

Naturhistorisches Museum Bern

Gruppenbildung beim Zwergkleiber *Sitta pygmaea* – eine Strategie zum Überleben kalter Winter^{1, 2}

Marcel Güntert

Die Selektionsvorteile, welche bei Vögeln zur Bildung von Schwärmen führen, haben das Interesse der Verhaltensforscher und Ökologen seit langem auf sich gezogen. Für nahrungssuchende Verbände gelten bessere Feindvermeidung und eine erhöhte Effizienz der Nahrungssuche – lokal geklumpt verteilte Nahrung wird rascher entdeckt – als die wesentlichen Ursachen (für eine detaillierte Literaturübersicht vgl. Morse 1980, Milinski 1986). Andere Faktoren werden für das Entstehen von Nächtigungsschwärmen verantwortlich gemacht: In neuerer Zeit wurde v. a. der Austausch von Informationen betreffend die Lage günstiger Nahrungsplätze in Erwägung gezogen (information centre hypothesis, Ward & Zahavi 1972). In ihrer extrem einseitigen Betrachtungsweise ist diese Hypothese allerdings nicht unwidersprochen geblieben (Weatherhead 1983); Feindvermeidung spielt wohl auch beim Nächtigen eine wesentliche Rolle (Kelty & Lustick 1977, Swingland 1977). Schliesslich ist die Energieersparnis als Folge eines geringeren Wärmeverlustes beim Schlafen an mikroklimatisch begünstigten Stellen, möglicherweise sogar durch eine Erwärmung der lokalen Umgebung durch die abgestrahlte Körperwärme der Schwarmmitglieder, als Ursache für nächtliche Ansammlungen von Vögeln diskutiert worden (Jenni 1986, Kel-

ty & Lustick 1977, Walsberg & King 1980, White et al. 1975). Die wärmeerhaltende Funktion ist bei denjenigen Arten, welche in Körperkontakt schlafen, unbestritten (Armstrong 1955, Brenner 1965, Chaplin 1982, Frazier & Nolan 1959, Haftorn 1972, Lack & Lack 1958, Löhr 1955, Riehm 1970, Smith 1972).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Nächtigungsverhalten des Zwergkleibers *Sitta pygmaea*, einer kleinen, nur 10 g schweren Singvogelart, die als Standvogel die Nadelwaldzonen im Westen Nordamerikas bewohnt. Im Gegensatz zu den meisten Kleiberarten lebt der Zwergkleiber praktisch das ganze Jahr hindurch gesellig; nur während der wenige Wochen dauernden Brutzeit besetzen die Paare, oft zusammen mit einem oder mehreren unverpaarten ♂, den sog. Helfern, ihre Brutreviere (Norris 1958, Sydeman 1985, Sydeman & Güntert in Vorb.). Ausserhalb der Brutsaison suchen Zwergkleiber in Schwärmen ihre Nahrung und übernachten gemeinsam in Baumhöhlen. Die Nächtigungsgemeinschaften können bis zu 160 Individuen umfassen (Knorr 1957, Sydeman & Güntert 1983).

Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet befindet sich 20 km östlich von Flagstaff, Arizona, auf ca. 2000 m ü. M. und umfasst eine Fläche von 220 ha Wald, der hauptsächlich aus Ponderosa-Kiefern *Pinus ponderosa* besteht. Etwa ein Drittel der Fläche liegt innerhalb des Walnut Canyon National Monument und hat seit 100 Jahren keine forstlichen Ein-

¹4. Schweizerisches Symposium für Ornithologie, 19./20. Oktober 1985 in Zürich, 8. Beitrag.

²Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Die Untersuchung wurde an der Northern Arizona University in Flagstaff, Arizona, durchgeführt.

griffe mehr erfahren; entsprechend ist die Häufigkeit abgestorbener und sterbender Bäume sehr hoch. Der übrige Teil gehört zum Coconino National Forest und wird regelmässig forstwirtschaftlich genutzt. Das Klima des Gebietes ist charakterisiert durch einen ausgesprochenen Wechsel der Jahreszeiten, mit kalten, schneereichen Wintern. Nächtliche Tiefsttemperaturen von -20°C werden im Januar und Februar häufig erreicht; gelegentlich sinkt die Temperatur bis -40°C . Die Nahrungssuche der Vögel wird zudem oft durch heftigen Wind erschwert.

Die Feldstudie dauerte von November 1980 bis Oktober 1982; während der anschliessenden zwei Jahre wurde sie durch W. Sydeman, allerdings mit einer anderen Fragestellung, fortgesetzt (Sydeman 1985). Für die Untersuchung der individuellen Zusammensetzung der Schwärme wurden die Vögel farbberingt. Gefangen wurden sie nachts in den Schlafhöhlen, zur Brutzeit auch in den Nesthöhlen und während der trockenen Jahreszeit mittels Japannetzen an natürlichen und künstlichen Tränkestellen. Insgesamt wurden 256 Vögel individuell markiert; damit waren im Kerngebiet des Areals jeweils etwa 85% der Individuen beringt.

Zur Abklärung der Frage nach der jahreszeitlichen Bevorzugung der Schlafhöhlen wurden an 46 zugänglichen Höhlen verschiedene morphologische Eigenschaften (Höhe über Boden, Position im Stamm oder in einem Ast, Aussendurchmesser, Volumen, Dimensionen des Einflugloches, Kompassrichtung, etc.) bestimmt (Hay & Güntert 1983). Gleichzeitig wurde durch Douglas B. Hay eine Laborstudie über den Energiestoffwechsel nächtlicher Zwergkleiber sowie deren Verhalten in der Schlafhöhle durchgeführt (Hay 1983).

Resultate

Soziale Organisation

Für das Verständnis der Nahrungssuche- und Schlafgemeinschaften ist die Kenntnis

der Sozialstruktur des Zwergkleibers erforderlich, welche erst im Rahmen dieser Studie erkannt wurde (Güntert in Vorb.). Die wesentlichen Resultate sind deshalb hier kurz zusammengefasst: Die Grundeinheit einer Zwergkleiber-Population ist die Wintergruppe, eine stabile, territoriale Gemeinschaft, deren Mitglieder gemeinsam auf Nahrungssuche gehen, gemeinsam das Gruppenterritorium gegen Nachbarn verteidigen und gemeinsam nächtigen. Diese Gruppen können sich in Untergruppen aufspalten, aber auch mit anderen Gruppen temporäre Verbindungen für die Nahrungssuche und das Nächtigen eingehen; ein solcher Zusammenschluss kann einige Stunden oder mehrere Tage und Nächte dauern. Im jahreszeitlichen Zyklus kommt es im April zu einer endgültigen Aufspaltung der Gruppe, wobei die σ innerhalb oder am Rand des Gruppenterritoriums ein Brutrevier besetzen. Nach dem Ausfliegen der Jungen bleiben die Familien entweder während einiger Wochen in ihren Territorien, oder sie schliessen sich unmittelbar nach dem Flüggewerden mit benachbarten Familien zusammen; der Unterschied im Verhalten scheint witterungs- und nahrungsabhängig zu sein (Güntert in Vorb.). In jedem Fall kommt es spätestens im Herbst zu einer Vermischung der Familien, weil ein erheblicher Teil der selbständig gewordenen Jungvögel abwandert und fremde Junge ins Gebiet einwandern. Wenn im Frühwinter alle oder ein Teil der σ aus der vorjährigen Wintergruppe ihre Territorien wieder vereinen, handelt es sich also bei den neu gebildeten Gemeinschaften nicht mehr um Familienverbände.

Gruppengrösse

Die untersuchte Population umfasste im ersten Winter 130 Individuen in 13 Gruppen, im zweiten Jahr 174 Vögel in 16 Gruppen; die einzelnen Gruppen bestanden aus 5–16 Individuen. Die Vermehrung der Anzahl Gruppen ist zurückzuführen auf eine definitive Spaltung zweier Gruppen sowie auf das zeitweise Auftreten einer weiteren, un-

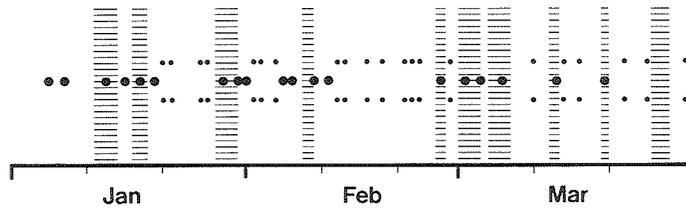


Abb. 1. Aufspalten und Zusammenschliessen der Gruppe «Light-Green» unter Einfluss von Schneefällen im Winter 1981. Grosser Punkt = Gruppe nächtigt gemeinsam. Kleine Punkte = Gruppe nächtigt aufgeteilt in Untergruppen. Tage mit Schneefall gerastert. – *Splitting and merging of winter group Light-Green in 1981, based on daily observations. Large dot = group roosting jointly, small dots = group split into sub-groups. Hatched areas indicate days with snowfall.*

beringten Gruppe, deren Territorium ausserhalb des eigentlichen Untersuchungsgebietes lag. Die beobachteten Schlafgemeinschaften bestanden aus 2–44 Vögeln. Die Abweichung von der mehr oder weniger konstanten Individuenzahl der jeweiligen Wintergruppen ergibt sich einerseits durch deren Aufspaltung in Untergruppen, wie sie während Schönwetterperioden zu beobachten war, andererseits durch den temporären Zusammenschluss zweier oder mehrerer Wintergruppen. Die grössten Individuenzahlen wurden während extrem kalter oder schneereicher Wintertage festgestellt; die durchschnittliche Grösse der Nächtigungsgemeinschaften, berechnet für halbmonatliche Intervalle, ist signifikant negativ korreliert mit der nächtlichen Tiefsttemperatur. Auch Schneefälle beeinflussen die Gruppengrösse, was sich deutlich am Verhalten der Gruppe «Light-Green» im Winter und Frühjahr 1981 zeigt (Abb. 1): Praktisch jeder Schneefall führte zu einem Zusammenschluss der in Untergruppen aufgesplitteten Vögel.

In beiden Wintern verliessen einzelne Gruppen am späten Nachmittag ihr Territorium und nächtigten zusammen mit einer oder mehreren anderen Gruppen. Im Winter 1982/83 suchten sogar fast alle im Untersuchungsgebiet lebenden Gruppen eine bestimmte Höhle (WC 50) auf, was zu Ansammlungen von über 160 Individuen führte. Die am weitesten entfernt ansässigen Vögel hatten dazu eine Distanz von ca. 1,5 km zurückzulegen (Sydeman & Güntert

1983). In allen beobachteten Fällen gemischter Gemeinschaften kehrten die Gruppen am kommenden Morgen wieder in ihre eigenen Territorien zurück.

Wahl der Schlafhöhlen

Bei den zum Brüten und – während des ganzen Jahres – zum Nächtigen benutzten Höhlen handelt es sich meist um alte Spechthöhlen, welche in den Territorien jeder Gruppe bzw. jedes Paares zahlreich vorhanden sind. Je nach Jahreszeit werden unterschiedliche Schlafhöhlen ausgewählt (Abb. 2). Während der zweijährigen Untersuchung wurden insgesamt 136 Höhlen benutzt; 7 weitere wurden zwar wiederholt im Gruppenverband inspiziert, aber nie besetzt. Diese gruppenweise Inspektion von Schlafhöhlen war v. a. in den Nachmittags- und Abendstunden zu beobachten. Gelegentlich suchte eine Gruppe nacheinander bis zu 5 verschiedene Höhlen auf, verweilte jeweils für wenige Minuten darin und zog anschliessend weiter zur nächsten. Die Vermutung liegt nahe, dass bei diesen Besuchen die Eignung der Höhle als Schlafplatz geprüft wird.

Die qualitative Analyse der Höhlenstruktur (Hay & Güntert 1983) liess einige Faktoren erkennen, welche die jahreszeitliche Bevorzugung der Höhlen bewirken. Während Sommerhöhlen relativ klein sind und meist in dünnen Stämmen oder aber in Ästen gelegen sind, befinden sich Winterhöhlen im abgestorbenen Holz dicker

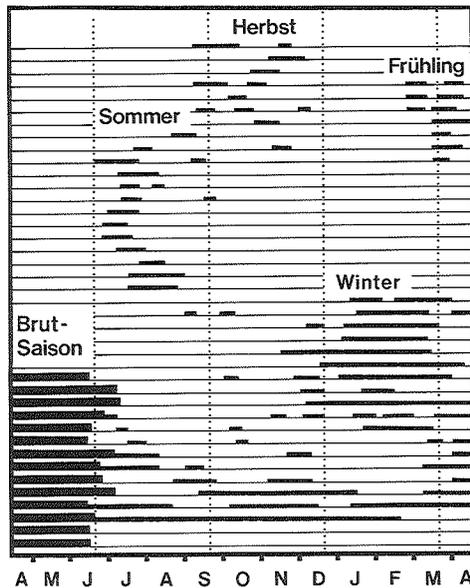


Abb. 2. Jahreszeitliche Benützung verschiedener Schlafhöhlen. Die horizontalen Linien stellen 40 ausgewählte Höhlen dar. Dünne Balken = als Schlafhöhle benutzt; dicke Balken = Nester. – *Seasonal use of 40 selected cavities. Thin horizontal lines represent the cavities; bar = cavity used for roosting; thick bar = cavity used as a nest (breeding season).*

Stämme und sind entsprechend von einer mächtigen Isolationsschicht umgeben, was zu einer verringerten Wärmeabstrahlung führt. Die signifikante Bevorzugung von Stämmen im Winter bzw. von Ästen im Sommer (Abb. 3) hängt vermutlich mit diesem Isolationseffekt zusammen; in warmen Sommernächten ist offenbar eine erhöhte Wärmeabgabe von Vorteil. Das Volumen von Winterhöhlen ist, entsprechend den grösseren Nächtigungsgesellschaften, höher. Ein weiterer signifikanter Unterschied besteht in der Grösse des Einflugloches; Sommerhöhlen haben deutlich weitere Eingänge und meist zusätzliche Spalten und Öffnungen. Dies steht im Zusammenhang mit der für die Atmung der Vögel erforderlichen Luftzirkulation, denn die ausgetauschte Luftmenge wird u. a. von der Grösse der Öffnung, von der Differenz zwi-

schen Innen- und Aussentemperatur sowie von der Tiefe der Höhle bestimmt. Höhlen, welche im Frühjahr und Herbst besetzt werden, sind morphologisch weniger klar zu definieren. Die meisten sind aber der Nachmittagssonne ausgesetzt, was vermuten lässt, dass die Vögel von der Erwärmung der Höhle durch die intensive Sonneneinstrahlung profitieren. Die Wahl identischer Höhlen in den beiden Jahreszeiten mit ähnlichen klimatischen Bedingungen ist jedenfalls deutlich erkennbar (Abb. 2).

Diskussion

Das Überleben kalter Winternächte, in welchen die tiefen Umgebungstemperaturen einen erhöhten Energieverbrauch bewirken, die Nahrungsaufnahme aber durch die kurze Tageslänge und strenge Witterungsbedingungen erschwert wird, stellt tagaktive Kleinvögel vor ein schwerwichtiges Problem, zu dessen Lösung bei verschiedenen Arten drei Verhaltensweisen eingesetzt werden können: das Aufsuchen geschützter Stellen in dichter Vegetation oder in Höhlen, Kontaktschlafen, welches die exponierte Oberfläche des einzelnen Vogels und damit den Wärmeverlust ver-

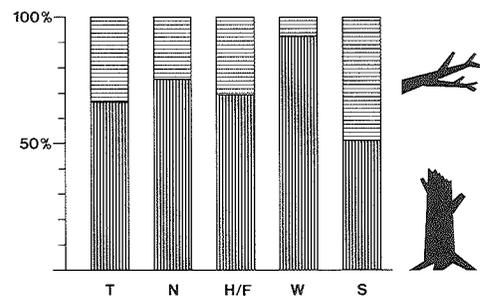


Abb. 3. Jahreszeitliche Bevorzugung von Höhlen im Stamm und in Ästen. T = Total (n = 136), N = Nester (87), H/F = Herbst/Frühling (33), W = Winter (26), S = Sommer (45). – *Seasonal preference for cavities in trunks or branches. T = total sample, N = nests, H/F = autumn/spring, W = winter, S = summer. Preference for trunks in winter ($p \leq 0,001$) and for branches in summer ($p \leq 0,05$) is statistically significant.*

ringert und schliesslich das Absenken der Körpertemperatur um 5–10°C (Haftorn 1972, Chaplin 1976, Mayer et al. 1982). Von allen bisher untersuchten Singvogelarten ist der Zwergkleiber die einzige, welche von allen drei Mechanismen regelmässig Gebrauch macht.

Im Gegensatz zu gesellig, aber mit Individualdistanz im Freien übernachtenden Arten, bei welchen eine Energieersparnis sich höchstens aus dem Schutz vor Wind ableitet (Kelty & Lustick 1977, Walsberg & King 1980), profitieren die gemeinsam in Höhlen übernachtenden Zwergkleiber von einer erheblichen Erwärmung des lokalen Mikroklimas um durchschnittlich 9°C, was einer Energieersparnis von ca. 20% entsprechen dürfte (Hay 1983). Kontaktschlafen und Hypothermie beim Zwergkleiber wurden eingehend durch Hay (1983) untersucht; die Energieersparnis liess sich im Labor durch den Vergleich des Sauerstoffverbrauchs von einzelnen bzw. gruppierten Vögeln bestätigen (Hay 1983). Die im Freiland und bei Volièrevögeln durchgeführte Beobachtung schlafender Zwergkleibergruppen ergab, dass die Vögel stets in engem Körperkontakt ruhen, entweder nebeneinander an die Höhlenwände geklammert oder in einem Stapel aus mehreren Lagen am Grund der Höhle übereinandergeschichtet. Für die Individuen im Zentrum des Stapels, die etwa 50% ihrer Körperoberfläche bedeckt haben (Hay 1983), muss daraus eine erhebliche Energieersparnis resultieren, ergaben doch Messungen an anderen kontaktschlafenden Arten Einsparungen in der Grössenordnung von 20–40%, obwohl jene Individuen nur seitlich in Berührung mit Artgenossen waren (Brenner 1965, Chaplin 1982).

Als Ursache für das Entstehen des gemeinsamen Nächtigen beim Zwergkleiber dürfte damit der Vorteil nächtlicher Energieersparnis an erster Stelle liegen. Als mögliche, wenn auch einander nicht gegenseitig ausschliessende Alternativen sind Feindvermeidung und Informationsaustausch zu berücksichtigen. Leider ist nichts über den Einfluss nachtaktiver Räuber auf

Zwergkleibergruppen bekannt; Schutz vor Feinden dürfte die Schlafhöhle aber auch einem einzeln nächtigen Vogel bieten. Informationsübertragung im Sinne von Ward & Zahavi (1972) käme allenfalls für die aus mehreren Wintergruppen zusammengesetzten Schwärme in Frage, nicht aber für die einzelnen Wintergruppen; stabile territoriale Gruppen, deren Mitglieder auch ausserhalb des Schlafplatzes ständig miteinander Kontakt haben, werden von diesen Autoren ausdrücklich ausgeklammert. Obwohl die extrem grossen Ansammlungen im Winter 1982/83 nicht allein durch Wetterfaktoren erklärbar sind (Sydeman & Güntert 1983), ist der Austausch von Information über gute Nahrungsquellen unwahrscheinlich: Die einzelnen Gruppen kehren zur Nahrungssuche in ihre Territorien zurück und schliessen sich allenfalls mit einer Nachbargruppe zusammen; dazu ist aber ein vorgängiges gemeinsames Nächtigen nicht erforderlich. In den beiden vorangegangenen Wintern schienen Gruppen, die gemeinsam auf Nahrungssuche gingen, den Zusammenschluss zum Nächtigen sogar zu vermeiden (Güntert in Vorb.). – In Anbetracht der energetischen Vorteile, die das gemeinsame Nächtigen dem Zwergkleiber bringt, darf man vermuten, dass die soziale Organisation entstanden ist als Mechanismus, der den Zusammenhalt und damit das Überleben der Individuen während der kalten Wintermonate garantieren soll.

Zusammenfassung, Summary

Als Standvogel der Nadelwaldzonen im Westen Nordamerikas ist der nur 10 g schwere Zwergkleiber *Sitta pygmaea* strengen Winterbedingungen ausgesetzt. Die Art lebt praktisch das ganze Jahr hindurch sozial; die Individuen gehen im Verband auf Nahrungssuche und nächtigen gemeinsam in Baumhöhlen. Während der 2jährigen Untersuchung einer farbberingten Population gelang es, die Sozialstruktur der Winterschwärme aufzudecken, deren Grundeinheit die stabile, territoriale Wintergruppe ist. Das gemeinsame Nächtigen ist in erster Linie im Dienste einer Verminderung des nächtlichen Energieverbrauches zu sehen. Die Kombination von Übernachten in Höhlen, Kontaktschlafen und Ab-

senken der Körpertemperatur, wie sie der Zwergkleiber regelmässig zeigt, ist bisher unter Singvögeln einmalig.

Flocking in the Pygmy Nuthatch *Sitta pygmaea* – a winter survival strategy

Pygmy Nuthatches, permanent residents of coniferous forests in western North America, are subject to severe winter conditions. The species is highly social throughout most of the year, except for a few weeks during the breeding season. Individuals forage in flocks and roost communally in cavities. During a two year study of a colour-banded population near Flagstaff, Arizona, the social organization of the winter flocks was unraveled: the basic social structure are the more or less stable territorial winter groups. The primary function of communal roosting in this species lies in reducing nightly energy expenditure. The combination of roosting in cavities, roosting in body contact and lowering of the body temperature (hypothermia) that is regularly observed during cold winter nights seems to be unique among passerines.

Literatur

- ARMSTRONG, E. A. (1955): The Wren. London.
- BRENNER, F. J. (1965): Metabolism and survival time of grouped starlings at various temperatures. *Wilson Bull.* 77: 388–395.
- CHAPLIN, S. B. (1976): The physiology of hypothermia in the Black-capped Chickadee, *Parus atricapillus*. *J. Comp. Physiol.* 112B: 335–344. – (1982): The energetic significance of huddling behavior in Common Bushtits (*Psaltriparus minimus*). *Auk* 99: 424–430.
- FRAZIER, A. & V. NOLAN, Jr. (1959): Communal roosting by the Eastern Bluebird in winter. *Bird-Banding* 30: 219–226.
- HAFTORN, S. (1972): Hypothermia of tits in the arctic winter. *Ornis Scand.* 3: 153–166.
- HAY, D. B. (1983): Physiological and behavioral ecology of communally roosting Pygmy Nuthatches (*Sitta pygmaea*). Ph.D. thesis, Northern Arizona Univ., Flagstaff, Arizona.
- HAY, D. B. & M. GÜNTERT (1983): Seasonal selection of tree cavities by Pygmy Nuthatches based on cavity characteristics. in: Snag Habitat Management. Symposium Proc., Flagstaff, Arizona, USA. Forest Serv. Techn. Rep. RM-99: 117–120.
- JENNI, L. (1986): Zur Bedeutung von Grossschlafplätzen von Bergfinken *Fringilla montifringilla* in Buchenmastgebieten. *Orn. Beob.* 83: 267–268.
- KELTY, M. P. & S. I. LUSTICK (1977): Energetics of the Starling (*Sturnus vulgaris*) in a pine woods. *Ecology* 58: 1181–1185.
- KNORR, O. A. (1957): Communal roosting of the Pygmy Nuthatch. *Condor* 59: 398.
- LACK, D. & E. LACK (1958): The nesting of the Long-tailed Tit. *Bird Study* 5: 1–19.
- LÖHRL, H. (1955): Schlafgewohnheiten der Baumläufer (*Certhia brachydactyla*, *C. familiaris*) und anderer Kleinvögel in kalten Winternächten. *Vogelwarte* 18: 71–77.
- MAYER, L., S. LUSTICK & B. BATTERSBY (1982): The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina Chickadee. *Int. J. Biometeor.* 26: 231–238.
- MILINSKI, M. (1986): Vorteile des Lebens im Verband. *Orn. Beob.* 83: 257–265.
- MORSE, D. H. (1980): Behavioral mechanisms in ecology. Cambridge, Mass., London.
- NORRIS, R. A. (1958): Comparative biosystematics and life history of the nuthatches *Sitta pygmaea* and *Sitta pusilla*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 56: 119–300.
- RIEHM, H. (1970): Oekologie und Verhalten der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus* L.) *Zool. Jahrb. Syst.* 97: 338–400.
- SMITH, S. M. (1972): Roosting aggregations of Bushtits in response to cold temperatures. *Condor* 74: 478–479.
- SWINGLAND, I. R. (1977): The social and spatial organization of winter communal roosting in Rooks (*Corvus frugilegus*). *J. Zool. Lond.* 182: 509–534.
- SYDEMAN, W. J. (1985): Cooperative breeding in the Pygmy Nuthatch (*Sitta pygmaea*). MS thesis, Northern Arizona Univ., Flagstaff, Arizona.
- SYDEMAN, W. J. & M. GÜNTERT (1983): Winter communal roosting in the Pygmy Nuthatch. in: Snag Habitat Management. Symposium Proc., Flagstaff, Arizona, USA. Forest Serv. Tech. Rep. RM-99: 121–124.
- WALSBERG, G. E. & J. R. KING (1980): The thermoregulatory significance of the winter roost-sites selected by Robins in Eastern Washington. *Wilson Bull.* 92: 33–39.
- WARD, P. & A. ZAHAVI, (1972): The importance of certain assemblages of birds as «information-centres» for food-finding. *Ibis* 115: 517–534.
- WEATHERHEAD, P. J. (1983): Two principal strategies in avian communal roosts. *Amer. Nat.* 121: 237–243.
- WHITE, F. N., G. A. BARTHOLOMEW & T. R. HOWELL (1975): The thermal significance of the nest of the Sociable Weaver *Philetairus socius*: winter observations. *Ibis* 117: 171–179.

Dr. M. Güntert, Naturhistorische Museum,
3005 Bern