

Aus dem Institut für Landschaftsökologie der Universität Münster  
und der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

### Die Nestlingsnahrung von Kohl-, Tannen-, Alpen- und Haubenmeisen im Lärchen-Arvenwald des Engadins

Hermann Mattes, Josef Tumbrinck und Mark Fischbacher

**Nestling food of tits (*Parus major*, *P. ater*, *P. montanus*, *P. cristatus*) in a subalpine Larici-Cembretum of the Upper Engadine, Switzerland.** – In the Upper Engadine valley nestling diet of four tit species was investigated in subalpine coniferous forests from 1982 to 1992. Nestling food of *P. ater*, *P. montanus*, and *P. cristatus* consists to a large degree on spiders and Homoptera. *P. major* is clearly separated from other tit species, including more beetles and more moths but no Homoptera in the diet. In years of gradation of the larch bud moth proportion of caterpillars in nestling food is higher but still low compared to lowland populations, especially in *P. major* and *P. cristatus*. Concerning spiders tits preferred clearly different species as prey. Cluster analysis indicates a clear separation of *P. major* and somewhat less of *P. cristatus*; within *P. montanus* and *P. ater* separation is stronger for years than for species. Prey size depends strongly on the type of prey. Within spiders the preferred prey size increases gradually from *P. ater* to *P. montanus* and to *P. cristatus*, and, finally to *P. major*.

Key words: Nestling food, cembra pine-larch wood, *Parus major*, *P. ater*, *P. montanus*, *P. cristatus*, larch bud moth *Zeiraphera diniana*.

Prof. Dr. Hermann Mattes und Josef Tumbrinck, Institut für Landschaftsökologie, Robert Koch-Str. 26, D–48149 Münster; Dr. Mark Fischbacher, Loorenstr. 31, CH–8053 Zürich

Meisen, vor allem die Kohlmeise, gehören zu den am besten untersuchten Vogelarten. Die jüngsten Zusammenfassungen unserer Kenntnisse haben Schmidt, Glutz von Blotzheim und andere in Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) gegeben. Über die Ökologie der Meisen in den Gebirgswäldern ist allerdings noch wenig bekannt. Die bereits früher ebenfalls im Engadin durchgeführten Untersuchungen zur Biologie der Meisen in Hochlagen (Schifferli & Glutz von Blotzheim in Glutz von Blotzheim 1962; Mattes 1988) wurden deshalb im «Waldprojekt II» der Schweizerischen Vogelwarte Sempach aufgegriffen und weitergeführt.

Wir untersuchten die Nestlingsnahrung der vier Meisenarten, die in den Lärchenwäldern und Lärchen-Arvenwäldern des Engadins vorkommen. Folgende Fragen standen im Vordergrund: (1) Unterscheidet sich die Nahrungszusammensetzung bei den Nestlingen von Kohl-, Tannen-, Alpen- und Haubenmeisen? (2) Gibt es wesentliche Unterschiede zur Ernährung der

Meisen im Tiefland? (3) Gibt es Unterschiede in der Nestlingsnahrung aufgrund des Habitats (Lärchenwälder bzw. Lärchen-Arvenwälder)? (4) Ändert sich die Nestlingsnahrung in den Jahren mit Massenvermehrungen des Lärchenwicklers?

Die Nestlingsnahrung läßt sich wohl auch auf die Altvögel übertragen (vgl. Flinks & Pfeifer 1987), aber für Meisen gibt es hierzu anscheinend keine Untersuchungen. Während der langjährigen Untersuchungen wurden zeitweise weitere Parameter zur Nahrungsökologie erfaßt. Zwischen 1988 und 1991 wurde das Nahrungsangebot am Boden und in den einzelnen Vegetationsschichten detailliert ermittelt (Teichmann 1990, Meury et al. in Vorb.). Unterstützt durch telemetrischen Methoden wurden Raumnutzungsanalysen der Meisen durchgeführt (Naef-Daenzer in Vorb.). Die Brutbiologie wurde von 1982 bis 1992 parallel zur Nestlingsnahrung untersucht (Mattes 1988, Ackermann et al. in Vorb.).

## 1. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

### 1.1. Untersuchungsgebiete

Sämtliche Daten stammen aus der subalpinen Lärchen-Arvenwaldstufe des Oberengadins (Kanton Graubünden). Durch die zentralalpine Lage steigt die Waldgrenze hier besonders hoch (2200–2300 m ü.M.), das Klima ist kontinental geprägt mit nur geringen Niederschlägen und kurzen, aber warmen Sommern.

**Stazer Wald** (Gemeinden Celerina, Pontresina, St. Moritz): Reich gegliederter Lärchen-Arvenwald Larici-Cembretum zwischen 1720 und 1980 m ü.M. in ebener Lage oder nördlicher Exposition. Der Wald weist überwiegend eine Plenterstruktur auf, mit 70 % Arve *Pinus cembra* und 30 % Lärche *Larix decidua*; lokal vorherrschend sind Waldkiefer *Pinus sylvestris engadinensis*, Bergkiefer *Pinus uncinata* oder Fichte *Picea abies*. Die Baumhöhen erreichen maximal 22 m. Althölzer (Durchmesser >60 cm) und Totholz sind selten. Die Bodenvegetation besteht aus lückigen und niedrigwüchsigen Zwergsträuchern (überwiegend Heidelbeere *Vaccinium myrtillus*) und Reitgrasfluren (*Calamagrostis villosa*).

**Plazzers** (Gemeinde Celerina): Waldgrenzbereich des Stazer Waldes zwischen 2190 und 2220 m ü.M. Die Exposition ist NNW. Der Lärchen-Arvenwald weist hier einen etwa gleichen Anteil an Lärche und Arve auf, andere Baumarten kommen nicht mehr vor. Altholz ist reichlich vorhanden, die mittlere Baumhöhe sinkt auf 12–15 m ab. Die Alpenrose *Rhododendron ferrugineum* dominiert in der Zwergstrauchschicht.

**Crappa** (Gemeinde Sils-Baselgia): Lichter, einschichtiger Lärchenbestand mit nur 30 % Deckung, mehrfach von Lawinengassen durchzogen; 1820 bis 1890 m ü.M., in SE-Exposition; durch Beweidung dichte Grasnarbe und fast kein Jungwuchs.

**Muntarütsch** (Gemeinde Samedan): Dem Lärchenwald von Crappa in Struktur und Lage entsprechender Lärchenbestand (1740–1860 m, SE-Exposition). Angrenzend sind jedoch Arvenbestände vorhanden; zwei kleine Parzellen wurden mit Fichten aufgeforstet.

### 1.2. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden 1982 im Stazer Wald, in Crappa und Muntarütsch mit 45 Nistkästen begonnen. Erfasst wurden anfänglich die wichtigsten Brutparameter, und es wurden erste Nahrungsproben gesammelt (Mattes 1988). In den Folgejahren wurde das Arbeitsprogramm erweitert und die Zahl der künstlichen Nisthöhlen auf 250 erhöht. 1988 wurde die Fläche Crappa aufgegeben und der Waldgrenzbereich Plazzers hinzugenommen.

Untersucht wurden die vier im Oberengadin brütenden Meisenarten, also Kohlmeise *Parus major*, Tannenmeise *P. ater*, Alpenmeise *P. montanus montanus* und Haubenmeise *P. cristatus*.

Die Nisthöhlen (Schwegler Holzbetonkästen) wurden im Abstand von 60–80 m in ca. 1,5 m Höhe an den Bäumen angebracht. Der große Abstand sollte verhindern, daß Dichte und Verteilung der Höhlenbrüter zu stark beeinflusst werden; insgesamt war der Besatz mit Nistkästen etwas geringer als die Dichte der Meisen (im Mittel knapp 9 Reviere/10 ha) in langjährigen Erhebungen auf nahegelegenen Untersuchungsflächen (Mattes 1988). Da vor allem in den Lärchen-Arvenwäldern ein sehr hohes natürliches Angebot an Baum- und Erdhöhlen vorhanden ist, brütete nur ein Teil der Meisenpopulationen in den Nistkästen. Die Nistkästen waren jährlich zu 40–50 % belegt; mehrfach brüteten Meisen in unmittelbarer Nähe zu den Nistkästen in natürlichen Höhlen.

#### 1.2.1. Gewinnung der Nahrungsproben

Zur Gewinnung der Nahrungsproben entschieden wir uns für die Halsringmethode (Kluijver 1933). Durch die Bündelung des Futters blieben auch sehr kleine Nahrungsstücke erhalten, ohne daß diese geschluckt wurden. Andererseits vereitelte die Bündelung aber auch alle Versuche, die eingetragene Nahrung photographisch zu dokumentieren oder durch Direktbeobachtungen zu erfassen.

Die Halsringe bestanden aus plastikummanteltem Kupferdraht. Sie wurden vom 7. bis zum 11. Nestlingstag, überwiegend zwischen 10 und 17 Uhr angelegt. Nachteilige Auswir-

kungen auf die Jungen sind in dieser Altersphase praktisch auszuschließen. Von jeder Brut wurden an verschiedenen Tagen meist nur zwei Proben genommen, um den Brutablauf, von dem noch andere Daten erhoben werden sollten, möglichst nicht zu stören. In den Jahren 1982 bis 1992 konnten 4305 Beutestücke mittels Halsringen gesammelt werden.

Neben den Halsringproben wurden alle Nahrungsreste im Nest eingesammelt, besonders nach dem Ausfliegen der Jungvögel. Die Nahrungsreste wurden stets getrennt von den Halsringproben behandelt.

### 1.2.2. Bestimmung der Nahrungsproben

Sämtliche Nahrungsproben wurden in Alkohol aufbewahrt. Da die Beutetiere zum Teil beschädigt oder unvollständig waren, gelang nicht immer eine sichere Bestimmung. In der Regel konnten jedoch die Spinnen bis zur Art, Käfer, Fliegen und Hautflügler bis zur Gattung bestimmt werden. Bei den Larven sowie den Pflanzenläusen und Schmetterlingen lag das Bestimmungsniveau von Fall zu Fall sehr unterschiedlich. Hier boten die Aufsammlungen von Nahrungsproben aus den verschiedenen Nahrungssubstraten und die nachfolgende Zucht besonders der Schmetterlingslarven eine große Hilfe (Fischbacher in Vorb.).

### 1.2.3. Auswertung der Daten

Aus Gründen der besseren Übersichtlichkeit und wegen des oft ungleichen Niveaus beim Bestimmen haben wir die Nahrungsstücke zu Beutetypen zusammengefaßt. Für einen allgemeinen Vergleich sind 7 Kategorien ausreichend. Die Kriterien zur Bildung der Kategorien orientierten sich mit Ausnahme der Sammelkategorie «Sonstiges» nur an der Morphologie der Beutetiere. Die Reihenfolge der Kategorien entspricht zunehmender Größe und Chitinisierung:

- Pflanzenläuse Sternorrhyncha;
- Spinnen und Weberknechte Arachnoidea;
- Raupen von Schmetterlingen Lepidoptera und Pflanzenwespen Hymenoptera: Symphyta;
- Imagines von Fliegen und Mücken Diptera

sowie von Hautflüglern Hymenoptera;

- Imagines und Puppen von Schmetterlingen Lepidoptera;
- Imagines von Käfern Coleoptera.

Die siebte Kategorie «Sonstiges» umfaßt pflanzliche Teile (Samen), mineralische Bestandteile (Ei-, Schneckenschalen, Erde) sowie eine geringe Anzahl von Beutetieren, die nicht den obigen Kategorien zugeordnet werden konnten (Kokons, Eipakete, organische Reste).

Für die Clusteranalyse erwies es sich als günstig, die Beutetiere in 20 Kategorien zusammenzufassen. Es mußte ein Kompromiß gefunden werden zwischen höchstmöglicher Differenzierung und der Vermeidung zusätzlicher Einheiten (d. h. höhere Taxa für nicht exakt bestimmbare Beutetiere, die in den Proben sehr unterschiedlich verteilt sind). Die der Clusterung zugrunde liegende Matrix befindet sich im Anhang, die vollständigen Artenlisten können bei den Autoren angefordert werden.

Bei der Clusterung wurden Relativwerte verwendet und die Gruppierungen anhand der quadrierten euklidischen Distanzen als Abstandsmaß sowie des Ward-Index als Gruppierungsalgorithmus errechnet. Letzterer wertet Unterschiede und Übereinstimmungen gleichermaßen und berücksichtigt jeweils alle bereits in eine Gruppe integrierten Werte. Die gefundenen Gruppierungen wurden mit einer Diskriminanzanalyse auf Signifikanz und Distanzmaß überprüft.

U. N. Glutz von Blotzheim, J. K. Maksymov, W. Sauter und A. Schifferli führten in den Jahren 1954–1957 ebenfalls im Stazer Wald Untersuchungen zur Nestlingsnahrung im Rahmen des Lärchenwicklerprojektes durch (Glutz von Blotzheim & Schifferli in Glutz von Blotzheim 1962, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993, p. 575). Ihre Daten, vor allem die Ergebnisse von 1955 und 1956, wurden in die Auswertung mit einbezogen. Unterschiede im Grad der Bestimmung verschiedener Taxa ließen zum Teil nur eine generelle Zuordnung der Beutetiere zu.

## 2. Ergebnisse

### 2.1. Nahrungsspektrum im Lärchen-Arvenwald

**Tannenmeise:** Für die Tannenmeise liegen aus den Jahren 1982–1990 zusammen 2000 Beutestücke vor, die 97 Arten von Nahrungsbestandteilen zugeordnet werden konnten. Wichtigste Beutetypen sind Pflanzenläuse (30 %), Spinnen (28 %) und Raupen (27 %) (Tab. 1). Fliegen und Mücken erreichen noch 10 % der Beutestücke, der Rest ist zahlenmäßig belanglos. Von den einzelnen Beutetierarten treten besonders hervor (Angaben bezogen auf die Gesamtbeute): Arvenwollaus *Pinaeus cembrae* mit 22 %, die Raupen des Spanners *Epirrita* (= *Oporinia*) *autumnata* mit 15 %, Baumläuse (Cinarinae) mit 6 %, die Raupen des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* mit 5 % und schließlich mehrere Spinnenarten (die Sackspinne *Clubiona subsultans* und die Radnetzspinne *Araniella displicata* je 5 %, die Krabbenspinne *Xysticus audax* 4 %, die Sektorspin-

ne *Zygiella montana* 3 %, die Flachstrecker spinne *Philodromus cespitum* 2 %). Alle anderen, auch höhere Taxa, bleiben unter 2 % Beuteanteil.

Da wir nach dem Habitus der Baumläuse annehmen können, daß es sich im wesentlichen nur um eine einzige Art handelt, machen lediglich 9 Arten von Beutetieren zwei Drittel der Nahrungsstücke aus.

Die von Schifferli und Glutz von Blotzheim 1955–1956 gesammelten Daten (Tab. 1) entsprechen weitgehend unseren Daten ab 1982, jedoch ist der Anteil der Raupen deutlich höher.

**Alpenmeise:** Von der Alpenmeise sammelten wir 920 Beutestücke aus 73 Arten von Nahrungsbestandteilen. Die wichtigsten Beutetypen sind Raupen (38 %), Pflanzenläuse (19 %), Spinnen (17 %) sowie Fliegen und Mücken (15 %). Die übrigen Nahrungsgruppen spielen zahlenmäßig keine Rolle. Häufigste einzelne Beutearten sind: Raupen des Spanners *E.*

**Tab. 1.** Prozentuale Anteile der Nahrungsbestandteile in den Halsringproben von Erstbruten nach 7 Hauptbeutetypen im Lärchen-Arvenwald Staz. an der Waldgrenze Plazzers und in den Lärchenwäldern Crappa und Muntarütsch in den Jahren 1982 bis 1992. Für die Tannenmeise sind zusätzlich die Daten der Untersuchung von Glutz von Blotzheim und Schifferli (Glutz von Blotzheim 1962) aufgeführt. L = Larven; I = Imagines; Km = Kohl-, Hm = Hauben-, Am = Alpen-, Tm = Tannenmeise. – Food items from first broods in pine woods (*Larici-Cembretum*) of Staz and Plazzers (timber line area), and in larch woods at Crappa and Muntarütsch, collected by the ligature method from 1982 to 1992. The prey is classified in 7 main types. Additional data from Glutz von Blotzheim & Schifferli (in Glutz von Blotzheim 1962) of 1955/56 are mentioned. L = larvae; I = imagines; Km = Great Tit; Hm = Crested Tit, Am = Willow Tit; Tm = Coal Tit.

| Anzahl Nahrungsbestandteile | Lärchen-Arvenwald |     |     |      |           |                     |           |  | Lärchenwald        |     |     |
|-----------------------------|-------------------|-----|-----|------|-----------|---------------------|-----------|--|--------------------|-----|-----|
|                             | Staz              |     |     |      |           | Waldgrenze Plazzers |           |  | Crappa/Muntarütsch |     |     |
|                             | 1982–1990         |     |     |      | 1955/1956 | 1990                | 1988–1990 |  | 1982–1992          |     |     |
|                             | Km                | Hm  | Am  | Tm   | Tm        | Am                  | Tm        |  | Km                 | Am  | Tm  |
|                             | 83                | 277 | 920 | 2000 | 1079      | 49                  | 206       |  | 213                | 297 | 274 |
| Sternorrhyncha              | –                 | 21  | 19  | 30   | 26        | –                   | 45        |  | –                  | 12  | 37  |
| Arachnoidea                 | 19                | 40  | 17  | 28   | 18        | 14                  | 11        |  | 8                  | 6   | 13  |
| Hymenopt. + Lepidoptera (L) | 24                | 17  | 38  | 27   | 47        | 57                  | 26        |  | 30                 | 29  | 25  |
| Diptera + Hymenoptera (I)   | 8                 | 4   | 15  | 10   | 7         | 17                  | 17        |  | 21                 | 48  | 18  |
| Lepidoptera (I)             | 12                | 2   | 2   | 1    | <1        | 2                   | <1        |  | 25                 | <1  | 3   |
| Coleoptera (I)              | 19                | 7   | 3   | <1   | <1        | 2                   | –         |  | 9                  | <1  | –   |
| Sonstiges                   | 17                | 9   | 6   | 3    | <1        | 8                   | <1        |  | 7                  | 3   | 4   |

*autumnata* 22 %, Arvenwollläuse 17 %, Raupen des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* 8 %, Schnaken *Tipula* sp. 6 %, die Wolfspinne *Alopecosa aculeata* 4 %, die Raupen des Spanners *Entephria caesiata* 4 %, der Rüsselkäfer *Otiorhynchus* sp. 3 %, die Krabbenspinne *Xysticus audax* 3 %, die Sektorspinne *Zygiella montana* 2 % sowie Spannerraupe Geometridae 2 %. Alle weiteren Beutetiere bleiben unter 2 %.

**Haubenmeise:** 277 Beutestücke der Haubenmeise stammen von 58 Arten von Nahrungsbestandteilen. Die wichtigsten Beutetypen stellen Spinnen (40 %), Pflanzenläuse (21 %) und Raupen (17 %); außerdem sind die Käfer mit 7 % erwähnenswert. Die häufigsten Beutetiere sind Arvenwollaus mit 18 %, die Wolfspinne *Alopecosa aculeata* mit 10 %, die Raupe des Spanners *E. autumnata* mit 7 %, der Rüsselkäfer *Otiorhynchus* sp. mit 6 %, die Krabbenspinne *Xysticus audax* mit 6 %, die Flachstrecker spinne *Philodromus margaritatus* mit 5 %, die Raupen diverser Spanner Geometridae mit 5 % sowie die Radnetzspinne *Gibbaranea omoeda* mit 4 %. Alle anderen Taxa wurden mit weniger als 3 % erfaßt.

**Kohlmeise:** Von der Kohlmeise liegen aus dem Lärchen-Arvenwald lediglich 83 Beutestücke aus 20 Arten von Nahrungsbestandteilen vor. Ein wesentlicher Grund hierfür ist, daß die Jungvögel oft schon vor dem halsringfähigen Alter verhungert sind. Weiterhin ist die Siedlungsdichte der Kohlmeise gering, so daß die Anzahl der kontrollierten Bruten ohnehin klein bleiben mußte. Die wichtigsten Beutetypen sind Raupen (24 %), Käfer und Spinnen (jeweils 19 %). Den hohen Anteil Sonstiges (17 %) machen Arvennüsschen, Erdklümpchen, Eischalen und Kotballen aus. Von einzelnen Beutetieren dominieren die Wolfspinne *Alopecosa aculeata* mit 11 %, Schnaken mit 8 %, die Krabbenspinne *Xysticus audax* mit 5 %. Außerdem wurden Arvennüsse mit 8 % am Gesamtbeutenumfang verfüttert.

## 2.2. Nahrungsspektrum der Tannenmeise an der Waldgrenze

Die Beuteliste der Tannenmeise an der Waldgrenze Plazzers (Tab. 1) weist besonders viele

Pflanzenläuse aus (45 % der Beutestücke), die Raupen ergaben 26 %, Fliegen 17 % und Spinnen 11 %. Alle Raupen gehörten zur Familie der Spanner, vor allem zur Art *Epirrita autumnata*.

## 2.3. Nahrungsspektrum in den Lärchenwäldern

**Tannenmeise:** Das Beutetierspektrum der Tannenmeise (274 Beutestücke aus 39 Arten Nahrungsbestandteile) ist gegenüber dem aus dem Arvenwald etwas verändert: Pflanzenläuse 37 %, Raupen 25 %, Fliegen 18 % und Spinnen nur noch 13 % (Tab. 1). Wichtigste Arten sind Fichtengallenläuse Adelgidae mit 26 %, die Raupen des Spanners *Epirrita autumnata* mit 13 % und die des Lärchenwicklers mit 10 %, Haarmücken Bibionidae mit 7 %, Rindenläuse Cinarinae mit 6 % sowie Arvenwollläuse mit 5 %. Weitere Beutetiere erreichten weniger als 3 %.

**Alpenmeise:** Von der Alpenmeise erfaßten wir 297 Beutestücke aus 38 Arten von Nahrungsbestandteilen. Sie ergaben nach Beutetypen eine hohe Dominanz der Fliegen mit 48 %; es folgten Raupen (29 %), Pflanzenläuse (12 %) und Spinnen (nur 6 %). Im einzelnen überwogen folgende Beutetiere: Haarmücken 18 %, Raupen des Spanners *Epirrita autumnata* 13 %, Pflanzenwespen Tenthredinidae 10 %, Raupen des Lärchenwicklers 10 %, Baumläuse Lachnidae 7 %, Schlupfwespen Ichneumonidae 6 % sowie Schwebfliegen Syrphidae und Tanzmücken Empididae mit 4 bzw. 3 %. Alle weiteren Beutetiere blieben unter 3 % der Gesamtzahl.

**Haubenmeise:** Die Haubenmeise siedelt im Lärchenwald sehr selten; wir haben hierzu kein Material sammeln können.

**Kohlmeise:** Von der Kohlmeise standen aus den Lärchenwäldern 213 Beutestücke aus 46 Arten von Nahrungsbestandteilen zur Verfügung. Häufigster Beutetyp waren Raupen (30 %), sodann Schmetterlinge (Falter und Puppen; 25 %) und Fliegen (21 %). Käfer erreichten nur 9 %, Spinnen nur 8 %, also deutlich weniger als im Lärchen-Arvenwald. Die häufigste Beute bildeten im einzelnen Schnaken (13 %), Eulenfalter Noctuidae (5 %), Raupen des Wicklers *Exapate duratella* (3 %) und Schwebfliegen (3 %). Das Nahrungsspektrum

**Tab. 2.** Anteil in % der Nahrungsbestandteile in den Nahrungsresten aus den Nestern von Erst- und Spätbruten im Lärchen-Arvenwald (Staz) von 1982 bis 1990 nach dem Ausflug. – *Proportion of food items collected in the nest after fledging of the nestlings from first and late broods (Larici-Cembretum, Staz). L = larvae; I = imagoes; Km = Great Tit; Hm = Crested Tit, Am = Willow Tit; Tm = Coal Tit.*

| Anzahl Nahrungsbestandteile   | Erstbruten |           |          |           | Spätbruten |
|-------------------------------|------------|-----------|----------|-----------|------------|
|                               | Km<br>15   | Hm<br>211 | Am<br>98 | Tm<br>179 | Tm<br>66   |
| Sternorrhyncha                | –          | 10        | 5        | 11        | 3          |
| Arachnoidea                   | –          | 16        | 5        | 24        | 30         |
| Hymenoptera + Lepidoptera (L) | –          | 3         | 30       | 44        | 47         |
| Diptera + Hymenoptera (I)     | 7          | 14        | 24       | 13        | 9          |
| Lepidoptera (I)               | –          | 1         | –        | 2         | –          |
| Coleoptera (I)                | 73         | 54        | 33       | 5         | –          |
| Sonstiges                     | 20         | 2         | 3        | 1         | 11         |

der Kohlmeise erwies sich als relativ artenreich. Leider gelang in vielen Fällen keine Artbestimmung, besonders bei den Raupen. Unter die Kategorie «Sonstiges» fielen auch 4 Feldheuschrecken Acrididae.

#### 2.4. Nahrungsreste

Während der Nestlingszeit und besonders nach dem Ausfliegen enthielten die Nester öfters Nahrungsreste. Die Ausbeute war sehr unterschiedlich; in vielen Nestern fanden sich keine Nahrungsreste, in anderen eine große Anzahl. Es zeigte sich, daß in diesen Resten fast keine Arten vorkamen, die nicht auch schon in den Halsringproben nachgewiesen worden wären. Ausnahmen waren Einzelnachweise der Glatthauchspinne *Haplodrassus signifer*, ein Käfer der Familie Alleculidae sowie zweimal eine Raubfliege Asilidae.

Die quantitative Zusammensetzung der Nahrungsreste war jedoch völlig anders als die der Halsringproben (Tab. 2). Käfer sind bei allen Meisenarten stark überrepräsentiert, in geringerem Umfange auch die Fliegen. Vermutlich werden diese aufgrund ihres harten Chitinskeletts von der Nestlingen eher verschmäht oder ausgewürgt. Kleine, weichere Beutetiere sind im Vergleich zu den Halsringproben unterrepräsentiert. Dies gilt besonders für die Pflanzensäure, meist auch für Spinnen und Raupen.

Wir gehen davon aus, daß die mit Halsringen

gewonnenen Nahrungsproben wesentlich repräsentativer sind. Die Aufsammlung von Nahrungsresten kann zwar eine zutreffende Beutetierliste ergeben, nicht aber eine verlässliche quantitative Zusammensetzung der Nahrung. Zwischen den Halsringproben und den Nahrungsresten konnte keine Korrelation gefunden werden; allerdings wirkt sich bereits die sehr ungleiche Verteilung der Nahrungsreste ungünstig auf die Berechnung aus.

#### 2.5. Nahrungsreste bei Spätbruten der Tannenmeise

Das Material von Spätbruten (Ausflug der Jungen nach dem 15. Juli, in der Regel wohl Zweitbruten) beruht nur auf wenigen Nahrungsresten (66 Beutestücke bei der Tannenmeise im Lärchen-Arvenwald), es fällt jedoch der hohe Anteil von Weberknechten Opilionida (11 %) und Afterraupen Hymenoptera: Symphyta (21 %) auf. Beide Artengruppen wurden bei den Frühbruten sowohl in den Halsringproben als auch in den Nahrungsresten nur sehr selten nachgewiesen. Die Veränderung entspricht der phänologischen Entwicklung der Beutetierfauna im Laufe des Juli.

#### 2.6. Beutegröße

Die größten verfütterten Beutetiere sind bei allen vier Meisenarten zwischen 20 und 30 mm

**Tab. 3.** Größe der Nahrungstiere aus allen Gebieten und Jahren, gegliedert nach 7 Hauptbeutetypen. Angegeben sind die durchschnittliche Länge und ihre Standardabweichung in mm (MW  $\pm$  ST) und die Anzahl (n) der vermessenen Beutestücke. – Size of main prey types of 4 species of *Parus* for all years and areas. n = number of items measured; MW  $\pm$  ST = average length and standard deviation (mm).

|                 | Kohlmeise |                | Haubenmeise |                | Alpenmeise |                | Tannenmeise |                |
|-----------------|-----------|----------------|-------------|----------------|------------|----------------|-------------|----------------|
|                 | n         | MW $\pm$ ST    | n           | MW $\pm$ ST    | n          | MW $\pm$ ST    | n           | MW $\pm$ ST    |
| Sternorrhyncha  | 0         |                | 58          | 2,4 $\pm$ 0,7  | 197        | 2,6 $\pm$ 0,6  | 672         | 2,4 $\pm$ 0,7  |
| Arachnoidea     | 33        | 8,3 $\pm$ 1,8  | 107         | 6,6 $\pm$ 1,9  | 170        | 6,1 $\pm$ 2,1  | 561         | 5,6 $\pm$ 1,6  |
| Hym. + Lep. (L) | 43        | 15,6 $\pm$ 4,1 | 22          | 10,3 $\pm$ 3,9 | 134        | 10,8 $\pm$ 4,8 | 186         | 10,6 $\pm$ 4,1 |
| Dip. + Hym. (I) | 45        | 14,9 $\pm$ 4,2 | 10          | 9,3 $\pm$ 4,9  | 266        | 8,4 $\pm$ 4,2  | 225         | 8,3 $\pm$ 4,8  |
| Lepidoptera (I) | 55        | 16,1 $\pm$ 3,5 | 5           | 14,6 $\pm$ 4,4 | 18         | 13,2 $\pm$ 4,5 | 20          | 13,6 $\pm$ 3,4 |
| Coleoptera (I)  | 31        | 9,5 $\pm$ 1,8  | 16          | 9,3 $\pm$ 2,1  | 22         | 8,5 $\pm$ 1,8  | 8           | 7,4 $\pm$ 1,9  |
| Sonstiges       | 18        | 13,5 $\pm$ 4,5 | 15          | 6,3 $\pm$ 3,0  | 38         | 4,3 $\pm$ 2,6  | 38          | 5,0 $\pm$ 2,6  |
| Gesamt          | 225       | 13,5 $\pm$ 4,6 | 233         | 6,4 $\pm$ 3,6  | 845        | 6,9 $\pm$ 4,4  | 1710        | 5,0 $\pm$ 2,6  |

lang; es sind Eulenraupen und Schnaken, also relativ schwach chitinisierte Tiere, sowie Nachtfalter-Imagines. Die kleinsten Beutetiere sind Pflanzenläuse ab 0,6 mm. Soweit aus der Nahrungswahl und nach bisheriger Kenntnis des Nahrungsangebotes abschätzbar, sind die Größen der Beutetypen Falter, Käfer und Pflanzenläuse wenig variabel und deshalb bei allen Meisenarten kaum verschieden. In den anderen Kategorien sind die Beutetiere unterschiedlich groß aufgrund der hohen Artenvielfalt bei den Fliegen und Spinnen sowie in geringerem Maße durch rasches Wachstum bei den Raupen.

Kohlmeisen nehmen insgesamt größere Beutestücke als die anderen Meisen; bei Spinnen, Fliegen und Raupen bevorzugen sie signifikant ( $p < 0,05$ ; t-Test) größere Beutetiere als die anderen Meisen (Tab. 3). Der kleinste Beutetier-typ sind Spinnen; hiervon wiederum die kleinsten sind bereits 5 mm groß.

Bei den «Nadelwaldmeisen» zeichnet sich die Tendenz ab, daß die Tannenmeise als kleinste Art auch die kleinste Beute verfüttert. Hauben- und Alpenmeise nehmen etwa gleich große Beute. Bei den Spinnen, wo das Nahrungsangebot nach der Größe gut differenziert ist, ergibt sich eine Reihenfolge zunehmender Beutegröße von Tannen- über Alpen- zur Haubenmeise; die Unterschiede in den Längen der Spinnenbeute sind zwischen allen Meisenarten signifikant (t-Test;  $p < 0,05$ ).

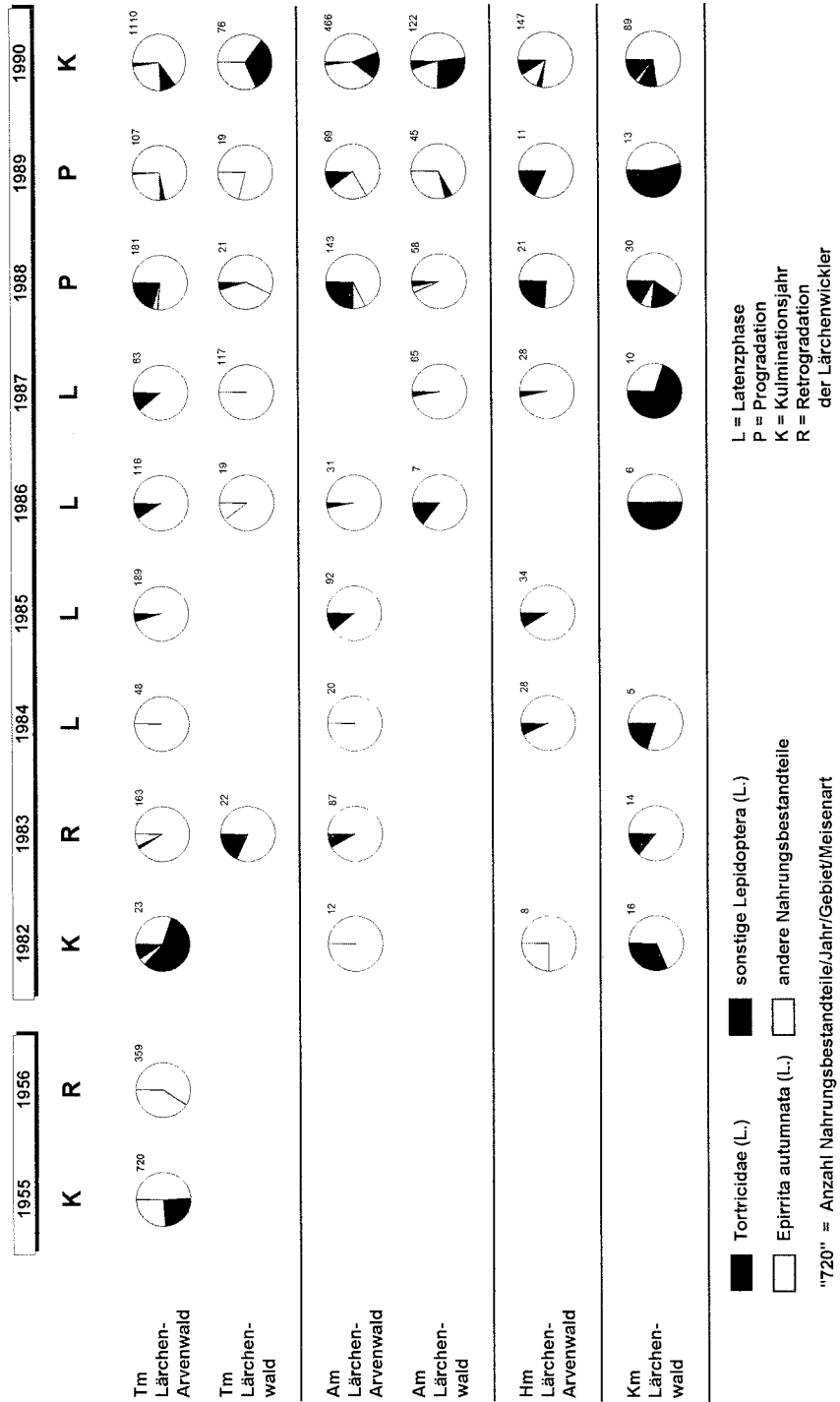
## 2.7. Das Nahrungsspektrum der Meisen in den verschiedenen Jahren

Interessant ist besonders die Frage, ob sich das immer wiederkehrende Massenaufreten des Lärchenwicklers auf die Ernährung der Meisen auswirkt. Hierzu muß man sich vor Augen halten, daß die Bestandesdichte des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* im Engadin in einem Zyklus von 9 Jahren in enormen Maße, etwa um 5 bis 6 Zehnerpotenzen, schwankt. Bei typischer Ausprägung des Populationszyklus dauern die Latenzphase bis 5 und die Kulminationsphase 2 Jahre, Aufbau und Zusammenbruch der Population (Pro- bzw. Retrogradation) jeweils 1–2 Jahre (Auer 1977, Baltensweiler 1978).

Die typische Begleitfauna auf der Lärche, zu der insbesondere der Spanner *Epirrita autumnata* und der Wickler *Exapate duratella* gehören, weist eine synchrone Populationsdynamik auf; ihre Populationskurve ist aber sehr viel ausgeglichener (Baltensweiler & Fischlin 1988 und Baltensweiler briefl.). *E. autumnata* ist 1 bis 2 Jahre vor und nach der Massenentwicklung des Lärchenwicklers häufig.

Die Jahre 1982 und 1990 fielen auf einen Populationshochstand des Lärchenwicklers. Allerdings war 1982 die erfaßte Nahrungsmenge sehr gering, und 1990 trat einer der seltenen Fälle ein, daß die Population durch die besondere Witterungskonstellation bereits im

**Abb. 1.** Raupen als Meisenbeute in Bezug zur Gradation des Lärchenwicklers. Die Kreissymbole geben den Anteil der Gesamtbite der Meisen in den einzelnen Jahren und Gebieten wieder – *Proportion of caterpillars (Lepidoptera, some Symphyta) in nestling food of Coal (Tm), Willow (Am), Crested Tit (Hm) and Great Tit (Km): Latency (L), pro- (P) and retrogradation (R), and culmination (K) indicate the population cycle of the larch bud moth Zeiraphera ditana.*



ersten Kulminationsjahr zusammenbrach. 1991 war der Zustand der Latenz nahezu wieder erreicht.

Abb. 1 faßt die Raupenanteile an der Nestlingsnahrung mit Bezug auf die Lärchenwicklerdichte zusammen. In der Latenzphase machen Raupen bei Tannen- und Alpenmeise nur einen geringen Anteil aus (0 bis 14 %), vor allem treten der Lärchenwickler und *Epirrita autumnata* nur ausnahmsweise als Beutetiere auf. In der Progradation nimmt dann der Raupenanteil vor allem durch *E. autumnata* deutlich zu und erreicht zwischen 7 und 43 %. Der Lärchenwickler selbst ist nur während der Kulminationsjahre in nennenswerten Zahlen (bis zu 51 % an der Raupenbeute) vertreten; der Raupenanteil an der Nahrung beträgt insgesamt 35 bis 65 %. In der Retrogradation schließlich geht der Raupenanteil zurück auf 8 bis 41 %; 1956 dominierte *Epirrita autumnata*, 1983 der Lärchenwickler.

Die Haubenmeise nutzt das Raupenangebot weniger, aber gleichmäßiger. Der Raupenanteil liegt in der Latenzphase zwischen 4 und 9 %, in den Kulminationsjahren und in der Progradation gleichermaßen bei 18 bis 25 % der Gesamtbeute. Da die (Erst-)Bruten der Haubenmeisen sehr früh stattfinden, sind viele Raupen noch zu klein, um als Beute in Frage zu kommen. Lärchenwickler werden nur ausnahmsweise verfüttert.

Bei den Kohlmeisen stellen Raupen knapp den größten Anteil an der Beute (Abb. 1 und Anhang 1), aber es sind vor allem Arten aus der bodennahen Vegetation. *Epirrita autumnata* und der Lärchenwickler konnten nur in ganz geringer Stückzahl in der Nahrung festgestellt werden.

Für Tannen- und Alpenmeisen lassen sich weitere synchrone Reaktionen auf ein jahresweises vermehrtes Angebot eines Beutetieres nachweisen (vgl. Anhang 1). Zwischen 1982 und 1990 verfütterten beide Meisenarten im Lärchen-Arvenwald Staz vermehrt folgende Nahrungstiere im selben Jahr: Rindenläuse Cinarinae (1985), Haarmücken Bibionidae (1988) und Raupen des Spanners *Entephria caesiata* (1988).

## 2.8. Ähnlichkeiten in der Nahrungszusammensetzung

Die Beutespektren (n = 57, für alle Meisenarten, Jahre und Gebiete getrennt) konnten mit der Clusteranalyse bis auf 4 Ausnahmen klar getrennten Gruppen zugeordnet werden (Abb. 2). Bis auf wiederum nur 4 Datensätze wurde die Zuordnung zu den gebildeten Gruppen anhand der Diskriminanzanalyse mit einer Wahrscheinlichkeit von mehr als 95 % (oder  $p < 0,05$ ) bestätigt.

Bei der relativen «Abweichgröße» von ca. 5 ergeben sich 13 Gruppen, die durch jeweils wenige Hauptbeutetiere charakterisiert sind; meist erbringen 2–3 aus den insgesamt 20 Beutekategorien mehr als die Hälfte aller verfütterten Beutestücke. In den eingeblendeten Kreisdiagrammen (Abb. 2) sind alle Beutetypen angegeben, die über 10 % Anteil erreichen.

Cluster 1 und 2 sind charakterisiert durch den hohen Anteil an Arvenwollläusen (45 bzw. 80 %), daneben spielen kronenbewohnende Spinnen bei Cluster 1 noch eine wichtige Rolle. Eine gewisse Ähnlichkeit besitzt Cluster 12, hier jedoch kombiniert mit anderen Nahrungsbestandteilen.

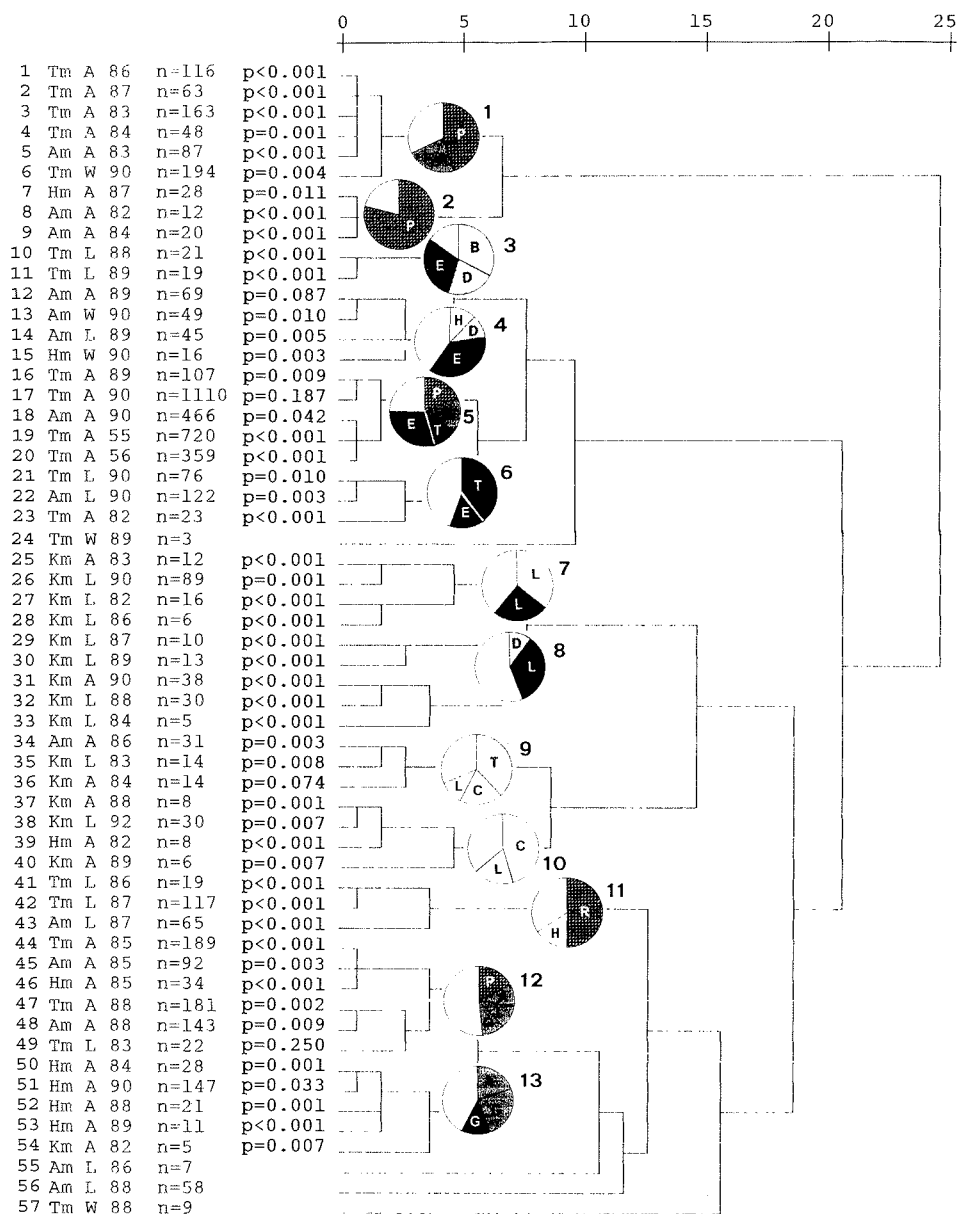
Cluster 3 bis 6 sind charakterisiert durch das häufige Vorkommen von *Epirrita autumnata* (30 %, 37 %, 30 % bzw. 17 %). Hinzu kommen je nach Cluster zusätzliche dominante Beutegruppen: Cluster 3 mit Fliegen (55 %); Cluster 4 mit Hautflüglern (12 %) und Fliegen (11 %); Cluster 5 mit Arvenwollläusen (16 %), Spinnen (16 %) und Lärchenwicklern (11 %); Cluster 6 mit besonders vielen Lärchenwicklern (39 %). Hier schließt sich noch die kleine Probe Nr. 24 an, die nur *E. autumnata* enthält.

Cluster 7 und 8 sind charakterisiert durch hohe Anteile von Schmetterlingsraupen (ohne Spanner und Wickler 28 bzw. 32 %); dazu kommen noch in Cluster 7 die Schmetterlinge (Imagines, 38 %), in Cluster 8 die Schnaken (13 %).

Cluster 9 und 10 haben einen großen Anteil an Käfern gemeinsam (20 bzw. 46 %), außerdem Schmetterlinge (Imagines; 10 und 18 %) und in Cluster 9 Schnaken (38 %).

Cluster 11 ist charakterisiert durch den sehr hohen Anteil an Pflanzenläusen (50 %), vor al-

**Abb. 2.** Dendrogramm der Clusteranalyse für 57 Datensätze mit Angabe der Meisenart (Spalte 2), des Habitats (Spalte 3; A = Lärchen-Arvenwald, L = Lärchenwald, W = Waldgrenze), des Jahres (Spalte 4), der Anzahl Beutestücke (Spalte 5) und der Irrtums-Wahrscheinlichkeit der Zuordnung zum betreffenden Cluster (Diskriminanzanalyse; Spalte 6). Die Kreissymbole zeigen die Beutetiertypen, die mehr als 10 % Anteil ausmachen (Legende S. 303). – *Dendrogram from a cluster analysis of 57 samples; column 2, tit species (Tm = Coal Tit; Wm = Willow Tit; Hm = Crested Tit; Km = Great Tit); col. 3 = habitat (A = stone pine-larch forest; L = larch forest; W = timber line); col. 4 = year; col. 5 = number of prey items; col. 6 = probability of correct clustering (from discriminant analysis). Circles show food types reaching 10 % or more of all food items.*



Legende zu Abb. 2 (gegenüberliegende Seite).

|                                                                                     |   |                                            |
|-------------------------------------------------------------------------------------|---|--------------------------------------------|
|    | E | <i>Epirrita autumnata</i> (L)              |
|    | G | Geometridae (L)                            |
|    | L | übrige Lepidoptera (L)                     |
|    | T | Tortricidae (L)                            |
|    |   | Arachnoidea                                |
|    |   | Linyphiidae + Araneidae                    |
|    |   | Gnaphosidae + Lycosidae                    |
|    | D | Diptera (I)                                |
|    | T | Tipulidae (I)                              |
|    | B | Bibionidae (I)                             |
|    | P | <i>Pineus cembrae</i>                      |
|    | R | übrige Rhynchota                           |
|    | C | Coleoptera (I)                             |
|    | H | Hymenoptera (I)                            |
|   | L | Lepidoptera (I)                            |
| n = Anzahl Nahrungsbestandteile                                                     |   |                                            |
|  |   | übrige Nahrungsbestandteile (jeweils <10%) |

lem Baumläusen Lachnidae, Cinarinae. Hautflügler (Imagines) tragen noch mit 16 % zur Beute bei.

Cluster 12 und 13 sind charakterisiert durch die relative Ausgewogenheit der Nahrung bei einem erhöhten Anteil an Spinnen. In Cluster 12 finden sich Arvenwolläuse (17 %), Kronenspinnen (11 %), Sonstige Spinnen (10 %) und Spannerraupe (10 %); diese Vielfalt unterscheidet das Nahrungsspektrum von Cluster 1. In Cluster 13 überwiegen Bodenspinnen (25 %), Sonstige Spinnen (20 %) und Spanner-raupen (13 %).

Es folgen hier noch 3 Einzelfälle, die keiner Gruppe zugeordnet wurden. Nur bei Nr. 56

liegt eine größere Anzahl Beutestücke vor, deren hoher Anteil an Haarmücken (79 %) hier erwähnt sei.

### 3. Diskussion

#### 3.1. Artspezifische Nahrungswahl

Gibt es nun konstante Unterschiede in der Nahrungswahl der untersuchten Meisenarten? Die meisten Autoren stellten in der Nestlingsnahrung der Meisen ein breites Beutespektrum und zudem eine hohe jährweise Variabilität fest (Betts 1955, Tinbergen 1960, Gibb & Betts 1963, Grün 1972). Daraus wurde für einige Untersuchungsgebiete geschlossen, daß die Meisen sich in ihrer Beutewahl nicht wesentlich unterscheiden (z.B. Tinbergen 1960).

In der vorliegenden Untersuchung zeigen sich klare Unterschiede in der Nahrungswahl. Von den Mengenanteilen der verwendeten 7 Beutekategorien kann man folgende Prioritäten feststellen: die Tannenmeisen bevorzugen Pflanzenläuse, die Haubenmeisen Spinnen und die Alpen- und Kohlmeise Rau-pen unterschiedlicher Arten.

Das wirkliche Ausmaß der Differenzierung in der Nahrungswahl zeigt sich aber erst bei einer Bestimmung der Beutetiere bis auf das Artniveau. Für die Spinnen können wir dies anhand unseres Materials zeigen (Tab. 4). Nur die Krabbenspinne *Xysticus audax* wird von allen 4 Meisenarten in hohen Anteilen verfüttert; ansonsten ergibt sich eine typische Kombination bevorzugter Spinnenarten. Bei der Tannenmeise fällt auf, daß die Flachstrecker-spinne *Philodromus cespitum* mit über 7 % vertreten ist, während sie bei den anderen Meisen überhaupt nicht nachgewiesen werden konnte.

Die Clusteranalyse zeigt eine abgestufte Ähnlichkeit in der Nahrungswahl. Tannen- und Alpenmeise sind nicht klar getrennt, die Haubenmeise hebt sich bereits besser ab, wenn auch nicht in allen Nahrungsproben. Die Kohlmeise bildet meist artreine Gruppen (Cluster 7–10 in Abb. 2). Der Unterschied zu den Nadelwaldmeisen ist so groß, daß bereits sehr kleine Nahrungsproben mit unter 10 Beutestücken ausreichen, um die Kohlmeisenproben einander zuzuordnen.

**Tab. 4.** Anteile in % einzelner Spinnenarten an der Spinnennahrung der Meisen im Lärchen-Arvenwald (Staz). – *Proportion of different spider species (per cent) in relation to all spiders in the food of tits in pinus-larix forest (Staz).* Km = Great Tit; Hm = Crested Tit, Am = Willow Tit; Tm = Coal Tit.

| Spinnenart                       | Km | Hm  | Am  | Tm  |
|----------------------------------|----|-----|-----|-----|
| Summe Spinnen (n)                | 16 | 110 | 156 | 550 |
| Araneida sp.                     | 12 | 1   | 2   | 2   |
| Linyphiidae sp.                  |    | 2   | 2   | 1   |
| <i>Pityohyphantes phrygianus</i> |    | 2   | 4   | 3   |
| <i>Leptyophantes expunctus</i>   |    |     |     | 1   |
| Araneidae sp.                    |    | 2   | 1   | 2   |
| <i>Araniella displicata</i>      |    | 1   | 4   | 16  |
| <i>Gibbaranea omoeda</i>         |    | 11  | 3   | 6   |
| <i>Zygiella montana</i>          |    | 2   | 14  | 12  |
| <i>Araneus</i> sp.               |    | 1   | 1   | <1  |
| <i>A. marmoratus</i>             |    |     | 1   |     |
| <i>Nuctenea umbricatus</i>       |    |     | 1   |     |
| <i>Cryphoea silvicola</i>        |    | 3   | 2   | <1  |
| Lycosidae sp.                    |    | 5   |     | <1  |
| <i>Alopecosa aculeata</i>        | 56 | 24  | 24  | 1   |
| <i>Pardosa</i> sp.               |    | 2   |     |     |
| <i>P. ferruginosa</i>            |    | 4   | 1   |     |
| <i>P. riparia</i>                |    |     | 1   | <1  |
| <i>Clubiona</i> sp.              |    | 1   | 1   | <1  |
| <i>Cl. subsultans</i>            |    | 5   | 7   | 17  |
| <i>Xysticus audax</i>            | 25 | 14  | 17  | 16  |
| Tomisidae sp.                    |    |     | 1   |     |
| <i>Philodromus</i> sp.           |    | 6   | 4   | 3   |
| <i>Ph. aureolus</i>              |    |     | 1   | <1  |
| <i>Ph. cespitum</i>              |    |     |     | 7   |
| <i>Ph. margaritatus</i>          | 6  | 13  | 3   | 4   |
| <i>Ph. vagulus</i>               |    |     | 1   | <1  |
| <i>Ph. collinus</i>              |    |     | 2   | 5   |
| Tetragnathidae sp.               |    |     | 1   |     |
| <i>Dictyna pusilla</i>           |    | 1   | 1   | 1   |
| Gnaphosidae sp.                  |    |     | 1   |     |

### 3.2. Unterschiede zu anderen Populationen

Einer der wichtigsten Unterschiede zur Nestlingsnahrung von Tieflandpopulationen (zusammenfassende Darstellung in Graczyk 1972) besteht darin, daß in den Hochlagenwäldern wesentlich weniger Raupen verfüttert werden. Das Angebot an Raupen in den Hochlagen könnte weniger attraktiv sein, da die Larven mehrerer häufiger Nadelbaumschmetterlinge klein sind; sie bleiben unter 10 mm, wie die der Arvenminiermotte *Ocnerostoma piniariella*, oder sind wie der Wickler *Exapate duratella* und der Lärchenwickler erst im 5. Larven-

stadium größer, zudem leben sie anfangs in Gespinsten oder endophytisch.

Die Nestlingsnahrung der «Nadelwaldmeisen» (Tannen-, Alpen- und Haubenmeise) besteht in den Hochlagen aus einem großen Anteil an Pflanzenläusen und Spinnen. Diese Beutetiere besitzen für die Meisen den Vorteil, daß sie auch bei niederen Temperaturen aktiv sind bzw. einen jahreszeitlich sehr frühen Aktivitätsgipfel aufweisen (Schäfer 1976, Flatz & Thaler 1980). Sie stehen daher bereits zu Beginn der Brutzeit und bei Kälteeinbrüchen als Nahrung zur Verfügung.

#### 3.2.1. Tannenmeise

Auch die Tannenmeisen des Tieflandes tragen einen beträchtlichen Anteil an Pflanzenläusen und Spinnen als Nestlingsnahrung ein. Dies wurde sowohl für Nadelwälder (Grün 1972, Löhl 1974) als auch für Buchen-Eichenwälder nachgewiesen (Krištín 1992). Lediglich Untersuchungen an englischen Populationen der Tannenmeisen ergaben keine Pflanzenläuse (Betts 1955, Gibb & Betts 1963). Weiterhin beschreibt Löhl (1974) nach Beobachtungen in der Voliere und im Freiland Blattläuse als eine sehr beliebte Beute der Tannenmeise.

Möglicherweise werden die Pflanzenläuse nicht immer voll bei der Auswertung berücksichtigt. Löhl (1964) und Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) erwähnen Pflanzenläuse teilweise nur nebenbei und berechnen Prozentwerte der Stückzahlen ohne diese. Angaben aus dem gleichen Untersuchungsgebiet in Polen werden verschieden referiert; nach Grün (1972) fanden Graczyk & Was (1968) einen hohen Anteil von 53,5 % Pflanzenläuse in der Nestlingsnahrung der Tannenmeise, Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) nennen nach Graczyk (1974) keine Pflanzenläuse.

#### 3.2.2. Haubenmeise

Alle Untersuchungen zur Nestlingsnahrung ergaben übereinstimmend einen hohen Anteil an Spinnen (Bösenberg 1972, Löhl 1991 sowie Graczyk 1974 und Bardin 1976 in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Dies steht in Zu-

sammenhang mit dem frühen Brutbeginn auch in tieferen Lagen.

Eine hohe Übereinstimmung in der Nestlingsnahrung besteht mit den Ergebnissen von Bardin (1976) aus Pskow, wo ebenfalls Käfer eine wichtige Rolle spielen und Raupen einen eher geringen Anteil (24 Gewichts-%) ausmachen; der Vergleich ist durch die Angaben in Gewichtsprozenten bei Bardin etwas erschwert. Allerdings weist Bardin keine *Sternorrhyncha* aus; im Engadin stellen sie mit 21 % die zweithäufigste Beute dar.

Im Gegensatz zu den bereits angeführten Untersuchungen fehlen Samen in der Nahrungsliste der Engadiner Haubenmeisen völlig.

### 3.2.3. Alpenmeise

In Lärchenwäldern der französischen Westalpen haben Le Louarn & Froissart (1973) die Nestlingsnahrung der Alpenmeise ebenfalls mit der Halsringmethode erfaßt. Sie stellten 90 % Raupen fest, daneben regelmäßig Spinnen und in manchen Jahren Pflanzenläuse. Alle anderen Nahrungsbestandteile wie Fliegen, Käfer sowie Imagines und Puppen von Schmetterlingen waren nur unregelmäßige Beikost.

Aus den Angaben in Glutz von Blotzheim & Schifferli (in Glutz von Blotzheim 1962) lassen sich für die Jahre 1954–1957 im Stazer Wald für 477 Beutestücke 78 % Raupen errechnen. Dies ist ebenfalls ein sehr hoher Wert, der in unseren Untersuchungsjahren nie erreicht wurde.

Die Alpenmeise nimmt auch nach unserem Material einen höheren Anteil von Raupen als die Tannenmeise; allerdings ist der Anteil an Pflanzenläusen immer noch beträchtlich (im Mittel 19 % im Lärchen-Arvenwald und 12 % im Lärchenwald).

Auch bei einer Population der ssp. *borealis* nahe Pskow (südöstlich von St. Petersburg) überwiegen nach Untersuchungen von Bardin (1977, in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) die Raupen in der Nestlingsnahrung (nach der Biomasse).

### 3.2.4. Kohlmeise

Als Nestlingsnahrung werden Raupen klar bevorzugt. Stehen diese nicht ausreichend zur Verfügung, so werden vor allem Spinnen, dann Imagines von Schmetterlingen und Fliegen verfüttert (zusammenfassende Darstellung durch Schmidt & Zub in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Dies ist im wesentlichen auch in unseren Untersuchungsflächen der Fall; hinzu kommt wie bei Krištín (1992) ein beträchtlicher Anteil von Käfern (Tab. 1 und Anhang). Die verfütterten Raupen stammen von Schmetterlingsarten, die in der bodennahen Vegetationsschicht leben (z.B. Raupen von Eulen Noctuiden).

Pflanzenläuse konnten in keinem Fall nachgewiesen werden, obwohl in der gleichen Zeit die anderen Meisenarten diese Nahrungsquelle ausgiebig nutzten. Dagegen nennt Krištín (1992) während einer Gradation bis zu 4,7 % Blattläuse.

### 3.2.5. Spätbruten

Unsere wenigen Daten über Nahrungsreste bei Spätbruten (Tab. 2) weisen eine ähnliche Tendenz auf, wie sie aus anderen Gebieten bekannt ist: Die abnehmende Zahl der Lepidopterenraupen wird durch die Zunahme der Hymenopterenraupen in der Nestlingsnahrung kompensiert (vgl. Grün 1972, Löhrl 1974). Für die in unserem Gebiet ebenfalls deutliche Zunahme der Weberknechte (Opilionida) läßt sich in der Literatur kein entsprechendes Resultat finden. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine Besonderheit des Lärchen-Arvenwaldes.

## 3.3. Einfluß der «Lärchenwicklerjahre»

Auf den ersten Blick erscheinen die Jahre mit einer Massenentwicklung des Lärchenwicklers als besonders nahrungsreich. Dies trifft aber nur bedingt zu, denn die Lärchenwicklerraupen sind frühestens ab Mitte Juni im 5. Stadium, in dem sie ihre Gespinste in den Lärchennadeln verlassen. Zu diesem Zeitpunkt ist aber bereits die Hälfte der Nestlingszeit der Erstbruten auch bei den am spätesten brütenden Arten, der Alpen- und Tannenmeise, vorbei. Es werden

zwar auch schon Raupen ab dem dritten Larvenstadium erbeutet, aber in geringerer Zahl.

So ist vor allem die Raupe von *Epirrita autumnata* als Meisenbeute interessant, da sie früher schlüpft und immer frei an den Nadeln frisst. Deshalb ist *E. autumnata* selbst noch im Kulminationsjahr ein mindestens gleichgewichtiger Nahrungsbestandteil und charakterisiert den Massenwechsel der phyllophagen Lärchenfauna in der Meisennahrung besser als der Lärchenwickler selbst. Die Cluster 3 bis 6 (Abb. 2) vereinigen alle Nahrungsproben von Tannen- und Alpenmeise aus den Kulminationsjahren (1955, 1990) sowie den Jahren davor; die Proben von 1988 (erstes Progradationsjahr) sowie 1956 und 1983 (Retrogradation) sind teilweise darin enthalten. Ansatzweise ist dabei eine Trennung zwischen den Proben aus den reinen Lärchenwäldern (vorwiegend Cluster 3 und 6) und aus den Lärchen-Arvenwäldern (Cluster 5) zu erkennen.

Der Anteil der Raupen an der Nestlingsnahrung ist im Engadin (Abb. 1) sogar in den Lärchenwicklerjahren erheblich geringer als in tieferen Lagen (vgl. Graczyk 1972). Dennoch besteht eine deutliche funktionale Reaktion der «Nadelwaldmeisen» gegenüber der Massenvermehrung von Lärchenwickler und *E. autumnata*. Die vermehrte Nutzung von in Gradationen auftretenden Beutetierarten kennt man auch aus vielen anderen Gebieten: Beim Eichenwickler *Tortrix viridana* in Nordwestdeutschland (Stein 1960), bei Gespinstblattwespen *Acantholyda nemoralis* in Polen (Graczyk 1972), beim Kleinschmetterling *Ernarmonia conicolana* im Süden Englands (Gibb 1968), beim Fichtenwickler *Choristoneura fumiferana* in Neuengland (Crawford & Jennings 1989) und in vielen anderen Untersuchungen. Die funktionale Reaktion führte in allen Fällen zu einer Erhöhung des Anteils dieser Beute in der Ernährung der Vogelarten, nicht aber zu deren absoluten Dominanz im Beutespektrum.

### 3.4. Nahrungssubstrat und Beutewahl

#### 3.4.1. Tannenmeise

Die Tannenmeise nutzt zur Nahrungssuche vor allem die Zweige im Kronenbereich und ist

häufiger als die anderen Meisen auf der Lärche anzutreffen (Tab. 5). Häufigste Beute sind die vorwiegend an den Triebspitzen saugenden Pflanzenläuse *Cinara*, *Pinaeus*, Adelgidae und unter den Spinnen die kronenbewohnenden Arten *Araniella displicata*, *Gibbaranea omoeda*, *Philodromus cespitum*; größtenteils auch *Zygiella montana*. Die Raupen stammen zu über 90 % von der Lärche: *Epirrita autumnata*, *Zeiraphera diniana*, *Exapate duratella* sowie *Pachynematus imperfectus*.

Gegenüber der Alpenmeise ist die Tannenmeise wesentlich besser an die Nahrungssuche an benadelten Zweigspitzen angepaßt. Sie besitzt eine lange Hinterkralle, mit der sie zangenförmig in Nadelbüschel greifen kann (Löhr

**Tab. 5.** Aufenthaltsorte nahrungssuchender Meisen im Stazer Wald (Larici-Cembretum) zur Brutzeit in % der Beobachtungen (n) (aus Mattes 1988). Berechnung der spezifischen Nischenbreite nach der Shannon-Weaver-Formel für die Diversität. – *Foraging sites of tits at «Staz» during the breeding season as percentage of all observations. Specific niche («Nischenbreite») calculated according to diversity index of Shannon-Weaver [ $H' = p_i \times \ln(p_i)$ ].*

| n                 | Km<br>87 | Hm<br>202 | Am<br>270 | Tm<br>236 |
|-------------------|----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Arve</i>       |          |           |           |           |
| Stamm             | 5        | 1         | 3         | <1        |
| Äste              | –        | –         | –         | –         |
| Äste + Flechten   | 1        | 5         | 5         | 1         |
| Zweige            | 11       | 8         | 9         | 31        |
| Zweige + Flechten | 10       | 45        | 28        | 24        |
| <i>Lärche</i>     |          |           |           |           |
| Stamm             | –        | –         | <1        | –         |
| Äste              | –        | –         | <1        | –         |
| Äste + Flechten   | 1        | 2         | 7         | –         |
| Zweige            | 12       | 1         | 7         | 23        |
| Zweige + Flechten | 2        | 3         | 4         | 3         |
| <i>Fichte</i>     |          |           |           |           |
| Stamm             | 6        | 2         | <1        | –         |
| Äste              | –        | –         | –         | –         |
| Äste + Flechten   | –        | –         | –         | –         |
| Zweige            | –        | 3         | 1         | <1        |
| Zweige + Flechten | –        | 3         | –         | –         |
| Boden             | 47       | 12        | 29        | 10        |
| Sonstiges         | 5        | 15        | 5         | 7         |
| Nischenbreite     | 1,72     | 1,8       | 1,97      | 1,65      |

1974), und sie rüttelt viel öfter vor den Zweigen.

Etwa 10 % der Beobachtungen zur Nahrungssuche bei der Tannenmeise stammen aus Bodennähe (Tab. 5). Hier erbeuteten sie Raupen des Spanners *Entephria caesiata* (vor allem im Jahr 1988) an Heidelbeere sowie die in der bodennahen Vegetation lebende Krabben-spinne *Xysticus audax* sowie vermutlich an den Stammbasen einen Teil der *Philodromus*-Arten. Spinnen, die direkt auf der Bodenoberfläche leben, werden dagegen nur ausnahmsweise verfüttert. Dies stimmt gut mit den Beobachtungen überein, daß die Tannenmeise weniger am Boden selbst, sondern von dort oder z.B. von Reisig aus in der untersten Vegetationsschicht jagt. Der Anteil an bodennah erworbenener Beute beträgt 7–10 %.

### 3.4.2. Alpenmeise

Die Alpenmeise nutzt vergleichsweise gröbere Strukturen wie Äste und Stämme sowie den Boden zur Nahrungssuche. Betrachtet man die Jahre mit mehr als 40 Beutestücken, so stellen die Pflanzenläuse bei der Tannenmeise in 11 von 13 Jahren eine wichtige Beutegruppe (>20 %) dar, bei der Alpenmeise nur in 3 von 10 Jahren; außerdem besteht bei der Alpenmeise zwischen den Anteilen der Raupen und Pflanzenläuse in der Nahrung eine signifikante negative Korrelation ( $r = -0,632$ ,  $p < 0,05$ ). Präferenz der Nahrungssubstrate (Tab. 5) und Verhalten bei der Nahrungssuche legen nahe, daß die Pflanzenläuse für die Alpenmeise nur dann Bedeutung erlangen, wenn sie sehr häufig bzw. leicht erreichbar sind. Die hohen Anteile an Pflanzenläusen in der Nahrung der Alpenmeisen fallen mit den Jahren zusammen, in denen auch bei Tannen- und Haubenmeise die Pflanzenläuse Spitzenwerte erreichen (1983, 1985, 1987, vgl. Anhang).

Im Nahrungsspektrum der Alpenmeise finden sich echte Bodenspinnen (vor allem die Wolfspinne *Alopecosa aculeata*) sowie zahlreiche in der bodennahen Vegetation sich aufhaltende weitere Spinnenarten (*Xysticus*, *Philodromus*) und Dipteren (vor allem Schnaken Tipulidae).

In der Clusterung (Abb. 2) sind Tannen-

und Alpenmeise in den Clustern 1–6 sowie 11 und 12 meist gemischt vertreten. Zwar sind Schwerpunkte vorhanden (für die Alpenmeise die Cluster 3 und 4), aber das Material ist für die sich andeutende Differenzierung noch zu gering.

### 3.4.3. Haubenmeise

Die Haubenmeise ist nahrungsökologisch zwischen Tannen- und Alpenmeise einzustufen. Sie nutzt flechtenbehängene Zweige sowie mehr bodennahe Strukturen und die Stammfüße (Tab. 5). Ähnlich wie bei der Alpenmeise sind Spinnen des Bodens und der unteren Stammbereiche (*A. aculeata*, *Philodromus margaritatus*) reichlich im Beutespektrum vertreten, andererseits sind aber die Pflanzenläuse und, abweichend von Tannen- und Alpenmeise, Rüsselkäfer der Gattung *Otiorhynchus* eine wichtige Nahrungsquelle. Durch den frühen Brutbeginn ist das Angebot an Raupen gering und bleibt unter den Anteilen der anderen Meisen.

Die Nahrungsproben der Haubenmeise zeigen in der Clusteranalyse eine Konzentration auf das Cluster 13; allerdings ist die Streuung groß.

### 3.4.4. Kohlmeise

Für die Kohlmeise ergibt sich ein wesentlich anderes Bild. Sie hält sich zur Nahrungssuche überwiegend am Boden auf, so daß in allen Beutetiergruppen Arten dominieren, die sich am Boden oder in der bodennahen Vegetation aufhalten. Dies gilt auch für die Raupen, bei denen kronenbewohnende Arten nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Der wichtigste Unterschied im Beutespektrum zu Tannen-, Alpen- und Haubenmeise besteht darin, daß Pflanzenläuse nicht vertreten sind. Ansonsten erscheint das Beutespektrum der Kohlmeise zumindest im Lärchenwald sehr vielfältig. Das verhindert aber nicht, daß die Kohlmeise fast alljährlich in große Nahrungseingpässe gerät und wenig oder nicht geeignete Nahrung verfüttert (Kotballen, Arvennüsse). Kälterückschläge mit Nachtfrosten im Juni sind im Untersuchungsgebiet nicht selten und

verursachen hohe Brutverluste der Kohlmeisen, während die «Nadelwaldmeisen» keine oder nur geringe Einbußen erleiden (Ackermann et al. in Vorb.).

### 3.5. Einfluß des Habitats

Die unterschiedliche Ausprägung der beiden Habitattypen Lärchenwald bzw. Lärchen-Arvenwald besteht in der floristischen Zusammensetzung, in der Struktur und in der Exposition (Kap. 1.1). Die Unterschiede im Beutespektrum der Meisen sind dagegen eher bescheiden. Auf immergrüne Nadelbäume spezialisierte Insekten werden im Lärchenwald selten verfüttert, auch wenn Tannen- und Alpenmeise gelegentlich Nahrungsflüge zu benachbarten Arven unternehmen. Somit sind im wesentlichen verschiedene Vertreter der Pflanzenläuse im Lärchen-Arvenwald (Cluster 1 und 2: *Pinaeus cembrae*, Arvenwollaus) und im Lärchenwald (Cluster 11: Tannengallläuse Adelgidae und Baumläuse Lachnidae) erbeutet worden. Weiterhin sind die Raupen der Spanner *Thera* sp. (an Arve) und *Entephria caesiata* (an Heidelbeere) fast nur im Lärchen-Arvenwald erbeutet worden.

Bei den Clustern der Kohlmeise zeichnet sich eine Zweiteilung ab: Lärchenwald mit höherem Anteil an Raupen (Cluster 3 und 4) und Lärchen-Arvenwald vor allem mit Insekten-Imagines (Cluster 5 und 6). Die reichhaltigere Feldschicht des Lärchenwaldes entspricht anscheinend den Bedürfnissen der Kohlmeise besser als die Zwergstrauchschicht des Lärchen-Arvenwaldes. Die meisten Eulenraupen Noctuidae dürften von Gräsern stammen. Insgesamt erbeutet die Kohlmeise im Lärchenwald ein Beutespektrum, das dem im Tiefland näher kommt als jenem im Lärchen-Arvenwald.

Wie sieht es nun an der Waldgrenze aus, macht sich hier eine Verknappung der Nahrungsressourcen bemerkbar? Leider konnten wir nur von 1990 genügend Proben von Tannen- und Alpenmeise sammeln, die aber kein eigenes Cluster bilden. Die Nahrungsproben weisen etwas weniger Raupen und mehr Pflanzenläuse auf als Proben vom Stazer Lärchen-Arvenwald aus demselben Jahr. Damit wird

der Unterschied nochmals verstärkt, wie er zwischen dem Beutespektrum im Tiefland und in den Hochlagen besteht.

### 3.6. Beutegröße

Die von den Meisenarten bevorzugten Beutetiergrößen scheinen keine absoluten Größen zu sein, denn sie variieren je nach Beutetiertyp (Tab. 3). So sind die von der Tannenmeise verfütterten Spinnen im Mittel 5,6 mm, die Raupen jedoch 10,4 mm lang; ein Längen-Mittelwert über alle Beutetiere erscheint daher nur bedingt verwendbar. Das Verhältnis zwischen Länge und Gewicht hängt stark von der Morphologie der Beutetiere ab. Kompaktere Gestalten nehmen mit der Länge stärker an Masse zu als feingliedrige oder längliche. So entsprechen sich beispielsweise eine 15 mm lange Spannerraupe und eine ca. 6 mm lange weibliche Radnetzspinne (Araneidae) im Gewicht (ca. 35 mg). Vielleicht liegt hier auch einer der Gründe, warum weibliche Spinnen (höheres relatives Gewicht aufgrund des kompakteren Abdomens) gegenüber den Spinnen-Männchen und -Jungtieren bevorzugt werden.

Die Kohlmeise bündelt als einzige der hier vorkommenden Meisen das Aufzuchtfutter nicht und verfüttert nur Beutestücke, die im Durchschnitt viel größer sind als bei den anderen Meisen. Dies wurde auch in allen anderen diesbezüglichen Untersuchungen festgestellt (Gibb & Betts 1963, van Balen 1973, Krištín 1992 u.a.).

Brandl et al. (1994) zeigen in einer Analyse unter Berücksichtigung des Verwandtschaftsgrades und der Morphologie, daß die Länge der Beutetiere mit der Körpermasse der Vogelarten positiv korreliert ist. Von den in einem slowakischen Buchen-Eichenwald untersuchten Meisen heben sich Kohlmeise (13,2 mm durchschnittliche Beutetierlänge) und Tannenmeise (8,5 mm, höherer Wert als im Engadin vermutlich aufgrund weniger Pflanzenläuse in der Nahrung) klar ab, während Blau- (*P. caeruleus*) und Sumpfmehse (*P. palustris*) mit 11,3 und 11,2 mm sehr ähnlich erscheinen. Eine taxonomisch differenzierte Auswertung würde wahrscheinlich auch hier Unterschiede aufzeigen können.

Gibb & Betts (1963) fanden in der Nestlingsnahrung aller Meisenarten im Mittel größere Beute als dies nach den im Nahrungsangebot vorhandenen Individuen zu erwarten gewesen wäre. Sehr wahrscheinlich trifft dies auch für unsere Untersuchung zu. So wurden fast ausschließlich adulte Spinnen verfüttert, obwohl sowohl am Boden (Teichmann 1990) als auch im Gezweig (Meury in Vorb., eigene Beobachtungen) ein großer Anteil an kleineren Jungspinnen vorhanden war.

**Dank.** Wir bedanken uns bei Dr. Niklaus Zbinden für die umfassende logistische Unterstützung im Waldprojekt. Dr. Beat Naef-Daenzer gab uns wichtige Hilfestellung bei der statistischen Bearbeitung. Vor Ort waren vor allem Guido Ackermann und Hannes Jenni bei der Probengewinnung stark engagiert. Die Kreisförster C. Mengelt und G. Bott haben das Projekt wohlwollend unterstützt. Wichtige Hilfe bei der Bestimmung der Beutetiere erhielten wir für die Spinnen von Doz. Dr. Konrad Thaler, Innsbruck, und Dr. Ulrich Simon, Berlin, sowie für die Schmetterlingsraupen von Steven E. Whitebread, Magden. Für Korrekturen im Manuskript sagen wir Dr. L. Jenni, Dr. C. Marti sowie den Reviewern besten Dank.

### Zusammenfassung, Summary

Die Nestlingsnahrung von vier Meisenarten im subalpinen Lärchen-Arvenwald und Lärchenwald des Oberengadins wurde von 1982 bis 1992 anhand von Halsringproben erfaßt. Allen Arten ist gemeinsam, daß sie weniger Schmetterlingsraupen an die Nestlinge verfüttern als Populationen des mitteleuropäischen Tieflandes.

Die Beutespektren von Tannen- und Alpenmeise erwiesen sich als am ähnlichsten. Die Tannenmeise nimmt einen besonders großen Anteil an Pflanzenläusen und Spinnen, die sie vorwiegend in den feineren Strukturen der Kronenschicht erbeutet.

Die Alpenmeise erbeutet einerseits mehr Nahrung am Boden, andererseits auch mehr Raupen als die Tannenmeise. Beide Meisenarten reagieren deutlich auf den Lärchenwickler-Zyklus, jedoch wird der Spanner *Epirrita autumnata* (aus der Begleitfauna des Lärchenwicklers) mehr erbeutet als der Lärchenwickler *Zeiraphera diniana* selbst. Die Anteile an Raupen in der Nestlingsnahrung erreichen auch in «Lärchenwicklerjahren» kaum mehr als 50 % und bleiben weit unter den Anteilen im Tiefland.

Eine auffallende Komponente in der Nestlingsnahrung der Haubenmeise stellt der Rüsselkäfer *Otiorhynchus* dar; häufigste Beute sind Spinnen.

Die Kohlmeise weicht gegenüber den «Nadelwaldmeisen» stark in der Nestlingsnahrung ab. Sie bevor-

zugt signifikant größere Beute mit einem großem Artenspektrum von Käfern, Schmetterlingen (Raupen und Imagines) und Fliegen. Pflanzenläuse fehlen völlig in ihrer Nahrung. Das Verfüttern von ungeeigneter Nahrung (Kotballen, Arvennüsschen) weist auf Nahrungsmangel hin, der sich u.a. in einer hohen Nestlingsmortalität ausdrückt.

Die habitatspezifischen Unterschiede sind als gering einzustufen; auch die Waldgrenzstandorte erwiesen sich als kaum unterschieden von den tieferliegenden Lärchen-Arvenwäldern.

Anhand der Spinnenbeute kann gezeigt werden, daß die Beutegröße von der Tannenmeise über die Alpenmeise und die Haubenmeise bis zur Kohlmeise signifikant zunimmt.

Die Nahrungsreste im Nest nach beendeter Brut zeigten eine den Halsringproben qualitativ ähnliche Zusammensetzung; die quantitative Zusammensetzung weicht jedoch sehr stark ab und ist nicht repräsentativ.

### Nestling food of tits (*Parus major*, *P. ater*, *P. montanus*, *P. cristatus*) in a subalpine Larici-Cembretum of the Upper Engadine, Switzerland

In the Upper Engadine valley nestling food of four tit species was investigated from 1982 to 1992. The food was taken using the ligature method from nestlings of Coal, Willow, Crested and Great Tits. Two main habitats within the subalpine belt were considered: Larici-Cembretum (area «Staz»; consisting of Swiss stone pine *Pinus cembra* and Larch *Larix decidua* with associated Spruce *Picea abies* and Scots pine *Pinus sylvestris*, altitude between 1720 and 1980 m asl, exposed N and NW). The second habitat type consists of pure larch stands with a light canopy layer and dense grass vegetation on SE slopes, between 1740 and 1890 m asl; it developed from dark coniferous forest by grazing (areas of «Crappa» and «Muntarütsch»). Moreover, a small area («Plazzers») in the forest at the timber line (between 2190 and 2220 m asl, NW, consisting of Swiss stone pine and larch) provided some data.

Food composition with respect to seven main types of prey (Table 1) shows the greatest similarities between Coal and Willow Tits. The most abundant prey items were Sternorrhyncha and spiders Aranea; flies Diptera can also become important. In the nestling food of Crested Tit, beetles (mostly weevils *Otiorhynchus*) were relatively numerous.

The nestling diet of the Great Tit differed strongly from that of the other species. There were no Sternorrhyncha but imagines of beetles and moths were abundant prey. Great Tits often offer unsuitable items such as pine seeds, lumps of faeces or soil, which indicates a lack of food. As a result, nestling mortality is very high.

The proportion of caterpillars in nestling diet was lower as known from lowland investigations. Even in years of high densities of insects in larch trees, espe-

cially of the larch bud moth *Zeiraphera diniana*, caterpillars are fed in relatively low numbers, only exceptionally reaching 50 % of prey items (Fig. 1). The most abundant species of caterpillars in nestling diets were *Epirrita autumnata* and, secondly, the larch bud moth. In 1988, *Entephria caesiata*, a Geometridae from blueberry bushes, was an abundant prey of Coal tits.

The size of food items offered to nestlings depends highly on the type of prey (Table 3). Within the same type tits prefer a specific size of prey. There is great overlap in prey size in small tit species but a striking difference in Great Tit. Considering spiders only, prey size differed significantly between all tit species ( $p < 0.05$ ; t-test).

A cluster analysis of all samples suggests to interpret 13 clusters (Fig. 2) as follows: 1 and 2, predominantly Coal Tits in pine wood with *Pinaeus cembrae* as main food; 3 to 6, Coal and Willow Tits in years of high density of entomofauna on larch, main food are *E. autumnata* and Tortricidae (esp. *Zeiraphera diniana*); 7 to 10, Great Tit in both habitats, pine and larch woods; 11, Coal and Willow Tits in larch woods with *Sternorrhyncha* as main food; 12 and 13, predominantly Crested Tit with spiders as main food; further, a few samples clustered on high level of divergency only. The clustering underlines the separate position of the Great Tit; even very small samples are combined and separated clearly from other species. In Coal and Willow Tits, separation is stronger for years (that is for food supply) than for species.

Food items found in the nest after fledging proved to be rather different in numbers compared to samples collected by neck collars: Hard or rough items occurred in higher, smooth ones in lower numbers. The ligature method is thought to be more reliable.

## Literatur

- AUER, C. (1977): Dynamik von Lärchenwicklerpopulationen längs des Alpenbogens. Mitt. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen 53: 70–105.
- VAN BALEN, J. H. (1973): Breeding ecology of the Great Tit. *Ardea* 61: 1–92.
- BALTENWEILER, W. (1978): Die Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers im Alpenraum. Allg. Forst- u. Jagdztg. 149: 168–172.
- BALTENWEILER, W. & A. FISCHLIN (1988): The larch bud moth in the Alps. Chap. 17. In: A. BERRYMAN (ed.): Dynamics of forest insect populations. Plenum Publ. Corp., New York.
- BARDIN, A. W. (1976): Mat. IX Pribalt. orn. konf., Vilnius. – (1977): Woprosy ekol. morfol. schiwotnych., Samarkand.
- BETTS, M. M. (1955): The food of titmice in oak woodland. *J. Anim. Ecol.* 24: 282–323.
- BÖSENBERG, K. (1972): Die Nestlingsentwicklung bei einigen Höhlenbrütern während einer aviochemischen Maikäferbekämpfung. Beitr. Vogelkde 18: 123–136.
- BRANDL, R., A. KRIŠTIN & B. LEISLER (1994): Dietary niche breadth in a local community of Passerine birds: an analysis using phylogenetic contrasts. *Oecologia* 98: 109–116.
- CRAWFORD, H. S. & D. T. JENNINGS (1989): Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: Functional, numerical, and total responses. *Ecology* 70: 152–163.
- FLATZ, S. & K. THALER (1980): Winteraktivität epigäischer Aranei und Carabidae des Innsbrucker Mittelgebirges (900 m NN, Tirol, Österreich). Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 53: 40–45.
- FLINKS, H. & F. PFEIFER (1987): Nahrung adulter und nestjunger Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata rubicola*) einer westfälischen Brutpopulation. *Vogelwelt* 108: 41–57.
- GIBB, J. A. (1968): Tits and their food supply in english pine woods: A problem in applied ornithology. In: Festschrift zum 25jährigen Jubiläum der Vogelschutzware für Hessen Frankfurt, p. 58–66.
- GIBB, J. A. & M. M. BETTS (1963): Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine. *J. Anim. Ecol.* 32: 489–533.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 13. Aula, Wiesbaden.
- GRACZYK, R. (1972): Höhlenbrütende Vögel und biologische Bekämpfung von Insekten. *Angew. Ornithologie* 4: 71–93. – (1974): Nahrungszusammensetzung der Nestlinge von höhlenbrütenden Vögeln während der Gradation von *Dendrolimus pini* in den Wäldern von Wyszyna. *Rocz. Akad. Rol. Poznan, Ornitologia stosowana* 6: 29–43 (poln.).
- GRACZYK, R. & F. WAS (1968): Ansiedlung und Zusammensetzung von Höhlenbrütern an von der Kieferngespinstblattwespe (*Acantholyda nemoralis* Thoms.) bedrohten Standorten im Forstbezirk Cjrzelice (Wojewodschaft Opole). *Roczniki Wyszzej Szkoły Rolniczej w Poznaniu, Ornitologia stosowana* 3: 67–130. (poln.)
- GRÜN, G. (1972): Über das Variieren der Nestlingsnahrung bei der Tannenmeise. *Falke* 19: 125–129 und 166–171.
- KLUIJVER, H. N. (1933): Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) gedurende zijn voortplantingstijd. Versl. Meded. Plantenziektenkundigen Dienst 69.
- KRIŠTIN, A. (1992): Trophische Beziehungen zwischen Singvögeln und Wirbellosen im Eichen-Buchenwald zur Brutzeit. *Orn. Beob.* 89: 157–169.
- LE LOUARN, H. & Y. FROISSART (1973): Statut de la Mésange alpestre dans la région de Briançon. *Nos Oiseaux* 32: 73–82.
- LÖHRL, H. (1974): Die Tannenmeise. Die Neue Brehm-Bücherei, Nr. 472. Wittenberg Lutherstadt. 110 p. – (1991): Die Haubenmeise. Die Neue Brehm-Bücherei, Nr. 609. Wittenberg Lutherstadt. 120 p.
- MATTES, H. (1988): Untersuchungen zur Ökologie

- und Biogeographie der Vogelgemeinschaften des Lärchen-Arvenwaldes im Engadin. Münst. Geogr. Arb. 30, 138 p.
- SCHAEFER, M. (1976): Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida). Zool. Jb. Syst. 103: 127–289.
- STEIN, W. (1960): Biozöologische Untersuchungen über den Einfluß verstärkter Vogelansiedlung auf die Insektenfauna eines Eichen-Hainbuchenwaldes. Zeitschr. angew. Entomol. 46: 345–370 und 47: 196–230.
- TEICHMANN, B. (1990): Untersuchungen zur epigäischen Arthropodenfauna eines Engadiner Lärchen-Arvenwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Spinnen (Araneida) und ihrer Bedeutung als Nestlingsnahrung für Jungmeisen (Paridae). Dipl.-Arb. Institut für Landschaftsökologie der Universität, Münster. 88 p.
- TINBERGEN, L. (1960): The natural control of insects in pinewoods. I: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch. Nederl. Zool. 13: 265–343.
- Anhang.** (Seiten 312–314). Nahrungsbestandteile in den Halsringproben der Erstbruten nach 20 Beutetypen im Lärchen-Arvenwald Staz, in den Lärchenwäldern Crappa/Silts und Muntarütsch/Samedan und an der Waldgrenze Plazzers in den Jahren 1982 bis 1992 sowie den Daten von 1955/56 von Glutz von Blotzheim und Schifferli. Die Zusammenfassung der 20 Beutetypen in die in Tab. 1 verwendeten 7 Kategorien ist durch Summen hervorgehoben. Unter Arachnoidea wurden alle Spinnentiere gefaßt, die nicht zu den spezifisch angegebenen Familien gehören oder nicht bestimmt werden konnten; für die Daten von 1955 und 56 fallen darunter alle Spinnentiere. – *Nestling food items of all areas and years collected by the ligature method, as in Table 1. However, prey is divided in 20 types, with main types from table 1 summarized. In the samples from 1955/56 (Glutz von Blotzheim 1962) all spiders are combined under «Arachnoidea».*

*Manuskript eingegangen 4. März 1995*

*Revidierte Fassung angenommen 5. Juli 1996*

## Anhang (Teil I).

| Lärchen-Arvenwald              |           |           |           |          |          |             |          |           |           |           |            |           |            |           |           |           |           |           |            |
|--------------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|-------------|----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
|                                | Kohlmeise |           |           |          |          | Haubenmeise |          |           |           |           | Alpenmeise |           |            |           |           |           |           |           |            |
|                                | 1982      | 1983      | 1984      | 1988     | 1989     | 1990        | 1982     | 1984      | 1985      | 1987      | 1988       | 1989      | 1990       | 1982      | 1983      | 1984      | 1985      | 1986      | 1988       |
| <i>Pinus cembrae</i>           | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | 4         | 10        | 19         | -         | 18         | 9         | 37        | 19        | 12        | 6         | 13         |
| übrige Sternorrhyncha          | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | -         | 3         | 2          | -         | 3          | -         | -         | -         | 18        | -         | -          |
| <b>Summe Sternorrhyncha</b>    | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | <b>4</b>  | <b>13</b> | <b>21</b> | <b>21</b>  | -         | <b>21</b>  | <b>9</b>  | <b>37</b> | <b>19</b> | <b>30</b> | <b>6</b>  | <b>13</b>  |
| Arachnoidea                    | -         | 2         | -         | -        | 1        | 4           | -        | 4         | 1         | 1         | 1          | 8         | 3          | 29        | 4         | -         | 8         | -         | 20         |
| Gnaphosidae + Lycosidae        | 2         | -         | 1         | -        | 1        | 5           | -        | 6         | 1         | -         | 2          | 4         | 26         | 2         | 1         | -         | 6         | 1         | 4          |
| Linyphiidae + Araneidae        | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | 3         | 1         | 2         | 2          | 1         | 16         | -         | 12        | -         | 7         | 4         | 6          |
| <b>Summe Arachnoidea</b>       | <b>2</b>  | <b>2</b>  | <b>1</b>  | -        | <b>2</b> | <b>9</b>    | -        | <b>13</b> | <b>3</b>  | <b>3</b>  | <b>3</b>   | <b>12</b> | <b>8</b>   | <b>71</b> | <b>2</b>  | <b>17</b> | <b>21</b> | <b>5</b>  | <b>30</b>  |
| Hymenoptera (L)                | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | -         | -         | -          | -         | -          | -         | -         | -         | -         | -         | 1          |
| Tortricidae (L)                | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | 1         | 1         | -         | -          | -         | 4          | -         | 5         | -         | 2         | -         | -          |
| <i>Epirrita autumnata</i> (L)  | -         | -         | -         | -        | -        | 1           | 2        | -         | -         | -         | -          | -         | 16         | -9        | 1         | -         | -         | -         | 10         |
| übrige Geometridae (L)         | 1         | -         | -         | 1        | -        | 1           | -        | 1         | 2         | -         | 4          | 2         | 7          | -         | -         | -         | 8         | 1         | 32         |
| übrige Lepidoptera (L)         | -         | 1         | -         | -        | -        | 15          | -        | -         | -         | 1         | 1          | -         | 6          | -         | 1         | -         | -         | -         | 3          |
| <b>Summe (L)</b>               | <b>1</b>  | <b>1</b>  | -         | <b>1</b> | -        | <b>17</b>   | <b>2</b> | <b>2</b>  | <b>3</b>  | <b>1</b>  | <b>5</b>   | <b>2</b>  | <b>33</b>  | -         | <b>7</b>  | -         | <b>10</b> | <b>1</b>  | <b>46</b>  |
| Hymenoptera (I)                | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | -         | -         | -          | -         | 3          | -         | 1         | -         | -         | -         | 1          |
| Bibionidae (I)                 | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | -         | -         | -          | -         | -          | -         | -         | -         | -         | 2         | 14         |
| übrige Nematocera (I)          | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | 2         | -         | -         | -          | -         | 1          | -         | -         | -         | -         | -         | -          |
| Tipulidae (I)                  | 1         | 1         | 5         | -        | -        | -           | -        | -         | 3         | -         | -          | -         | 1          | 1         | 13        | -         | 3         | 11        | 11         |
| übrige Diptera (I)             | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | -         | -         | -          | -         | 1          | -         | 6         | -         | 1         | -         | 11         |
| <b>Summe Dipt. + Hymenopt.</b> | <b>1</b>  | <b>1</b>  | <b>5</b>  | -        | -        | -           | -        | <b>2</b>  | <b>3</b>  | -         | -          | -         | <b>6</b>   | <b>1</b>  | <b>20</b> | -         | <b>4</b>  | <b>13</b> | <b>37</b>  |
| Lepidoptera (I)                | -         | 4         | 1         | 2        | -        | -           | 2        | 1         | 1         | -         | -          | -         | 1          | -         | -         | -         | 5         | 1         | 6          |
| Lepidoptera (P)                | -         | -         | -         | 1        | -        | 2           | -        | -         | -         | -         | -          | -         | -          | -         | -         | -         | -         | -         | -          |
| <b>Summe Lepidoptera</b>       | -         | <b>4</b>  | <b>1</b>  | <b>3</b> | -        | <b>2</b>    | <b>2</b> | <b>1</b>  | <b>1</b>  | -         | -          | -         | <b>1</b>   | -         | -         | -         | <b>5</b>  | <b>1</b>  | <b>6</b>   |
| <b>Coleoptera (I)</b>          | -         | -         | <b>6</b>  | <b>3</b> | <b>4</b> | <b>3</b>    | <b>4</b> | <b>1</b>  | <b>1</b>  | -         | <b>1</b>   | <b>3</b>  | -          | <b>10</b> | -         | <b>3</b>  | <b>1</b>  | <b>8</b>  | -          |
| übrige Larven                  | -         | -         | -         | -        | -        | -           | -        | -         | 2         | 6         | -          | -         | 1          | -         | -         | -         | -         | -         | -          |
| Sonstiges                      | 1         | 4         | 1         | 1        | -        | 7           | -        | 3         | 5         | 2         | 1          | 1         | 4          | -         | 3         | -         | 14        | 2         | 11         |
| <b>Summe Sonstiges</b>         | <b>1</b>  | <b>4</b>  | <b>1</b>  | <b>1</b> | -        | <b>7</b>    | -        | <b>5</b>  | <b>11</b> | <b>2</b>  | <b>1</b>   | <b>1</b>  | <b>5</b>   | -         | <b>3</b>  | -         | <b>14</b> | <b>2</b>  | <b>11</b>  |
| <b>Anzahl insgesamt</b>        | <b>5</b>  | <b>12</b> | <b>14</b> | <b>8</b> | <b>6</b> | <b>38</b>   | <b>8</b> | <b>28</b> | <b>34</b> | <b>28</b> | <b>21</b>  | <b>11</b> | <b>147</b> | <b>12</b> | <b>87</b> | <b>20</b> | <b>92</b> | <b>31</b> | <b>143</b> |

## Anhang (Teil 2).

|                                | Lärchen-Arvenwald |            |            |            |           |             |           |            |            |           | Lärchenwald |            |             |           |           |          |          |           |           |  |
|--------------------------------|-------------------|------------|------------|------------|-----------|-------------|-----------|------------|------------|-----------|-------------|------------|-------------|-----------|-----------|----------|----------|-----------|-----------|--|
|                                | Alpenmeise        |            |            |            |           | Tannenmeise |           |            |            |           | Kohlmeise   |            |             |           |           |          |          |           |           |  |
|                                | 1989              | 1990       | 1955       | 1956       | 1982      | 1983        | 1984      | 1985       | 1986       | 1987      | 1988        | 1989       | 1990        | 1982      | 1983      | 1984     | 1986     | 1987      | 1988      |  |
| <i>Pinus cembrae</i>           | -                 | 59         | 192        | 90         | 1         | 84          | 24        | 59         | 51         | 28        | 38          | 17         | 143         | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| übrige Sternorrhyncha          | -                 | 2          | -          | -          | 1         | 2           | -         | 49         | 3          | -         | 6           | -          | 103         | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| <b>Summe Sternorrhyncha</b>    | -                 | <b>61</b>  | <b>192</b> | <b>90</b>  | <b>2</b>  | <b>86</b>   | <b>24</b> | <b>108</b> | <b>54</b>  | <b>28</b> | <b>44</b>   | <b>17</b>  | <b>246</b>  | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| Arachnoidea                    | 6                 | 24         | 115        | 82         | 1         | 14          | 7         | 28         | 12         | 10        | 16          | 19         | 212         | -         | -         | -        | -        | -         | 1         |  |
| Gnaphosidae + Lycosidae        | 8                 | 19         | -          | -          | -         | -           | -         | 1          | 2          | -         | -           | -          | 4           | 2         | -         | -        | -        | -         | 3         |  |
| Linyphiidae + Araneidae        | 4                 | 20         | -          | -          | 1         | 30          | 11        | 18         | 7          | 6         | 23          | 26         | 102         | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| <b>Summe Arachnoidea</b>       | <b>18</b>         | <b>63</b>  | <b>115</b> | <b>82</b>  | <b>2</b>  | <b>44</b>   | <b>18</b> | <b>47</b>  | <b>21</b>  | <b>16</b> | <b>39</b>   | <b>45</b>  | <b>318</b>  | <b>2</b>  | -         | -        | -        | -         | <b>4</b>  |  |
| Hymenoptera (L)                | -                 | 1          | -          | -          | -         | -           | -         | -          | 6          | -         | -           | -          | 20          | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| Tortricidae (L)                | -                 | 74         | 177        | -          | 13        | 3           | -         | 2          | -          | -         | 1           | 3          | 104         | -         | -         | -        | -        | -         | 5         |  |
| <i>Epirrita autumnata</i> (L)  | 16                | 174        | 181        | 147        | 1         | 12          | -         | -          | -          | -         | 5           | 26         | 260         | -         | -         | -        | -        | -         | 2         |  |
| übrige Geometridae (L)         | 4                 | 6          | -          | -          | -         | -           | -         | 6          | 8          | 7         | 33          | 1          | 18          | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| übrige Lepidoptera (L)         | 3                 | 3          | 6          | -          | 1         | -           | -         | 1          | 3          | -         | 4           | -          | 9           | 5         | 2         | 1        | 3        | 7         | 5         |  |
| <b>Summe (L)</b>               | <b>23</b>         | <b>258</b> | <b>364</b> | <b>147</b> | <b>16</b> | <b>15</b>   | -         | <b>9</b>   | <b>17</b>  | <b>7</b>  | <b>43</b>   | <b>30</b>  | <b>411</b>  | <b>5</b>  | <b>2</b>  | <b>1</b> | <b>3</b> | <b>7</b>  | <b>12</b> |  |
| Hymenoptera (I)                | 4                 | 25         | 15         | 15         | -         | -           | -         | 3          | -          | -         | 2           | 1          | 42          | -         | -         | 1        | -        | -         | -         |  |
| Bibionidae (I)                 | -                 | -          | -          | -          | -         | 1           | -         | 1          | 8          | 3         | 26          | -          | -           | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| übrige Nematocera (I)          | -                 | -          | -          | -          | -         | 3           | -         | -          | -          | -         | 2           | -          | -           | -         | -         | -        | -        | -         | -         |  |
| Tipulidae (I)                  | 8                 | 11         | 3          | 2          | -         | 5           | -         | 6          | 6          | 1         | 3           | 6          | 11          | -         | -         | 6        | -        | -         | 1         |  |
| übrige Diptera (I)             | 3                 | 9          | 22         | 21         | 2         | 1           | 1         | 6          | 3          | 4         | 10          | 7          | 30          | 1         | 1         | 2        | -        | -         | 4         |  |
| <b>Summe Dipt. + Hymenopt.</b> | <b>15</b>         | <b>45</b>  | <b>40</b>  | <b>38</b>  | <b>2</b>  | <b>10</b>   | <b>1</b>  | <b>16</b>  | <b>17</b>  | <b>8</b>  | <b>43</b>   | <b>14</b>  | <b>83</b>   | <b>1</b>  | <b>7</b>  | <b>3</b> | -        | -         | <b>5</b>  |  |
| Lepidoptera (I)                | -                 | 6          | 6          | -          | -         | 4           | -         | 2          | 2          | 2         | -           | 1          | 10          | 5         | 3         | -        | 3        | 2         | 1         |  |
| Lepidoptera (P)                | 2                 | -          | -          | -          | -         | 3           | -         | 2          | -          | -         | 2           | -          | -           | -         | 2         | -        | -        | -         | 2         |  |
| <b>Summe Lepidoptera</b>       | <b>2</b>          | <b>6</b>   | <b>6</b>   | <b>-</b>   | <b>-</b>  | <b>7</b>    | <b>-</b>  | <b>4</b>   | <b>2</b>   | <b>2</b>  | <b>2</b>    | <b>1</b>   | <b>10</b>   | <b>7</b>  | <b>3</b>  | <b>-</b> | <b>3</b> | <b>2</b>  | <b>3</b>  |  |
| <b>Coleoptera (I)</b>          | <b>7</b>          | <b>10</b>  | <b>-</b>   | <b>1</b>   | <b>1</b>  | <b>1</b>    | <b>4</b>  | <b>2</b>   | <b>2</b>   | <b>2</b>  | <b>-</b>    | <b>-</b>   | <b>1</b>    | <b>-</b>  | <b>1</b>  | <b>1</b> | <b>-</b> | <b>-</b>  | <b>3</b>  |  |
| übrige Larven                  | -                 | -          | -          | -          | -         | -           | -         | -          | -          | -         | -           | -          | 3           | -         | 1         | -        | -        | -         | -         |  |
| Sonstiges                      | 4                 | 23         | 3          | 1          | -         | -           | 1         | 3          | 3          | -         | 10          | -          | 38          | 1         | -         | -        | -        | 1         | 3         |  |
| <b>Summe Sonstiges</b>         | <b>4</b>          | <b>23</b>  | <b>3</b>   | <b>1</b>   | <b>-</b>  | <b>-</b>    | <b>1</b>  | <b>3</b>   | <b>3</b>   | <b>-</b>  | <b>10</b>   | <b>-</b>   | <b>41</b>   | <b>1</b>  | <b>1</b>  | <b>-</b> | <b>-</b> | <b>1</b>  | <b>3</b>  |  |
| <b>Anzahl insgesamt</b>        | <b>69</b>         | <b>466</b> | <b>720</b> | <b>359</b> | <b>23</b> | <b>163</b>  | <b>48</b> | <b>189</b> | <b>116</b> | <b>63</b> | <b>181</b>  | <b>107</b> | <b>1110</b> | <b>16</b> | <b>14</b> | <b>5</b> | <b>6</b> | <b>10</b> | <b>30</b> |  |

## Anhang (Teil 3).

|                             | Lärchenwald |           |           |          |           |            |           |            |           |           | Waldgrenze  |           |           |           |           |           |           |          |            |           |
|-----------------------------|-------------|-----------|-----------|----------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|-----------|-------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|------------|-----------|
|                             | Kohlmeise   |           |           |          |           | Alpenmeise |           |            |           |           | Tannenmeise |           |           |           |           | Hm        |           |          |            |           |
|                             |             |           |           |          |           |            |           |            |           |           |             |           |           |           |           |           |           |          |            |           |
|                             | 1989        | 1990      | 1992      | 1986     | 1987      | 1988       | 1989      | 1990       | 1983      | 1986      | 1987        | 1988      | 1989      | 1990      | 1990      | 1990      | 1988      | 1989     | 1990       | 1990      |
| <i>Pinus cembrae</i>        | -           | -         | -         | -        | 1         | 2          | -         | 2          | -         | -         | -           | 7         | -         | 2         | 4         | -         | -         | -        | -          | 82        |
| übrige Sternorrhyncha       | -           | -         | -         | -        | 22        | -          | 1         | 8          | -         | 10        | 76          | -         | -         | -         | 3         | -         | -         | -        | -          | 10        |
| <b>Summe Sternorrhyncha</b> | -           | -         | -         | -        | <b>23</b> | <b>2</b>   | <b>1</b>  | <b>10</b>  | -         | <b>10</b> | <b>83</b>   | -         | <b>2</b>  | <b>7</b>  | -         | -         | -         | -        | <b>92</b>  | -         |
| Arachnoidea                 | -           | 6         | -         | 1        | -         | 2          | 1         | 9          | 3         | -         | 12          | 1         | -         | 8         | -         | -         | -         | -        | -          | 20        |
| Gnaphos. + Lycosidae        | 3           | 2         | 2         | -        | -         | -          | -         | -          | -         | -         | 1           | -         | -         | -         | -         | 7         | -         | -        | -          | -         |
| Linyphiidae + Araneidae     | -           | -         | 1         | -        | 2         | 2          | 1         | 1          | 6         | 2         | -           | -         | -         | 4         | -         | -         | -         | -        | -          | 2         |
| <b>Summe Arachnoidea</b>    | -           | <b>8</b>  | <b>3</b>  | <b>1</b> | <b>2</b>  | <b>4</b>   | <b>2</b>  | <b>10</b>  | <b>9</b>  | <b>2</b>  | <b>13</b>   | <b>1</b>  | -         | <b>12</b> | -         | <b>7</b>  | -         | -        | <b>22</b>  | -         |
| Hymenoptera (L)             | -           | 2         | -         | -        | -         | -          | -         | 1          | -         | -         | -           | -         | -         | 3         | -         | -         | -         | -        | -          | -         |
| Tortricidae (L)             | -           | 10        | -         | -        | 1         | -          | 2         | 33         | 3         | -         | -           | -         | -         | 25        | -         | 2         | -         | -        | -          | -         |
| Epirrita autumnata (L)      | 2           | 2         | 1         | -        | -         | 2          | 13        | 24         | -         | 2         | -           | 8         | 4         | 21        | -         | 9         | 19        | 3        | 38         | -         |
| übrige Geometridae (L)      | -           | -         | 1         | -        | 1         | 2          | -         | -          | 1         | -         | -           | -         | -         | -         | -         | -         | 9         | -        | 3          | -         |
| übrige Lepidoptera (L)      | 5           | 10        | 2         | 1        | -         | -          | -         | 5          | -         | -         | -           | 1         | -         | -         | -         | -         | -         | -        | -          | -         |
| <b>Summe (L)</b>            | <b>7</b>    | <b>24</b> | <b>4</b>  | <b>1</b> | <b>2</b>  | <b>4</b>   | <b>15</b> | <b>63</b>  | <b>4</b>  | <b>2</b>  | -           | <b>9</b>  | <b>4</b>  | <b>49</b> | -         | <b>9</b>  | <b>28</b> | <b>9</b> | <b>3</b>   | <b>41</b> |
| Hymenoptera (I)             | 2           | 1         | -         | -        | 21        | -          | 12        | 18         | -         | 2         | 5           | -         | -         | 1         | 1         | 1         | 5         | -        | -          | 16        |
| Bibionidae (I)              | -           | -         | -         | -        | 2         | 46         | 6         | -          | 1         | 1         | 3           | 5         | 8         | -         | -         | -         | -         | -        | -          | -         |
| übrige Nematocera (I)       | -           | -         | -         | -        | -         | -          | 2         | -          | 2         | -         | -           | -         | 1         | -         | -         | -         | -         | -        | -          | 1         |
| Tipulidae (I)               | 3           | 14        | 3         | -        | 2         | -          | -         | -          | 1         | -         | 1           | 1         | 1         | 1         | 2         | 1         | -         | -        | -          | 2         |
| übrige Diptera (I)          | -           | 4         | 2         | -        | 12        | -          | 7         | 15         | 1         | -         | 6           | 5         | 4         | -         | 3         | 2         | -         | -        | -          | 17        |
| <b>Summe Dipt. + Hym.</b>   | <b>5</b>    | <b>19</b> | <b>5</b>  | -        | <b>37</b> | <b>46</b>  | <b>27</b> | <b>33</b>  | <b>5</b>  | <b>3</b>  | <b>15</b>   | <b>11</b> | <b>13</b> | <b>2</b>  | <b>6</b>  | <b>8</b>  | -         | -        | -          | <b>36</b> |
| Lepidoptera (I)             | -           | 28        | 7         | -        | 1         | -          | -         | 1          | -         | 1         | -           | -         | -         | 2         | -         | -         | -         | -        | -          | 1         |
| Lepidoptera (P)             | -           | -         | -         | -        | -         | -          | -         | -          | 3         | -         | -           | -         | -         | 1         | -         | 1         | -         | -        | -          | -         |
| <b>Summe Lepidoptera</b>    | -           | <b>28</b> | <b>7</b>  | -        | <b>1</b>  | -          | -         | <b>1</b>   | <b>3</b>  | <b>1</b>  | -           | -         | -         | <b>3</b>  | -         | <b>1</b>  | -         | -        | -          | <b>1</b>  |
| <b>Coleoptera (I)</b>       | <b>1</b>    | <b>4</b>  | <b>9</b>  | -        | -         | <b>2</b>   | -         | -          | -         | -         | -           | -         | -         | -         | <b>1</b>  | <b>1</b>  | -         | -        | -          | -         |
| übrige Larven               | -           | -         | -         | 5        | -         | -          | -         | -          | -         | -         | -           | -         | -         | 3         | -         | -         | -         | -        | -          | -         |
| Sonstiges                   | -           | 6         | 2         | -        | -         | -          | -         | 5          | 1         | 1         | 6           | -         | -         | -         | -         | 4         | -         | -        | -          | 2         |
| <b>Summe Sonstiges</b>      | -           | <b>6</b>  | <b>2</b>  | <b>5</b> | -         | -          | -         | <b>5</b>   | <b>1</b>  | <b>1</b>  | <b>6</b>    | -         | -         | <b>3</b>  | -         | -         | -         | -        | -          | <b>2</b>  |
| <b>Anzahl insgesamt</b>     | <b>13</b>   | <b>89</b> | <b>30</b> | <b>7</b> | <b>65</b> | <b>58</b>  | <b>45</b> | <b>122</b> | <b>22</b> | <b>19</b> | <b>117</b>  | <b>21</b> | <b>19</b> | <b>76</b> | <b>16</b> | <b>49</b> | <b>9</b>  | <b>3</b> | <b>194</b> | -         |