

Aus dem Alpenzoo Innsbruck, Tirol

Zum Verhalten von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *Regulus ignicapillus*) – etho-ökologische Differenzierung und Anpassung an den Lebensraum¹

Ellen Thaler-Kottek

Die Goldhähnchen, Gattung *Regulus*, stellen in vieler Hinsicht eine interessante Vogelgruppe dar. Ihre systematische Stellung ist noch nicht völlig geklärt, zur Zeit werden sie den Sylviiden zugeordnet. In vielen Verbreitungsgebieten leben zwei Arten syntop (z. B. in Nord- und Mittelamerika *Regulus satrapa* und *R. calendula*, in Europa *R. regulus* und *R. ignicapillus*). Diese Zwillingarten bewohnen gleiche Habitate, ihre Brutreviere können sogar deckungsgleich übereinander liegen, ohne dass es zu interspezifischen Interaktionen oder zur Hybridisierung kommt. Dies bedeutet, dass die Goldhähnchen über wirksame Isolationsmechanismen verfügen, dass sie sich ethologisch und ökologisch differenzieren.

Goldhähnchen sind ausserdem die weltweit kleinsten, leichtesten Singvögel (Oscines), die innerhalb der gesamten Vogelordnung an Leichtgewichtigkeit nur von einigen Kolibriarten unterboten werden (Reinertsen 1983).

Goldhähnchen ernähren sich ausschliesslich von Kerbtieren. Sie weichen nicht im Winter auf andere Nahrungsressourcen (Beeren, Sämereien etc.) wie viele andere Insektenfresser aus. Einige Goldhähnchenarten überwintern in nördlichen Regionen (bis 70° nördl. Br.). Populationen desselben Gebietes können sich hinsichtlich ihres Zugverhaltens unterscheiden (Haftorn 1971, Palmgren 1936). Auch die in unseren Breiten überwintrenden Goldhähnchen übernachten «freisitzend» im Geäst, su-

chen niemals Höhlen auf. Das bedeutet, dass ein 5–6 g leichtes Goldhähnchen einen kurzen Wintertag von oft nur 6–7 Stunden Tageslicht so gut nützen kann, dass es eine 17stündige Winternacht mit –20 °C oder noch tieferen Temperaturen überlebt.

Im Folgenden möchte ich versuchen, die subtilen etho-ökologischen Vernetzungen darzustellen, die die Gattung *Regulus* befähigt, ihre Umwelt so erfolgreich zu meistern.

1. Methodik

Kürzel: WG = Wintergoldhähnchen, SG = Sommergoldhähnchen, GH = Goldhähnchen. Die folgenden Befunde und Daten entstammen teilweise einer monographischen Bearbeitung von WG und SG (Thaler 1979, dort auch eine Zusammenfassung der Literatur) bzw. einer eingegengten Fragestellung zur Nahrungsstrategie (Leisler & Thaler 1982). Im weiteren verweise ich auf eigene Arbeiten nur mit der Jahreszahl.

Freilandbeobachtungen unternahm ich vor allem in Nordtirol und in Möggingen (BRD). Die Befunde wurden und werden weiterhin durch Volierenbeobachtungen ergänzt. Insgesamt habe ich von 1972–1985 etwa 150 WG und SG zum Teil jahrelang (1981) in Zimmer- und Freivolieren gepflegt, gezüchtet (1973a) und sogar hybridisiert (1981).

Versuche zur Nahrungswahl nahm ich an nicht-hungrigen Vögeln vor (20 WG und SG). Dies beeinflusst die Ergebnisse nicht: GH sind ständig hungrig. Aus diesem Grunde zeigen alle Verhaltensweisen der

¹4. Schweizerisches Symposium für Ornithologie, 19./20. Oktober 1985 in Zürich, 9. Beitrag.

Nahrungssuche ein hohes aktionsspezifisches Potential und bedürfen keines vom Beutetier ausgehenden Reizes. Sie laufen auf artgemäßem Substrat völlig geordnet ab. – Für die Messungen der Körpertemperatur während des Kontaktschlafes und der Bebrütung verwendete ich ein entsprechend umgebautes Messgerät mit Thermoelement-Messfühler. Für dessen Bereitstellung möchte ich Herrn Dr. Forstner herzlich danken, ebenso für langjährige Unterstützungen und stete Diskussionsbereitschaft besonders den Herren Dr. Bernd Leisler, Dr. Hans Löhrl und Dr. Konrad Thaler.

2. Das Problem der Zwillingarten

2.1. Ethologische Differenzierung

Hier sollen nur die beiden einheimischen Zwillingarten WG und SG behandelt werden. Sie sind nach Salomonsen (1931) bzw. Stresemann (1919) junge Arten, die sich erst während der Eiszeiten in eine östliche (*R. r.*) und eine westliche (*R. i.*) Form differenziert haben. Beide besiedeln in oft grosser Individuendichte die Nadel- (ibs. Fichten-)wälder des Alpenraums. Sie kommen nicht nur im gleichen Lebensraum, sondern sogar in überlappenden Brutrevieren miteinander aus, obgleich beide Arten sehr territorial sind und artgleiche Rivalen einander erbittert bekämpfen. Welche Isolationsmechanismen ermöglichen nun dieses reibungslose Nebeneinander, woran erkennen sie sich intra- und interspezifisch?

GH nützen verschiedene Möglichkeiten der ethologischen Differenzierung. Abgesehen von einigen ähnlich klingenden Stimmföhl- und Alarmlauten während der Zugzeit sind ihre Laute artspezifisch verschieden, besonders die Reviergesänge stellen wirksame Artschranken dar (Becker 1977a, b), ebenso alle Lautäusserungen, die dem Paarkontakt dienen. Dennoch liess sich unter Volierenbedingungen feststellen, dass Mischverpaarungen möglich sind. Vielmehr trennen morphologische Strukturen und einige definierte Verhaltensweisen

die Arten am zuverlässigsten, und zwar solche, die in Zusammenhang mit der Gesichtszeichnung stehen: man denke an das einfarbige WG-Gesicht, in dem die grossen dunklen Augen durch die hellen Augenrandfederchen stark betont werden, während sie beim SG im schwarzen Augenstrich, der weiss gesäumt und damit verstärkt ist, nahezu verschwinden. Beim Imponierverhalten (vgl. Abb. 1), das gleichermaßen dem Abschrecken des Rivalen wie der Attraktion des Partners dient, stellen beide Arten ihren gelb-orangen Scheitelfstreif zur Schau. WG senken dabei den Schnabel und weisen nur ihre stark gestäubte Scheitelplatte vor, SG strecken hingegen, ebenfalls mit maximal aufgerichtetem Scheitelgefieder, den Schnabel gerade aus, bieten also auch ihr stark gezeichnetes Gesicht dar. WG vollführen während des Imponierens starre Auf-Ab-Bewegungen. Auch das bei beiden Arten häufige Flügelzucken stellt ein Erkennungssignal dar: WG zucken sehr rasch seitlich, SG reissen die Flügel senkrecht hoch (Abb. 1), lassen so die helle Flügelunterseite aufblincken. Die Kopulationsaufforderung der ♀ unterscheidet sich darin, dass SG mit stärker abgestellten Flügeln vibrieren, WG fast immer geplustert, reglos sitzen.

Volierenversuche mit dem Ziel, die Arten zu hybridisieren, zeigten die Wichtigkeit der Gesichtszeichnung und des Flügelvibrierens bzw. dessen Fehlen: die jeweiligen Partner liessen sich durch aufgemalte Gesichtszeichnungen oder durch Nassspritzen kopulationsbereiter ♀, die sich dann trockenschüttelten, täuschen. So konnte ich letztlich doch Hybriden erzielen (1981).

2.2. Ökologische Differenzierung

Für viele Vogelarten kommen als ökologische Isolationsmechanismen verschiedene Neststandorte bzw. Anbringungsmöglichkeiten in Betracht. Dies gilt nicht für die beiden GH. Beide Arten bevorzugten in Mitteleuropa dichte Fichten-Kammäste als Niststellen, die Nestbauweisen unterscheiden sich nur geringfügig (1976), die kunst-

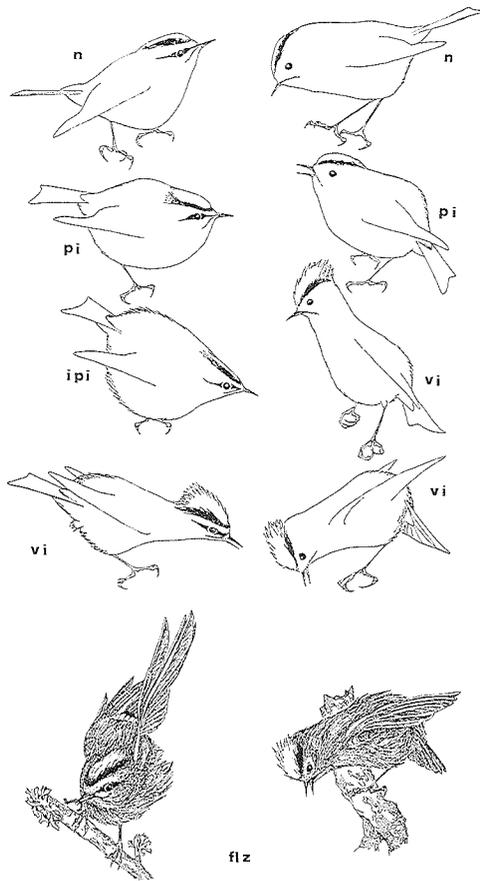


Abb. 1. Körperhaltungen/Stellungen bei Winter- und Sommergoldhähnchen: n = Normalhaltung; pi = Pluster-Imponieren; ipi = Intensives Pluster-Imponieren (tritt nur bei SG auf); vi = Vorwärts-Imponieren, bei WG während der Aufwärts- und Abwärtsbewegung; flz = erregungsbedingtes verstärktes Flügelzucken.

vollen Hängenster werden in die herabhängenden Seitenzweige eingewoben. Bei beiden Arten kann die Nesthöhe variieren. Die Gelegegröße unterscheidet sich nicht signifikant.

Dennoch koexistieren WG und SG in sehr kleinen, oft deckungsgleichen Brutrevieren (kaum 10 Aren, 1979) ohne erkennbare Aggressivität. Dies lässt sich durch die nahrungsökologische Differenzierung er-

klären: WG und SG erjagen ihre Beutetiere zwar auf den selben Bäumen, aber an verschiedenen Stellen und mit unterschiedlichen Techniken: WG zwingen sich durch engstehendes, dichtbenadeltes Geäst, vollführen vor Zweigspitzen sekundenkurze Schwirrflüge und sind gleich wieder im Zweiggewirr verschwunden. SG bewegen sich lieber in lockerem Geäst, hüpfen rasch oder schwirrfiegen weitbogig. Diese Unterschiede fallen besonders dann auf, wenn beide Arten zur Zugzeit nebeneinander nach Nahrung suchen (Thaler & Thaler 1982).

Eine Habitatpräferenz wurde von verschiedenen Autoren festgestellt (Voous 1962, Lack 1971, Mauersberger & Stübs 1971), aber auch bezweifelt (Becker 1977a, b). Freilandbeobachtungen vermitteln subjektive Eindrücke, werden durch die Unstete der winzigen Vögel erschwert. Erst Volierenversuche ergaben Klarheit. Demnach unterscheiden sich die beiden Arten in ihrer Substratwahl: WG bevorzugen Nadelgehölz, SG sind signifikant häufiger auch auf Laubgehölzen anzutreffen. Zur Nahrungssuche werden unterschiedliche Strategien und damit Körperhaltungen eingesetzt, die jeweils in Einklang mit ihrem kleinräumig verschiedenen Vorzugslebensraum sind (Abb. 2). WG sind demnach Nadelwaldspezialisten (ibs. Fichte), SG eher «Generalisten». In diesem Zusammenhang interessiert das Beutespektrum: Zwar ist es für beide Arten etwa gleich. Doch innerhalb dieses Spektrums wählen WG und SG signifikant verschieden: WG bevorzugen immer winzige, SG möglichst grosse Beutetiere (Abb. 3). Damit sind auch die verschiedenen Strategien, Habitatansprüche geklärt: die langsamer voranrückenden WG als Kleinstbeutespezialisten suchen dichtes Gezweig gründlich ab. In unserem Gebiet überstehen sie schadlos den Winter, indem sie sich in dieser Zeit vorwiegend von Springschwänzen (Collembola) ernähren (Abb. 4), die ja bei jeder Witterung in grosser Anzahl Fichtenzweige besiedeln (1973b). SG, die grössere Beute bevorzugen, wandern im Herbst ab. So kommt es

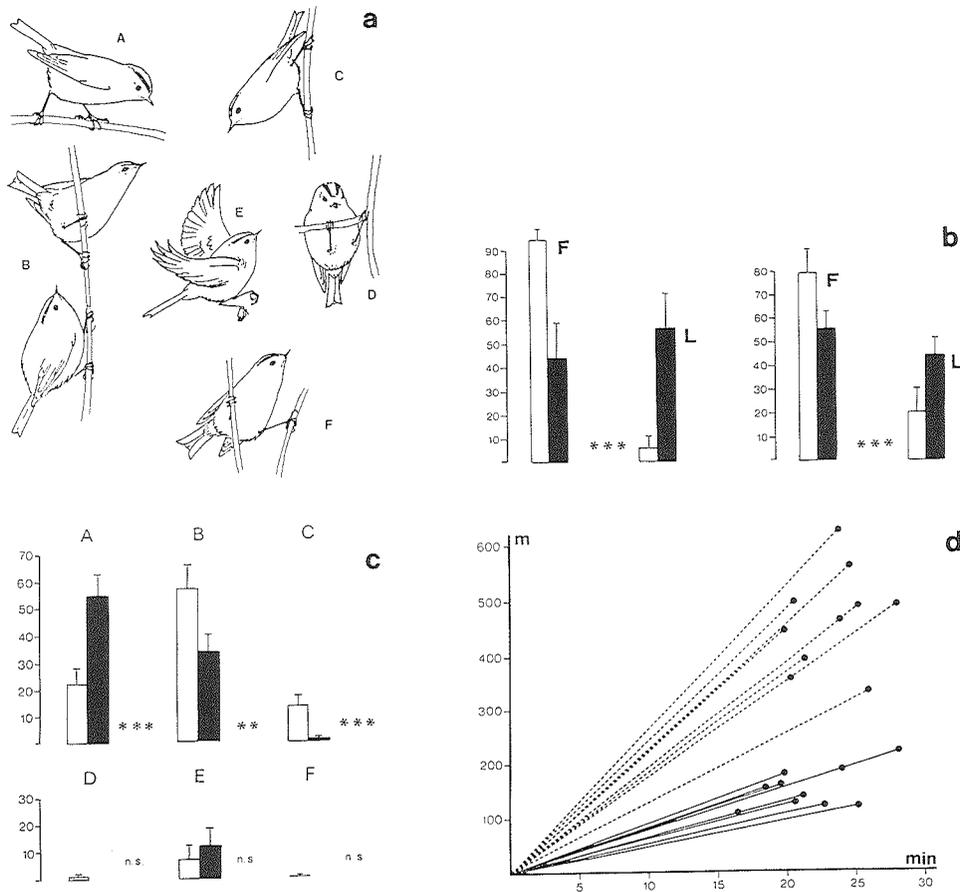


Abb. 2. (a) Haltungen/Stellungen während der Nahrungssuche: A = Stehen; B = Hängen, vertikal und aufwärts; C = Kopf-Abwärts-Hängen; D = Meisen-ähnliches horizontales Hängen; E = Schwirrflug; F = Grätschen. – (b) links: % der Gesamtzeit, den jeweils 11 WG (weisse Balken) bzw. 11 SG (schwarze Balken) in einer Fichte (F) und einem Laubbaum (L) zugebracht haben; rechts: % Häufigkeit der jeweiligen Anflüge. – (c) % Haltungen (vgl. a) von 9 WG und 9 SG während der Fortbewegung im Geäst. – (d) Fortbewegungsgeschwindigkeit (Abszisse = Meter, Ordinate = Minuten) von 10 WG (durchgezogene Linie) und 10 SG (durchbrochene Linie) während der Nahrungssuche.

auch in kleinen Revieren zu keinem Konkurrenzeffekt.

3. Das Überlebens-Problem

GH benötigen täglich mindestens ihr eigenes Körpergewicht an Nahrung, bei Kälte und während des Zuges mehr als das Doppelte. Sie haben eine geringe Hungertole-

ranz, im Sommer sind sie bereits nach 20 min. irreparabel geschädigt und nach einer Stunde verhungert. Nur im Winter und während der Zugzeit können sie etwa 2 Stunden schadlos hungern. Um einen solch winzigen Organismus ständig auf Höchstform zu halten, müssen Strategien aus verschiedenen Funktionskreisen zusammenwirken.

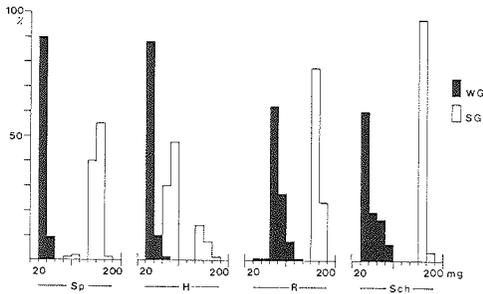


Abb. 3. Wahlversuche für Vorzugsgrößen der jeweiligen Beutetiere bei Wintergoldhähnchen ($n = 262$) und Sommergoldhähnchen ($n = 283$); Sp = Spinnen, H = Heimchen, R = Raupen, Sch = Schmetterlinge.

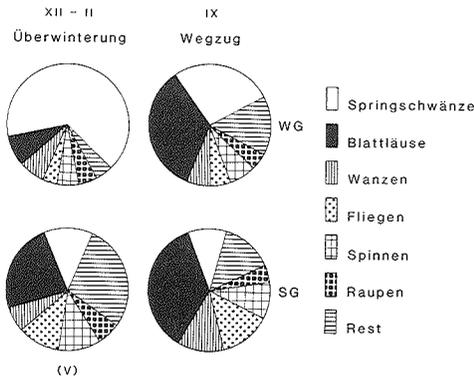


Abb. 4. Nahrungsspektrum von Winter- und Sommergoldhähnchen während der Überwinterung Dezember bis Februar bzw. im November, nach Volieren- bzw. Freilandbeobachtungen ($n = 618$ bzw. 703). (V) = für SG während der Überwinterung nur in Volieren getestet. Die Nahrungskategorie «Blattläuse» beinhaltet auch Staubläuse (Psocoptera).

3.1. Nestbau-Strategien

Innerhalb des Funktionskreises der Fortpflanzung finden wir Mechanismen, die den Wärmehaushalt beeinflussen. Nestbau-Strategien erlauben es den GH, trotz geringer Körpergröße sehr grosse Gelege zu bewärmen. Nest und Nestbau von WG und SG sind äusserst kompliziert. Es werden isolierfähige Niststoffe wie Gespinste,

Flechten, Moose und bis zu 3000 Federn zu elastischen Hängeneuern verarbeitet. In den relativ kurzen Sitzzeiten ($\bar{x} = 14,6$ min., $n = 1371$), die das stets hungrige ♀ auf dem Gelege ausharrt, kann das Nest genügend Wärme speichern, die es in den folgenden Pausen ($\bar{x} = 8,3$ min., $n = 1373$) langsam an das Gelege abgibt (1979). Gegen Regen schützen Anlage des Nestes (stets unter einem dicht benadelten Tragast) und Niststoffe. Die 8–12 Eier sind im Verhältnis zum Körper relativ gross, das GH könnte sie niemals alle mit dem Körper bzw. Brutfleck bedecken, vgl. dazu die Untersuchungen Löhrl's (1986) an der Kohlmeise.

3.2. Brüte-Strategien

Zusätzlich zum wärmespeichernden Nest wird eine Brüte-Strategie eingesetzt, wie sie vielleicht einmalig in der Vogelwelt ist: Das Gelege wird zusätzlich auch mit den Beinen, mit Tarsus und Zehen, bewärmt. Brütende Volierenvögel zeigen pausenlose Bewegungen im Nest, sie strampeln auf ihren Gelegen ähnlich wie während des Nestbaues und bewegen die Eier mit den Beinen. Der Schnabel wird vergleichsweise wenig eingesetzt, die Eier liegen im tiefen engen Nest vielfach übereinander, sie mit dem Schnabel zu wenden, mag beschwerlich sein. Auch haben brütende ♀ beim Nestverlassen auffallend rote, offenbar stark durchblutete Beine und Zehen. Ein altes, vertrautes WG ♀ tolerierte während des Brütens, dass ich ihre Beintemperatur mit einem Thermofühler durch die Nestwand hindurch abnahm: direkte Beinkontaktwerte ergaben $41,7\text{--}41,9^\circ\text{C}$ gegenüber einer stärker variierenden Gelegetemperatur von $36,9\text{--}40,2^\circ\text{C}$ ($n = 38$ bzw. 321). Also werden die Beine in Art eines «Bierwärmers» als Zusatzbeheizung effizient eingesetzt.

3.3. Strategien während der Jungenpflege

Der eher langen Bebrütung (14–16 Tage je nach Anteil der Übernachtungen im Nest)

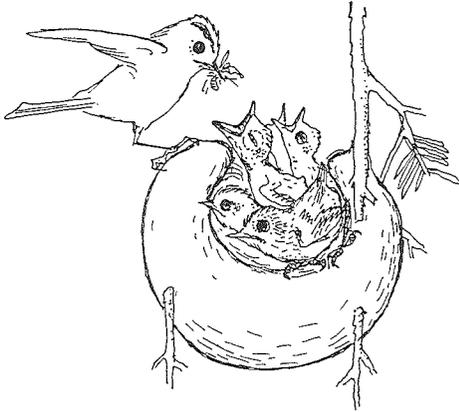


Abb. 5. Unterkriechen; zwei jüngere Wintergoldhähnchen werden durch Unterkriechen Älterer hochgehoben.

entspricht eine ebenso lange Nestlingszeit (20–21 Tage). Eine Möglichkeit, die Jungenzahl dennoch zu steigern, stellen die bei GH regelmässigen Schachtelbruten dar. Das ♀ beginnt mit dem Bau des Zweitnestes ab dem 8.–9. Lebenstag der Jungen der Erstbrut, dann nämlich, wenn diese nicht mehr gehudert werden. Ab diesem Zeitpunkt füttert ausschliesslich das ♂, und WG ♂ finden sogar noch Zeit, nebenher am Zweitnest mitzubauen. Die ersten Eier der Zweitbrut werden also schon gelegt, während die Erstbrut noch im Nest sitzt. Dies bringt eine hohe Nachkommensrate mit sich, Brutverluste sind zudem relativ gering. Beobachtungen von 1972–1980 ergaben bei 27 Nestern einen Ausfliege-Erfolg von 53%.

3.4. Nestlingsverhalten

Die grossen Gelege der GH und die Tatsache, dass die ♀ mit dem zweit- bis drittletzten Ei voll zu brüten beginnen, lassen zwangsläufig ein sogenanntes «Nesthäkchen-Problem» (Löhr 1968) erwarten, da zwischen dem Erst- und Letztgeschlüpfen ein Schlupfintervall von 2–3 Tagen besteht. Normalerweise führt dies zum Verküm-

mern des oder der Letzten. Nun entwickeln GH-Nestlinge ein Verhalten, das Nachzügler begünstigt, und das vom Wärmehaushalt induziert wird: Eben gefütterte Junge streben möglichst rasch wieder zum wärmsten Nestzentrum, d.h., sie wühlen sich sehr energisch unter ihre noch hungrigen Geschwister ein und heben diese dabei hoch (Abb. 5). Das tiefe und enge Nest erlaubt es höchstens 6 Jungen gleichzeitig an der «Oberfläche» zu erscheinen. So kommen aber schwächliche, jüngere Geschwister zwangsläufig obenauf zu liegen und werden dadurch ausreichend gefüttert. In 27 Nestern fand ich zwar stets ein oder mehrere deutlich jüngere Geschwister, nie jedoch einen Kümmerer oder Toten. Diese Nestlinge waren entsprechend ihrem Alter normal entwickelt. Sie wurden zuletzt flügge, da sie nicht den Entwicklungsvorsprung der Älteren aufholen. Solche «Pseudo-Nesthäkchen» veranlassen jedoch die schon flüggen Geschwister, das Nest zumindest nachts solange wieder aufzusuchen, bis auch das Letzte es voll flugfähig verlässt.

3.5. Strategien beim Übernachten

Schon am GH-Nestling lässt sich erkennen, wie wichtig enger Körperkontakt für das Überleben ist. GH neigen bei jeder Jahreszeit zu Schlaf auf Gefiederkontakt. In Volieren wird dies weniger deutlich, da die Vögel bei meist etwas verlängertem Tag überdurchschnittlich gut gefüttert und aggressiver sind. Im Freiland übernachten sie während der kalten Jahreszeit meist auf Kontakt, zur Zugzeit ist dies obligatorisch. GH sind Nachtzieher, schlafen aber vor Zugbeginn mindestens 4 Stunden. Dann mag es für die aufbrechenden Vögel von Vorteil sein, durch den engen Kontakt eine hohe Flugsynchronisation zu erlangen. In Volieren verschlafen auch einzelne WG und SG sehr kalte, bis auf -22°C absinkende Winternächte unbeschadet. Meist jedoch rücken sie bei solchen Temperaturen zu zweit oder zu dritt zusammen. Beobachtet man solche Schlafgesellschaften genauer, so stellt man fest, dass sie auch nachts-

über Kot abgeben, ein für Singvögel eher ungewöhnliches Verhalten, das besagt, dass auch nachts ein hoher Stoffumsatz weiterläuft. Körpergewichte der GH variieren von morgens bis zum Abend (Thaler & Thaler 1982) um rund 1 g im Sommer, 1,5–1,8 g im Winter. Bei einem Körpergewicht von 5–6 g bedeutet dies, dass nachts mindestens $\frac{1}{5}$ des Körpergewichts «verheizt» wird. Betrachtet man die Übernachtsstrategien von Kolibris oder Nektarvögeln, die den Stoffwechsel nachtsüber mittels Torpor oder Lethargie entlasten (Krüger et al. 1982), so haben GH nichts vergleichbares entwickelt. Vermutlich wäre der Aufwand des «Dagegenheizens» bei tiefen Temperaturen aufwendiger als die Aufrechterhaltung einer konstanten Körpertemperatur. GH nehmen auch nicht zur Hypothermie, wie sie vielen in Höhlen übernachtenden Meisen eignet (Haftorn 1972), Zuflucht. Vergleichsmessungen der Körpertemperaturen von kontaktschlafenden Schwanzmeisen und WG (jeweils 7 Individuen) ergaben für WG eine gleichbleibende Körpertemperatur von 41 °C ($\pm 0,4$), unabhängig von der Aussentemperatur, während sich bei den ebenfalls ungeschützt übernachtenden Schwanzmeisen ein schwaches Abfallen der Körpertemperatur bei Aussentemperaturen unter -5 °C andeutet.

4. Feinde, Mortalität

Freilebende GH sind vermutlich kurzlebig. Beringungsergebnisse sind eher dürftig, Wiederfunde spärlich (Zink 1973). Vielleicht stellen die Ringe eine gewisse Gefahr dar, ♀ können mit den Ringkanten Gelege verletzen, und es ist nicht auszuschliessen, dass das Ringgewicht unter ungünstigen Verhältnissen den Zug beeinträchtigt.

Feinddruck ist wohl gering. Nesträuber beeinflussen den Ausfliege-Erfolg weniger als bei der aufgrund von Nestbau und Neststandort vergleichbaren Schwanzmeise (Riehm 1970). Auch sonst sind GH nie überwiegend stark in Beutetierlisten verschiedener Greifvögel vertreten (Uttendör-

fer 1952), von lokalen Ausnahmen abgesehen (Scherzinger 1970 und mündl.).

Einschneidende Verluste, die wohl auch die Ursache starker Populationschwankungen darstellen, treffen ziehende GH. Besonders den WG scheinen Windverdriftungen und Schlechtwetterlagen sehr zuzusetzen (J. Steinbacher mündl., Gätke 1891) und lassen grosse Schwärme umkommen. Den bei uns Überwinternden setzen lange anhaltende Kälteperioden zu, doch betrifft dies wohl eine geringere Individuenzahl als ein sich grossräumig auswirkender Zugverlust.

5. Diskussion

Das Verhaltensrepertoire von WG und SG ist starr und beruht auf den jeweils arteigenen, eindeutigen Auslösern. Zwischenartige Aggression wird dadurch weitgehend entschärft. Zu Zeiten des Nahrungsüberflusses findet innerhalb desselben Beutespektrums eine unterschiedliche Wahl der Beutetiergrösse statt, bei Nahrungsverknappung wandern SG ab, WG können sich eine energetisch hochwertige Nahrungsquelle (Springschwänze) mittels artspezifischer Such-Strategien erschliessen. Also findet im ethologischen wie im ökologischen Bereich eine strenge Niscentrennung statt.

GH haben bei geringem Körpergewicht einen hohen Stoffumsatz. Um diesen zu erhalten, kommen verschiedene Strategien zur Anwendung. Während der Fortpflanzung wird mit einer speziellen Nestbauweise die Wärmeproduktion erhöht, der Wärmetransport verbessert und Wärme gespeichert, bzw. während des Brütens mit den Beinen unterstützt.

Die GH-Nestlinge zeigen als besondere Anpassung an das enge Nest das sog. «Unterkriechen», das der Optimierung des Wärmehaushaltes ebenso wie der besseren Nutzung der Nahrungsressourcen dient: schwächere Nestlinge werden damit regelrecht zum futterbringenden Elter hochgeschaufelt.

GH verwenden den grössten Teil (etwa

95–99%) des Tages auf Nahrungssuche, benötigen davon täglich mindestens ihr Eigengewicht und nützen dieses beträchtliche Quantum als Kurzzeit-Speicherung für die Nacht. Auch Zugfett wird vermutlich rasch, in Kurzstrecken, verbraucht und der Zug solange ausgesetzt, bis das Fettdepot wieder aufgefüllt ist. Ist dies nicht möglich, wird der Zug unterbrochen, es kommt also nicht wie bei vielen anderen Kleinvogelarten zu einer totalen Ausschöpfung des Zugtriebes.

Es scheint, als hätten die GH keine Strategie entwickelt, um mit der Energie auszuhalten, denn ihre physiologische Ausstattung weist sie als «Dauerbrenner» aus. Doch setzen sie in ethologischen und ökologischen Bereichen Verhaltensweisen ein, die sehr wohl als Spar-Strategien fungieren und ihnen helfen, möglichst wenig Zeit für Aktivitäten ausserhalb der Nahrungssuche zu «verschwenden»: das Vermeiden von Konkurrenzeffekten und von Auseinandersetzungen.

Ein weiterer Aspekt sollte nicht ganz unberücksichtigt bleiben: Vielleicht kommt gerade der Winzigkeit unserer GH eine entscheidende Bedeutung zu, die eigentlich erst richtig ihren Überlebenserfolg sichert. GH sind gerade während der kritischen, kalten Jahreszeit für Beutegreifer offenbar nicht attraktiv genug. Selbst der Sperlingskauz wählt besonders im Winter die schwerere und nahrhaftere Tannenmeise. GH sind vermutlich den Einsatz an Energie, der zu ihrem Fang nötig wäre, nicht wert: 6 g Wintergewicht, und davon noch fast 2 g Federn! So fügen sich also morphologische Merkmale, Verhaltensweisen und Anpassungen an ihren Lebensraum zum Erfolgsrezept der Gattung *Regulus* zusammen: «Klein, aber oho!»

Summary:

The behaviour of Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *R. ignicapillus* – etho-ecological differentiation and adaptation to habitat

In the Genus *Regulus* are the world's smallest passerine birds weighing 5–6 g. They feed exclu-

sively on arthropods, never taking seeds or other plant matter. Some species, e.g. *R. regulus* and *R. ignicapillus*, are able to survive the winter in northern regions. They roost in the open, not in holes or cavities. In spite of this, they survive long and cold winter nights with only a few hours of daylight to forage. To cope, they use various strategies involving different functional systems.

1. To resolve the 'sibling species problem' (e.g. between the European species of *R. regulus* and *R. ignicapillus*), ethological barriers of clearly and readily distinguishable behavioural pattern may be observed, such as territorial song, postures (frontal threatening display postures), and different feeding habits to avoid competition.

2. To resolve the energetic problems (heat loss) a number of adaptations may be noted.

(a) They reproduce at an unusually high rate, with two overlapping broods of 8–12 eggs per clutch per year. Incubation starts several days before clutch completion and hatching therefore extends over 2–3 days. As minute birds they need food at short, regular intervals; incubation lasts for only 14,3 min. at a time and is followed by a period of 8,5 min. off the nest to forage (means of $n = 1371/1373$). Further difficulties arise from the large clutch and brood size, with young hatching over several days and consequently a strong sibling competition. How do they cope?

(b) Nest. All members of the Genus *Regulus* build very elaborate, elastic, hanging nests with a high insulating capacity. Spider webs, insect silk, moss, lichens and up to 3000 feathers are used. Once warmed, the nest keeps the eggs warm for a long time.

(c) Incubation. As a small bird the ♀ can only cover a few eggs with her broodpatch and in the deep, narrow nest she has difficulties to turn the eggs. The legs are used as an 'immersion-heater' to help incubation.

(d) The nestlings are never still; after being fed, they creep under their siblings to the warmer areas in the nest bottom. During this process the siblings, especially the younger and weaker ones, are heaved to the top where they can gape to be fed.

(e) Roosting. Birds roost in close body contact during the migration period and cold nights. This allows surviving 17-hour-nights with temperatures of -20°C , sitting in the open on a branch, maintaining normal body temperature. By feeding intensively, especially in the afternoon, body weight increases until the evening. Metabolism continues throughout the night; lethargy or hypothermy do not occur. A comparison of 7 *R. regulus* and 7 *Aegithalos caudatus* in aviaries shows that Long-tailed Tits undergo slight hypothermy at ambient temperatures below -5°C . Food intake of the two species differs significantly: the lighter Goldcrests consume relatively and absolutely larger quantities than the tit. The Goldcrest therefore metabolizes more energy during the night. Defecation occurs during the night in Goldcrests but not in the tit.

The members of the *Regulus* family have adapted successfully to cope with the problems of being small. It may be that it is just their tiny size that helps them to survive, as they are not attractive for any predator.

Literatur

- BECKER, P. (1977a): Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Vogelwarte 29: 1–37. – (1977b): Verhalten auf Lautäusserungen der Zwillingart, interspezifische Territorialität und Habitatansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). J. Orn. 118: 233–260.
- GÄTKE, H. (1891): Die Vogelwarte Helgoland. Braunschweig.
- HAFORN, S. (1971): Norges fugler. Oslo. – (1972): Hypothermia of tits in the arctic winter. Ornis Scand. 3: 153–166.
- KRÜGER, K., R. PRINZINGER and K. L. SCHUCHMANN (1982): Torpor and metabolism in hummingbirds. Comp. Biochem. Physiol. 73A: 679–689.
- LACK, D. (1971): Ecological isolation in birds. Oxford & Edinburgh.
- LEISLER, B. & E. THALER (1982): Differences in morphology and foraging behaviour in the Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *R. ignicapillus*. Ann. Zool. Fennici 19: 277–284.
- LÖHRL, H. (1968): Das Nesthäkchen als biologisches Problem. J. Orn. 109: 383–395. – (1986): Experimente zur Bruthöhlenwahl der Kohlmeise (*Parus major*). J. Orn. 127: 51–59.
- LÖHRL, H. & E. THALER (1980): Das Teneriffa-Goldhähnchen *Regulus regulus teneriffae*. Bonn. Zool. Beitr. 31: 78–96.
- MAUERSBERGER, G. & J. STÜBS (1971): Sommergoldhähnchen. In E. STRESEMANN, L. A. PORTENKO & G. MAUERSBERGER: Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel. 3. Lfg., Berlin.
- PALMGREN, P. (1936): Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). Ornis fenn. 13: 159–164.
- REINERTSEN, R. E. (1983): Nocturnal hypothermia and its energetic significance for small birds living in the arctic and subarctic regions. A review. Polar Research 1 n.s.: 269–284.
- RIEHM, H. (1970): Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus* L.). Zool. Jb. Syst. 97: 338–400.
- SALOMONSEN, F. (1931): Diluviale Isolation und Artenbildung. Proc. VII. Int. Orn. Congr. 1930: 413–438.
- SCHERZINGER, W. (1970): Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes (*Glucidium passerinum* L.). Zoologica 41: 1–120.
- STRESEMANN, E. (1919): Über die europäischen Baumläufer. Verh. orn. Ges. Bayern 14: 39–74.
- THALER, E. (1973a): Über Haltung und Verhalten unserer Goldhähnchen. Eingewöhnung, Nestbau, Eiablage und Zucht. Gefied. Welt 97: 81–84, 103–107. – (1973b): Zum Verhalten überwinternder Goldhähnchen (*Regulus r. regulus* (L.)) in der Umgebung Innsbrucks (Nordtirol: Österreich). Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 60: 167–182. – (1976): Nest und Nestbau von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*). J. Orn. 117: 121–144. – (1979): Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. Bonn. Zool. Monogr. 12: 1–151. – (1981): Nachruf auf zwei Goldhähnchen. Gefied. Welt 105: 187–189.
- THALER, E. & K. THALER (1982): Nahrung und ernährungsbiologische Unterschiede von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Ökol. Vögel 4: 191–204.
- UTTENDÖRFER, O. (1952): Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Stuttgart.
- VOOUS, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Berlin-Hamburg.
- ZINK, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel – ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 1. Lfg., Möggingen.

UD Dr. E. Thaler-Kottek, Alpenzoo,
Weiherburggasse 37, A-6020 Innsbruck

Schriftenschau

Biologie und Schutz der Wasseramsel. Referate und Beiträge des Symposiums vom 10. und 11. März 1984 in Freiburg i.Br. Ökologie d. Vögel, Bd. 7, 1985, Heft 2, 293 S., DM 30.–. Zu beziehen durch: Kuratorium für avifaunistische Forschung Baden-Württemberg, Auf der Schanze 23/2,

D-7140 Ludwigsburg. – Das Symposium hatte zum Ziel, einen Überblick über den Wissensstand von Biologie und Schutz der Wasseramsel zu verschaffen, was auf eindruckliche Art und Weise gelungen ist. Es sollten möglichst viele Ornithologen, die sich mit dieser Art beschäftigten, zu einem Erfahrungsaustausch zusammengeführt werden. Viele der Beiträge berichten von laufenden Untersuchungen, und es werden zahlreiche offene Fragen angesprochen, die Anregungen zu neuen Untersuchungen