort befanden sich eine ganze Anzahl Häutchen der Deckelschildläuse *Lepidosaphes ulmi* (Kommaschildlaus) mit darunterliegenden roten Eiern. Das Abreissen, Aufklopfen und Vertilgen von Maden aus 3–4 mm grossen, behaarten, braunen Galläpfeln *Oligotrophus annulipes* auf Buchenblättern wurde anfangs November 1949 beobachtet (Amann 1950, weitere Angaben dazu in Glutz von Blotzheim 1962 und Glutz von Blotzheim & Bauer 1993).

Aus der Brutzeit (6. Mai bis 10. Juni) liegen 10 Beobachtungen über das Sammeln von Samen des Gemeinen Lungenkrautes *Pulmonaria officinalis* vor. Zwei dieser Vögel hatten Junge in den Nestern. In einem weiteren Fall waren die Jungen soeben ausgeflogen (3. Juni 1951, 12.05 h).

2.3. Sammeln und Verstecken von Nahrung

Die Sumpfmeisen verstecken ganzjährig kleine Samen. Sie zeigen dieses Verhalten viel ausgeprägter als jede andere Kleinvogelart. Sobald kleine Samen gehäuft zu finden sind, ohne dass sie bearbeitet werden müssen, werden diese gesammelt. Dabei werden die ersten Samen für den Transport in der Mundhöhle aufbewahrt, der letzte im Schnabel. Die Samen werden anschliessend meistens auf der Oberseite einiger Massen waagrecht verlaufender Äste, manchmal auch am Stamm versteckt. Als Versteck wurde borkige Rinde bevorzugt, vor allem wenn sie mit viel Moos oder Flechten besetzt

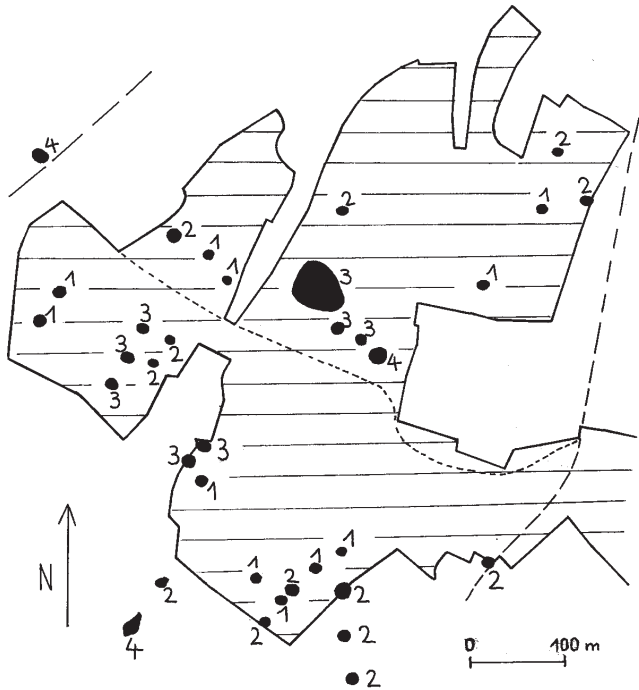


Abb. 2. Vorkommen des Gemeinen Hohlzahns im Herbst 1950 in der Kernzone des Beobachtungsgebiets im Allschwilerwald. 1 = einzelne Pflanzen, 2 = mehrere Pflanzen, 3 = viele Pflanzen und 4 = flächige, dichte Bestände. – *Common hemp-nettle stands in the study site in the forest of Allschwil. 1 = single plants, 2 = several plants, 3 = lots of plants, 4 = dense stands.*

war. Eichen waren die zum Verstecken von Nahrung am häufigsten aufgesuchten Bäume.

Vom Gemeinen Hohlzahn nahmen Sumpfmeisen 5–11 Samen in den Schnabel. Anschliessend flogen sie in ihr Revier, sofern die Nahrungsquelle ausserhalb davon lag, und legten die Samen an einer geeigneten Stelle ab, oft in einer Astgabel. Versteckt wurde jeder Samen einzeln (vgl. Ludescher 1973, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Dann flogen die Meisen sofort wieder zur Nahrungsquelle und begannen erneut mit dem Sammeln. Am Hohlzahn konnte das Sammeln am eindrucklichsten über längere Zeit beobachtet werden. Im August und September bis anfangs Oktober verbrachten die Sumpfmeisen die halbe Tageszeit oder mehr am Hohlzahn und am Versteckplatz. Der Hohlzahn wächst und blüht, während gleichzeitig die unteren Samen reifen. Auch der Boden unter den Pflanzen wurde intensiv abgesucht, denn schon bei leichter Bewegung der Stängel fielen die reifen Samen bei Trockenheit hörbar zu Boden. Nur beim Einjährigen Binkelkraut wurde einmal die gleiche Sammelintensität beobachtet

wie beim Gemeinen Hohlzahn. Zwischen den intensiven Sammelflügen wurden immer wieder Pausen eingeschaltet und Blätter oder Rinde nach Insekten abgesucht. Gleiches Verhalten wurde auch auf Futterplätzen während des ganzen Jahres beobachtet. Gelegentlich werden die Samen sofort verzehrt, meist in der Nähe des Sammelortes, manchmal nur 3–4 m davon entfernt. Auch dann erfolgt dies rationell: Bis zu 11 Samen werden gleichzeitig transportiert. Am Zielort werden sie zuerst abgelegt und dann zum Aufklopfen einzeln geholt.

Buchennüsschen wurden einzeln gesammelt, aber nicht auf Ästen, sondern im Boden versteckt. Dasselbe geschah selten mit Sonnenblumenkernen; diese wurden einzeln, manchmal zu zweien geholt und versteckt. Die Versteckorte befanden sich immer unter dunklen Laubgebüschkomplexen, 10–20 cm neben dicht stehenden Bodenaustrieben und bevorzugt unter Haselsträuchern mit wenig Bodenbewuchs.

Wenn die Jungen gut versorgt waren, wurden Fütterungspausen für die Sammeltätigkeit ge-

nutzt, und die Jungen bettelten dann nicht mehr konstant.

Einzelne Reviere wiesen wenig Hohlzahn auf (Abb. 2), in anderen gab es dichte, grössere Bestände in Lichtungen; deshalb flogen Sumpfmeisen oft über die Reviergrenzen hinaus (vgl. Amann 2003: 202). Die in guten, flächigen Hohlzahnvorkommen ansässigen Revierbesitzer reagierten aber kaum auf die fremden Vögel. Alle waren sehr intensiv und still mit dem Samensammeln beschäftigt, und nur bei Annäherungen auf weniger als 1–2 m kam es zu kurzen, oft lautlosen Reaktionen mit Flügel- und Schwanzzucken sowie Gefiedersträuben, selten mit gedämpftem Kampfgesang (vgl. Amann 2003: 199). Auch das Zu- und Wegfliegen geschah lautlos, nur bei Bewegungen meinerseits gab es leise «zi»- oder «izä»-Rufe.

Auf den von mir eingerichteten Futterplätzen ging es im Winter und Vorfrühling viel lauter zu und her; diese lagen meist offen, und die Körner befanden sich konzentriert an einer Stelle. Im Sommer und Herbst gab es auch dort nur kurze Interaktionen; dabei waren die ansässigen Revierbesitzer in der Regel überlegen. Um zu Futterplätzen oder Hohlzahnsamen zu kommen, wurden auch baumfreie Wiesenflächen von bis über 100 m Breite überflogen.

3. Diskussion

3.1. Bedeutung des Balzfütterns

In Südengland werden die Höhlen zwischen Februar und April gesucht (Morley 1953). Die erste Fütterung eines ♀ fand am 7. April statt (Morley 1949); die individuellen Unterschiede sowohl bei den Bettelrufen als auch bei den Fütterungsfrequenzen der ♂ waren sehr gross. Die ♂ fütterten ihre Partnerinnen längstens bis die Jungen 12 Tage alt waren (Morley 1949).

Auch Nilsson & Smith (1988a) betonen die Wichtigkeit der ♀-Fütterung für den Bruterfolg. In Südschweden konnten sie nachweisen, dass die Fütterungsfrequenz bei niedrigeren Temperaturen erhöht ist.

Die Fütterungsfrequenzen der ♂ im Allschwilerwald waren sehr unterschiedlich (vgl. Kap. 2.1). Sumpfmeisen gehen eine lebenslange Paarbindung ein. Dennoch wurden auch

bei adulten Vögeln einzelne Revierwechsel (immer ins Nachbarrevier) beobachtet, wobei das neue Revier in der Regel mehr Eichen enthielt; diese können als Qualitätsmerkmal für ein Sumpfmeisenrevier gelten. Reviere wurden immer nur gewechselt, wenn im Nachbarrevier ein Vogel verschwunden (z.B. umgekommen) war. ♀ wechselten das Revier in zwei Fällen nach dem Verschwinden des Partners und in einem Fall, weil dieser offenbar ungeeignet war (♂ 891, vgl. Amann 2003: 203 und Tab. 5). Von den je 4 ♂ und ♀, die das Revier wechselten, vollzog nur ein Paar diesen Wechsel gemeinsam (Amann 2003: 203). Ein ♂, welches das ♀ intensiv füttert, dürfte sich gegenüber den Jungvögeln ebenso verhalten. Dadurch werden nach schwedischen Resultaten (Nilsson & Smith 1988a) die Bebrütungszeit sowie die Nestlingszeit um je bis zu 2 Tage reduziert. Dies bewirkt ein noch früheres Ausfliegen und Selbstständigwerden der Jungen, was diesen erlaubt, einen besseren Status im Wintertrupp zu erreichen und – im Fall der ♀ – ein Revier von hoher Qualität zu besetzen. Im Allschwilerwald wurden die guten Reviere immer von den zuerst ausgeflogenen Jungen besetzt (Amann 1997).

Die frühe Höhlensuche und das frühe Brüten, das intensive Balzfüttern und – bei guter Fütterung – das frühe Ausfliegen der Jungen sowie die kurze Betreuung durch die Eltern stehen im Zusammenhang mit der extremen Sesshaftigkeit der Sumpfmeisen. Die Jungvögel haben dadurch die Möglichkeit, ihr früh im Juni gewähltes, begrenztes Ansiedlungsgebiet genügend lange kennen zu lernen, bevor der Winter mit eventuellen Nahrungseingüssen eintritt. Ausserdem dürfte es für sie vorteilhaft sein, früh mit dem Anlegen von Samenverstecken beginnen zu können. Denn da bei ihnen ein Gedächtnis über mehr als einige Tage nicht nachgewiesen wurde (s. Kap. 3.3), steigt dadurch die Wahrscheinlichkeit, im Winter zufällig auf die selbst angelegten Verstecke zu stossen.

Kohlmeisen *Parus major* und Blaumeisen *P. caeruleus* werden nach dem Ausfliegen nach eigenen Beobachtungen und anderen Untersuchungen (Gibb 1954) 2–3 Wochen, also viel länger als Sumpfmeisenjunge von den Eltern betreut. Haftorn (1997) gibt auch für die

Mönchsmeise *P. montanus* ein Verlassen des elterlichen Reviers erst mit 33–42 Tagen an. Alle diese Arten streifen nach dem Selbstständigwerden viel weiter umher und sind im Winter anders als die Sumpfmeise nicht an ein enges Nahrungshabitat gebunden.

Von anderen sesshaften Arten sind ähnliche Verhaltensweisen wie bei der Sumpfmeise bekannt. Beim Kleiber *Sitta europaea* ist die Balzfütterung zwar wenig ausgeprägt, aber auch er brütet früh und sammelt und versteckt Samen. Seine Bebrütungs- und Nestlingszeit ist länger als jene der Sumpfmeise (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993), dafür sind für den Kleiber mit seinem kräftigen Habitus und Schnabel mehr und grössere Nahrungsressourcen zugänglich als für die Sumpfmeise. Auch von der standorttreuen Haubenmeise *Parus cristatus* ist sehr frühes Brüten bekannt (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993), ebenso ist bei ihr ein Balzfüttern zu beobachten, und sie hortet und versteckt Samen.

3.2. Orte der Nahrungssuche und Nahrung

Auch Ludescher (1973) konnte die Sumpfmeise von November bis Januar bei 91 % der Beobachtungen an Stamm und Ästen feststellen und im April zu 69 % an Kätzchen und Knospen. Weitere Details dazu sind in Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) angegeben. Das Aufklopfen von Samen ist zwar für den Beobachter viel auffälliger als die Suche nach tierischer Nahrung an Baumrinde. Das oft lange andauernde Absuchen der borkigen Rindenteile alter Stämme, besonders von Eichen und Eschen, lässt aber die Annahme zu, dass Puppen, Larven und Eier von Wirbellosen auch im Winter eine wichtige Nahrungsquelle darstellen. Auch das Einlegen von Pausen zwischen den Sammelflügen im Sommer, Herbst und Winter spricht dafür, dass die Sumpfmeise nicht nur von Samen lebt, denn während dieser Pausen werden die Meisen suchend an Rinde beobachtet. Die Tatsache, dass die sich früh im Februar öffnenden Kätzchen und Knospen sofort von Sumpfmeisen angefliegen und genau abgesucht wurden, weist ebenfalls auf die Nutzung tierischer Nahrung hin.

Je mehr Altholz ein Revier enthielt, des-

to kleiner war es (Amann 2003: 195). Solche Reviere enthielten einen grossen Anteil von Bäumen mit grobborkiger Rinde, besonders Eichen. Es ist daher anzunehmen, dass diese auch im Winter ein grösseres Angebot an animalischer Nahrung aufwiesen. Auch die Tatsache, dass diese kleinen Reviere auch in Jahren mit geringer Siedlungsdichte besetzt waren, ist ein Hinweis auf ihre Bevorzugung (Amann 2003)

Das Vorkommen von Hohlzahn, der am häufigsten frequentierten Samenpflanze, spielte offenbar nie eine Rolle bei der Auswahl der Reviere. Gerade in den bevorzugten Revieren mit Alteichenbeständen war diese Pflanze nicht häufig. Schon ab Mitte Januar, besonders aber im Februar, werden die Reviere intensiv verteidigt. Zu dieser Zeit ist der Hohlzahn noch nicht entwickelt, und die Nahrung der Sumpfmeisen besteht vor allem aus Insekten und ihren Entwicklungsstadien. Zur Nutzung von Hohlzahnbeständen und in einem Fall von Bingelkraut im Sommer und Herbst werden die Brutreviere kurzfristig auch verlassen.

Ludescher (1973) beobachtete auch das Sammeln der Samen von Fichten *Picea abies*, Waldföhren *Pinus sylvestris* und Kohlkraatzdisteln *Cirsium oleraceum*. Dass ich dies im Allschwilerwald nie feststellen konnte, dürfte an der Seltenheit dieser Arten in meinem Untersuchungsgebiet liegen.

3.3. Sammeln und Verstecken von Nahrung

Nach eigenen Beobachtungen und Feststellungen von Löhrl (1950) und Sherry et al. (1981) sammeln die Vögel mehrere hundert Samen pro Tag. So intensiv und ausdauernd wurde im Allschwilerwald und in der ganzen Nordwestschweiz nur am Hohlzahn im August und September gesammelt.

Ludescher (1973) erwähnt die rationelle Sammeltechnik der Sumpfmeisen; sie nehmen mehrere Samen gemeinsam auf, und zwar sowohl wenn sie sie sofort verzehren wie wenn sie sie verstecken. Löhrl (1950) beobachtete, dass versteckte Hanf- und Sonnenblumenkerne häufig von anderen Meisen und vom Kleiber gefressen wurden. Im Allschwilerwald kam dies nur in der Umgebung von Futterplätzen vor, besonders durch das massierte Auf-

treten verschiedener Körnerfresser (Kleiber, Kohlmeisen, Buchfinken *Fringilla coelebs*, Kernbeisser *Coccothraustes coccothraustes*, seltener Bergfinken *Fringilla montifringilla* und Grünfinken *Carduelis chloris*). Hingegen liegen keine Hinweise darauf vor, dass die von den Sumpfmeisen meist weit verteilt angelegten Verstecke von nicht auf Futterplätzen gesammelten Samen von anderen Arten geplündert worden wären (weitere Details in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993).

Inzwischen belegen zahlreiche Untersuchungen, dass sich samenversteckende Vögel sehr genau an die Versteckstellen erinnern (Übersicht in Vander Wall 1990). Dies wurde auch für die Sumpfmeise gezeigt (Übersicht in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Sumpfmeisen nutzen zwar ähnliche Verstecktypen, doch beruht das Wiederfinden von Samen nicht allein auf einem solchen Suchschema. Dies geht auch daraus hervor, dass sie im Versuch nie ein bereits geleertes Versteck nochmals aufsuchten (Sherry 1982). Auch leerten sie Verstecke mit bevorzugter Nahrung vor jenen mit weniger beliebter Nahrung, was darauf hinweist, dass sie sich nicht nur an den Ort, sondern auch an den Inhalt der Verstecke erinnerten (Sherry 1984 zit. in Vander Wall 1990). Clayton et al. (1996), die auch das Verstecken und Auffinden von Vorräten durch die Sumpfmeise untersuchten, konnten zeigen, dass Eichelhäher *Garrulus glandarius* noch einen Schritt mehr beherrschen: Sie erinnerten sich nicht nur daran, welchen Nahrungstyp (Eicheln oder Mehlwürmer) sie wo versteckt hatten, sondern sogar, wann sie das Versteck angelegt hatten; denn nach der Zeit, in der die Mehlwürmer ungeniessbar wurden, interessierten sie sich nicht mehr für das von ihnen selbst angelegte Versteck (Clayton et al. 1996).

Dass Sumpfmeisen ein gutes Kurzzeitgedächtnis haben, konnte ich schon beim Sammeln der Nahrung beobachten: An einem strukturreichen Hohlzahnbestand von 2×2 m Grösse besuchte ein Vogel innerhalb von 1 h dieselbe Stelle nie 2-mal, auch wenn er inzwischen 3–4-mal weggeflogen war, um die Samen zu verstecken. Die Pflanzen wurden also sehr systematisch abgesucht. Ähnliches konnten Sherry et al. (1981) bei Käfigversuchen beobachten.

Im Allschwilerwald messen die Reviere nur 4–17 ha. Aber auch in anderen Gebieten, wo die Reviere grösser sind, dürften die Kenntnisse des Reviers schon nach kurzer Zeit so gut sein, dass den Vögeln alle möglichen Nahrungsressourcen und günstigen Versteckstellen bekannt sind. Für die Anlage der Verstecke kommen nur Äste mit borkiger Rinde und bestenfalls borkige Rindenstellen an den Stämmen mit viel Moos oder Flechten in Frage. Moreno et al. (1981) konnten zeigen, dass Sumpfmeisen ihre Vorräte innerhalb von Kleiberrevieren eher am Boden verstecken, weiter davon entfernt aber immer auf Bäumen.

Nach Sherry et al. (1981) und Löhrl (1950) werden die meisten Samen innerhalb von 24 h oder wenigen Tagen wieder genutzt, und ein weiter gehendes Erinnerungsvermögen wurde bei Sumpfmeisen bisher nie getestet (es wurde aber bei Eichel- und Tannenhähern *Nucifraga caryocatactes* für Zeiträume von mehreren Monaten belegt, Vander Wall 1990). Das Verstecken von Samen und das kurze Zeit später erfolgende Leeren der Verstecke dienen also eher der Überbrückung kurzfristiger Nahrungsgänge als der Vorsorge für den Winter. Meine Beobachtungen zeigten aber, dass auch im Winter an Stämmen und besonders auf Ästen immer wieder etwas zum Aufklopfen gefunden wird, was auf das Finden von versteckten Samen aus der Sammelperiode hindeutet. Die Sumpfmeisen sind beim Suchen sehr effizient, was sich darin zeigt, dass sie den im Sommer angelegten und noch nicht verzehrten Nahrungsvorrat im Winter grösstenteils nutzen können. Das Sammeln und Verstecken von Nahrung im Spätsommer und Herbst dürfte den Sumpfmeisen helfen, den Beginn des Winters mit den ersten Kaltlufteinbrüchen und dem Laubfall anfangs November besser zu überstehen.

Die Konkurrenz mit anderen Arten um Hohlzahn Samen ist nicht gross. Sie sind für Kohl- und Blaumeisen sowie Kleiber zu klein; diese Arten konnten jedenfalls nie an dieser Pflanze beobachtet werden, lediglich die Weidenmeise nutzt sie ebenfalls und versteckt die Samen. Wenn im Allschwilerwald in geschlossenen Altholzwaldteilen mit weniger Gebüsch (gute Reviere) und damit fast keinen Hohlzahnflan-

zen Holz geschlagen und der Wald gelichtet wurde, waren schon im folgenden Frühsommer grosse, dichte Komplexe von Hohlzahn-pflanzen anzutreffen. Von den Sumpf- und Weidenmeisen gesammelte und verlorene oder heruntergefallene Samen, die wahrscheinlich aus mehreren Jahren stammten, konnten dank der Auflichtung durch den Holzschlag keimen. Auch dieser rasche Bewuchs von geeigneten Flächen durch den Hohlzahn zeigt, dass selbst im Winter noch ein genügender Samenvorrat auf den Bäumen und am Boden vorhanden ist und dass Sumpf- und Weidenmeisen für die flächige Verbreitung dieser Pflanze von grosser Bedeutung sind.

Dank. Ich danke allen, die mir bei den Beobachtungen geholfen haben, besonders aber nochmals Alfred Schifferli von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, der die Farbringbeobachtungen anregte und ermöglichte. Weiteren Dank richte ich an zwei Reviewer für ihre Anregungen zu einer früheren Fassung des Manuskripts, an Marcel Güntert und Christian Marti für viele Verbesserungsvorschläge und an ihn und Verena Keller für die Übersetzung von Abstract und Legenden.

Zusammenfassung

Die Sumpfmeisen im Allschwilerwald bei Basel wurden 1949–1952 mit Farbringen markiert und intensiv beobachtet. Hier werden Beobachtungen über das Balzfüttern, die Nahrung und das Sammeln und Verstecken von Vorräten mitgeteilt. Höhlensuche und ♀-Fütterung durch das ♂ sind wichtige Elemente am Beginn der Brutzeit. Die individuellen Unterschiede in der Häufigkeit der Bettelrufe des ♀ und der Fütterungen durch das ♂ sind gross. Wurde nicht oder nur wenig gefüttert, kam es zu keiner Brut. Sumpfmeisen fressen viele kleine Samen, decken aber den Nahrungsbedarf auch im Winter zu einem grossen Teil mit Insekten. In der kalten Jahreszeit suchen sie grobe Baumrinden ab, wo grösstenteils kleine Insekten in allen Entwicklungsstadien gefunden wurden. Das ganze Jahr über werden Samen von fast allen Pflanzenarten gefressen und versteckt. Besonders auffällig ist das Sammeln und Verstecken der Samen des Gemeinen Hohlzahns *Galeopsis tetrahit* von August bis Mitte Oktober.

Literatur

AMANN, F. (1950): Nonnenmeisen klopfen Galläpfel auf. Ornithol. Beob. 47: 10–11. – (1954): Neue Beobachtungen an Weiden- und Alpenmeisen, *Parus atricapillus*, mit vergleichenden Angaben über die Nonnenmeise, *Parus palustris*. Orni-

- thol. Beob. 51: 104–109. – (1980): Alters- und Geschlechtsmerkmale der Nonnenmeise *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 77: 79–83. – (1997): Ansiedlung und Verhalten der Jungvögel bei der Sumpfmeise *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 94: 5–18. – (2003): Revierbesetzung und Paarbindung bei der Sumpfmeise *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 100: 193–210.
- BAUR, B. et al. (1999): Der Allschwiler Wald. Verkehrs- und Kulturverein Allschwil, Allschwil.
- CLAYTON, N. S., R. MELLOR & A. JACKSON (1996): Seasonal patterns of food storing in the Jay *Garrulus glandarius*. Ibis 138: 250–255.
- GIBB, J. A. (1954): Population changes of titmice, 1947–1951. Bird Study 1: 40–48.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Verlag Aarauer Tagblatt, Aarau. (*Parus palustris* S. 500–502)
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13, Passeriformes (4. Teil). Aula, Wiesbaden. (*Parus palustris* S. 377–418)
- HAFTORN, S. (1997): Natal dispersal and winter flock formation in the Willow Tit *Parus montanus*. Fauna norv. Ser. C, Cinclus 20: 17–35.
- LÖHRL, H. (1950): Beobachtungen zur Soziologie und Verhaltensweise von Sumpfmeisen im Winter. Z. Tierpsychol. 7: 417–427.
- LUDESCHER, F.-B. (1973): Sumpfmeise und Weidenmeise als sympatrische Zwillingarten. J. Ornithol. 114: 3–56.
- MORENO, J., A. LUNDBERG & A. CARLSON (1981): Hoarding of individual Nuthatches and Marsh Tits. Holarctic Ecol. 4: 263–269.
- MORLEY, A. (1949): Observations on courtship-feeding and coition of the Marsh-Tit. Brit. Birds 42: 233–239. – (1953): Field observation on the biology of Marsh-Tit. Brit. Birds 46: 233–238, 273–287, 332–346.
- NILSSON, J.-Å. (1989): Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. J. Anim. Ecol. 58: 619–636.
- NILSSON, J.-Å. & H. G. SMITH (1988a): Incubation feeding as a male tactic for early hatching. Anim. Behav. 36: 641–647. – (1988b): Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in marsh tits *Parus palustris*. J. Anim. Ecol. 57: 917–928.
- SCHAUB, M. & F. AMANN (2001): Saisonale Variation der Überlebensraten von Sumpfmeisen *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 98: 223–235.
- SHERRY, D. F. (1982): Food storage, memory, and Marsh tits. Anim. Behav. 30: 631–633.
- SHERRY, D. F., J. R. KREBS & R. J. COWIE (1981): Memory for the location of stored food in Marsh tits. Anim. Behav. 29: 1260–1266.
- VANDER WALL, S. B. (1990): Food hoarding in animals. University of Chicago Press, Chicago.

Manuskript eingegangen 12. Februar 2001

Bereinigte Fassung angenommen 1. Dezember 2006