

## **Zeitaufwand für das Ernten und Verstecken von Kiefersamen bei Dünnschnäbligen Tannenhähern (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) im Fernen Osten Russlands**

**Hans-Heiner Bergmann<sup>1</sup>, Wiltraud Engländer<sup>2</sup> und Vladimir U. Arkhipov<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Fachbereich Biologie/Chemie der Universität, Arbeitsgruppe Ökoethologie der Vögel, Barbarastr. 11, D-49069 Osnabrück, Germany; Email: bergmann@biologie.uni-osnabrueck.de

<sup>2</sup>Richard-Strauß-Str. 12, A-5020 Salzburg, Austria; Email: englander@compuserve.com

<sup>3</sup>Veprintsev's Phonoteca of Animal Voices, ITEB RAS app. 414 str. 3, Puschino, RU-142290 Moscow region, Russia

### **Summary**

#### **Harvesting and caching capacities of Thin-billed Nutcrackers in the Russian Far East**

At the Ochotskian sea coast Thin-billed Eurasian Nutcrackers (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) harvested seeds of ripe cones of the brush pine *Pinus pumila* in late summer. The mean number of seeds carried in their sublingual pouch was 80, which represents the harvestable contents of 2.8 cones. These were distributed in an average of 5 caches, exclusively in the soil under low tundra vegetation. Caches were organized in nearly straight lines. Series contained a mean of 82.7 seeds, single caches a mean of 19.6 seeds. Plucking one cone and harvesting its seeds took 47 seconds on average. The caching of a complete pouchful took on average 123.4 seconds. The time invested for harvesting and caching one single seed was calculated at 3.26 seconds. Within three weeks in July, an average individual bird was calculated to have cached a total of up to 100,000 seeds.

**Keywords:** seed caching, food storing, time budget, Russian Far East.

### **Zusammenfassung**

In einem Vorkommen des Dünnschnäbligen Tannenhähers an der Küste des Ochotskischen Meeres im Fernen Osten Sibiriens wurde das Ernten und Verstecken von Samen aus den Zapfen der Zwergzirbelkiefer (*Pinus pumila*) untersucht. Der Inhalt von durchschnittlich 2,8 Zapfen, das sind etwa 80 Samen, wurde in der gefüllten Kehltasche transportiert und auf eine Anzahl unter niedriger Zwergstrauchvegetation gelegener Bodenverstecke verteilt. Die Verstecke wurden in annähernd linearer Anordnung ohne Bevorzugung einer bestimmten Himmelsrichtung angelegt. Die Versteckserien enthielten im Median 79, maximal mehr als 120 Samen, das Einzelversteck durchschnittlich 19,6 Samen. Das Ernten und Leeren eines Zapfens geschah im Schnitt innerhalb von 47 s. Für das Verstecken einer Füllung des Kehlsacks benötigten die Vögel ca. 170 s. Für das gesamte Beschaffen und Verstecken eines einzelnen Kiefersamens errechnet sich ein durchschnittlicher Zeitbedarf von 3,26 s. Nach 20 Tagen war der Zapfenvorrat in der lokalen Kiefernpopulation erschöpft. Jeder Häher hat nach den Hochrechnungen bis zu 100.000 Samen vergraben.

## Einleitung

Der Dünnschnäblige Tannenhäher ist ein typischer Taigavogel, dessen Verbreitung vom nördlichen Eurasien bis zum Pazifischen Ozean reicht. Im Gegensatz zu seinem dickschnäbligen Vetter in den zentraleuropäischen Gebirgen und Südkandinavien (Swanberg 1951) spielt bei ihm die Haselnuss (*Corylus avellana*) als Nahrung keine Rolle. Er ernährt sich – wenigstens in der kalten Jahreszeit – vorwiegend von den Samen der Kiefern *Pinus sibirica*, *P. pumila* und anderen Arten, an deren Behandlung er mit seinem schlankeren Schnabel angepasst zu sein scheint (Mattes in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Die genannten Kiefernarten sind trotz ihres unterschiedlichen Habitus nahe miteinander und ebenso mit der Arve oder Zirbelkiefer (*Pinus cembra*) der Alpen verwandt, die ihrerseits vom Dickschnäbligen Tannenhäher genutzt wird (Mattes 1978). Schon bei der alpinen Arve kann man die vom Tannenhäher bewerkstelligte Pflanzung in Gestalt von Büscheln und Mehrstamm-bäumen in allen Altersstadien erkennen (Kratochwil & Schwabe 1993). Bei *Pinus pumila* ist das Hervorgehen der Sträucher aus einem Büschel von Keimlingen lebenslang unmittelbar deutlich (s. Wilmanns et al. 1985). Eine Übersicht über die Beziehungen zwischen Tannenhähern verschiedener Arten und den von ihnen genutzten Kiefern ist bei Lanner (1996) nachlesbar.

Während eines mehrmonatigen Forschungsaufenthaltes an der Nordküste des Ochotskischen Meeres im Sommer 1997 hatten wir Gelegenheit zu eingehenden Beobachtungen an Dünnschnäbligen Tannenhähern, die dort die Samen aus den reifenden Zapfen der Zwergzirbelkiefer (*P. pumila*) ernteten und in Verstecken unterbrachten. Zusatzbeobachtungen wurden im Sommer 1998 durchgeführt. Motiviert durch die Arbeiten von Mattes (1978 und in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) nutzten wir die Gelegenheit, Zeitaufwand und Ertrag beim Nahrungsverstecken der Häher im natürlichen Ökosystem zu erfahren und Antworten auf die folgenden Fragen zu bekommen: Wie

viele Zapfen werden für eine Füllung des Kehlsacks geerntet? Wie viele Samen werden aus einem Zapfen entnommen? Wie groß ist der Zeitaufwand für das Suchen eines Zapfens, das Ernten der Samen aus einem Zapfen und für das Verstecken der Samen? Wie viele Samen werden im Kehlsack transportiert, wie viele werden pro Versteck eingelagert? Wie werden die Versteckplätze ausgewählt bzw. angelegt? Wir wollten auch wissen, was ein reifer Zapfen, die in ihm enthaltenen Samen und was der Inhalt eines gefüllten Kehlsacks wiegt. Unser Ziel war schließlich abzuschätzen, wie viele Zapfen ein Häher in der zur Verfügung stehenden Zeit bearbeiten konnte und wie viele Samen er als Wintervorrat in den Boden brachte.

Eine Übersicht zu den Beobachtungen findet sich bei Bergmann (1998). Wir verwenden den Begriff Samen, weil der Begriff Nuss eine Frucht bezeichnet und anatomisch bei Nacktsamern (Gymnospermen) nicht korrekt ist. Auch Nüsschen sind Früchte (Rauh & Senghas 1976).

## Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet erstreckte sich rings um unser Zeltlager, das zwei Kilometer entfernt von der Nordküste des Ochotskischen Meeres nordöstlich der Koni-Piagin-Halbinsel am Delta des Malkatschan-Flusses lag. Hier gab es im Übergangsbereich zwischen der lichten Lärchentaiga (*Larix cajanderi*) und Trockener Küstentundra (Bergmann & Dalhoff 1997, Dalhoff im Druck) reiche und dichte Vorkommen von *Pinus pumila*. Die Zapfen dieser strauchigen Kiefernart waren im Juli noch unreif, reiften aber im August rasch heran. Als wir das Gebiet Ende August verließen, war der größte Teil der Zapfen schon durch Tannenhäher geerntet worden. Davon zeugten u. a. „Zapfenschmieden“, die die typischen vom Tannenhäher bearbeiteten Zapfenreste in großer Menge aufwiesen (Abb. s. Bergmann 1997). Andere die Zapfen nutzende Tierarten wie Streifenhörnchen *Tamias sibiricus*, Buntspecht *Dendrocopos major*, Kernbeißer *Coccothraustes coccothraustes*, Hakengimpel *Pinicola enucleator* (s.

Bergmann 1997) und Braunbär *Ursus arctos* kamen zwar im Gebiet vor, haben sich aber wenigstens im unmittelbaren Untersuchungsgebiet nicht nennenswert oder nur kleinräumig an der Zapfenernte beteiligt, wie die Beobachtungen und die abweichenden Bearbeitungsspuren an Zapfen belegen.

Die Trockene Küstentundra, die sich an die Bestände der Zwergzirbel anschloss bzw. sich zwischen ihnen erstreckte, wies im allgemeinen eine Vegetationsdecke von 5 bis 10 cm Höhe auf. Der Bewuchs war zu fast 100 % flächendeckend. Er enthielt am Untersuchungsort außer zahllosen Flechten verschiedener Arten vor allem spalierbildende Zwergsträucher aus der Familie der Ericaceen und ihrer Verwandten (immergrün: *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum sibiricum*, *Ledum decumbens*, laubwerfend: *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*), daneben ebenfalls sommergrüne Birken (*Betula exilis*, *B. middendorffii*), eine Weide (*Salix arctica*) sowie das Gras *Festuca ovina* und Kräuter wie den einjährigen Knöterich *Polygonum tripterocarpum* und den perennierenden endemischen Spitzkiel *Oxytropis ochotensis* (vgl. Haese in Vorb.).

#### Verhalten der Tannenhäher und Untersuchungsmethoden

Während der Brutzeit waren Tannenhäher im näheren Untersuchungsgebiet praktisch nicht anwesend. Gelegentliche Beobachtungen von Einzelvögeln, z. B. am 17. 6., könnten sich auf Brutvögel oder umherstreifende Nichtbrüter bezogen haben. Ab dem 27. Juli zogen jedoch täglich vorwiegend in den Morgenstunden lockere Trupps von Tannenhähern aus SW kommend in nordöstlicher Richtung oft in Höhe der Baumwipfel vorbei. Sie rasteten nur kurz, um ihre Wanderung dann fortzusetzen. Diese Wanderbewegungen hielten bis in den August hinein an (z. B. 11. 8., 15 Ind.). Ab 8. August verweilten Tannenhäher in größerer Zahl in der Umgebung unseres Lagers und begannen mit dem Ernten von Samen der Zwergarven. Dabei wiederholte sich der folgende Verhaltensablauf immer wieder: Der Vogel fliegt zu einem Kiefernstrauch, pflückt – oft erst nach mehreren Versuchen – einen Zapfen und fliegt mit ihm zum Boden (Zapfenernte). Er hält ihn mit einem Fuß, reißt Schuppen ab, ent-

nimmt Samen und schluckt sie in seinen Kehlsack hinein (Bearbeiten). Nach der Bearbeitung mehrerer Zapfen fliegt er mit gefülltem Kehlsack zum Versteckplatz (Transport). Hier wechselt er mehrfach zwischen Verstecksuchen und Eingraben der Samen (Verstecken). Ist sein Samenvorrat untergebracht, fliegt er zurück zum Zapfenernten (Rückflug). Diesen sich wiederholenden Ablauf nennen wir Erntezyklus (Abb. 8).

#### Vögel und Untersuchungen

Unsere systematischen Untersuchungen dauerten vom 10. bis 30. 8. 1997 sowie vom 10. 8. bis 2. 9. 1998. Unter den beobachteten Vögeln überwogen Jungvögel. Manche Individuen konnten während eines Tages längere Zeit verfolgt, andere nach individuellen Gefiedereigenheiten gelegentlich wiedererkannt werden. Doch war es nicht möglich, auf Dauer bestimmte Individuen oder die Altersklassen zu unterscheiden. Die Anzahl der im gesamten Bereich tätigen Tannenhäher ist schwer abzuschätzen, sie betrug aber sicher einige Dutzend. Die Daten von verschiedenen Tannenhäherindividuen wurden zusammengefasst.

Die Beobachtungen wurden 1997 grobenteils zu zweit durchgeführt, wodurch kontinuierliche Verhaltensprotokolle mit der Stoppuhr besonders beim Ernten und Vergraben der Samen ermöglicht wurden. Die Daten wurden zum größeren Teil während des Protokollierens in Realzeit auf ein Diktiergerät gesprochen und danach mit Hilfe der Stoppuhr ausgewertet.

Um die Ernteaktivität der Population 1998 zu erfassen, wurden täglich zwischen 5 und 21 Uhr im Abstand von mindestens 20 min für jeweils 60 s die in einem Radius von 400 m anwesenden aktiven Tannenhäher gezählt. Insgesamt wurden 231 „scans“ durchgeführt, zwischen 4 und 14 pro Tag (Mittel: 9,6). An 10 ausgewählten Büschen von *Pinus pumila* wurden alle zwei Tage die vorhandenen Zapfen gezählt.

Massenangaben von Zapfen und Samenmengen wurden mittels einer Federwaage (Ge-

nauigkeit 0,2 g) gewonnen. Datensätze wurden mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Tests auf Normalverteilung geprüft. Mittelwerte sind, falls keine anderen Angaben gemacht werden, arithmetische Mittel, ergänzt durch Standardabweichungen.

**Ergebnisse**

Allgemeines

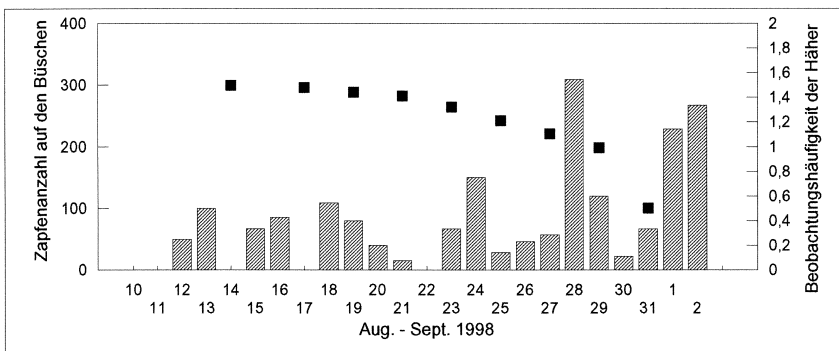
Die Tannenhäher nutzten zunächst die Kiefernbestände nahe dem Lager, später weiter entfernte Zonen. Gegen Ende unseres Untersuchungszeitraums 1997 wie 1998 war die Zapfenernte in der Lagerumgebung weitgehend eingebracht. Den wenigen in den Kiefern verbliebenen Zapfen – oft waren es nur noch verkrüppelte oder kleinwüchsige Exemplare – standen in großen Mengen zwischen den Büschen am Boden liegende Zapfennachsen und -schuppen gegenüber. Die Tannenhäher benötigten für die Ernte knapp drei Wochen. Der Ernteverlauf ist für die zweite Augushälfte des Jahres 1998 in demselben Untersuchungsgebiet in Abb. 1a dargestellt.

Die Vögel befassten sich täglich vor allem morgens bis in den Vormittag hinein und nach einer längeren Mittagspause noch einmal am späteren Nachmittag mit ihrer Arbeit, nach

grober Schätzung fünf Stunden (netto) täglich. Diese Einschätzung wird durch die Ergebnisse des Sommers 1998 bestätigt (Abb. 1b).

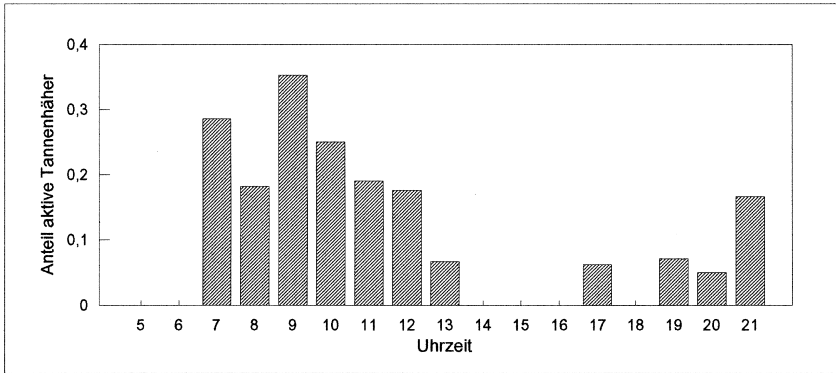
Die Vögel nutzten für das Anlegen von Verstecken oft zu mehreren eine von Kiefernsträuchern umgebene, nach Süden offene Tundrenfläche. Auf der Fläche duldeten die Vögel einander in vielen Fällen, gelegentlich kam es aber auch zu gezielter Aggression und zum Vertreiben eines Vogels durch einen anderen. Der Flüchtige wich dann über unterschiedlich weite Strecken aus. Eine territoriale Aufteilung des Geländes war auch nicht ansatzweise zu erkennen. Wir haben zudem kaum Vögel auf der Suche nach schon versteckten Samen festgestellt. Allerdings haben wir die von uns aufgefundenen und untersuchten Verstecke offengelassen und markiert. Wir sahen Tannenhäher später gezielt die von uns gesetzten Markierungen anfliegen. Die offenen Verstecke sind so gut wie ausnahmslos innerhalb weniger Tage ausgeräumt worden.

Die Zapfen wurden – anders als es die alpinen Tannenhäher anfänglich in der Saison tun (Mattes 1978) – niemals am Ast bearbeitet. Sie wurden immer abgepflückt und dann in aller Regel am Boden entleert. Manchmal setzte sich der Vogel auch auf einen toten am Boden liegenden Ast oder auf den Stumpf einer abge-



**Abb. 1a.** Verlauf der Zapfenernte im Sommer 1998: Zapfenvorrat in einer Stichprobe von 10 *Pinus pumila*-Büschchen (Punkte) und mittlere Anzahl in je einminütigen Beobachtungsphasen festgestellter Tannenhäher pro Tag (Säulen)

**Fig. 1a.** Cone harvest in summer 1998. Numbers of cones available on a sample of 10 shrub pines *Pinus pumila* (dots) and daily proportion of active nutcrackers (columns) seen in 1 minute samples



**Abb. 1b.** Mittlere Anzahl in einminütigen Beobachtungsphasen festgestellter aktiver Tannenhäher in ihrer Verteilung auf die Tagesstunden. Daten vom 10. 8. bis 2. 9. 1998

**Fig. 1b.** Mean proportion of active nutcrackers in 1 minute samples during the hours of the day, recorded from August 10 to September 2, 1998

brochenen Lärche, um dort die Samen aus dem Zapfen zu ernten. Sowohl diese als auch die Zapfenschmieden am Boden wurden wiederholt aufgesucht, so dass sich die Zapfenreste hier häuften. Vögel, die während ihrer Arbeit am Boden gestört wurden, ließen in vielen Fällen den unfertig bearbeiteten Zapfen liegen und holten einen neuen. Bei stärkerer Störungssituation flüchteten sie manchmal auf einen dicken horizontalen Ast einer Lärche, um dort den Zapfen zu bearbeiten.

Weder während des Bearbeitens der Zapfen noch beim Verstecken der gesammelten Samen haben wir je einen Tannenhäher fressen sehen. Bei den Zapfenschmieden und bei den Verstecken fanden wir auch nie frische Schalen der Arvensamen. Die Nahrungsaufnahme während der Erntezeit dürfte über Mittag oder in Erntepausen stattgefunden haben. Wir wissen nicht, wovon sich die Tannenhäher im Untersuchungszeitraum ernährten.

#### Biometrie der Zapfen,

##### Anzahl entnommener Samen

Eine Stichprobe von verschiedenen Sträuchern eingesammelter Zapfen von *Pinus pumila* enthielt im Durchschnitt  $34,1 \pm 10,4$  Samen (arithmet. Mittel  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 22$ ). Die Samenmasse pro Zapfen betrug

$4,8 \pm 1,4$  g. Diese Daten galten für von uns in der fortgeschrittenen Erntephase gesammelte vollständige Zapfen. Auch bei Zapfen, die von den Hähern schon bearbeitet worden waren, ließ sich die Zahl der vorher darin enthaltenen Samen ermitteln. Es waren  $36,4 \pm 10,8$  Samen ( $n = 20$ ).

Aus der Zapfenmasse kann man mit großer Sicherheit die Samenmasse vorhersagen. Die beiden Werte korrelierten linear mit einem Korrelationskoeffizienten von  $+0,92$  ( $n = 22$ ,  $p < 0,001$ ). Die Anzahl der Samen pro Zapfen war weniger gut vorhersagbar, aber immer noch hochsignifikant korreliert ( $r = +0,76$ ,  $p < 0,001$ ). Auch die Länge der Zapfen ließ keine so sicheren Schlüsse auf die Masse der Samen zu ( $r = +0,63$ ,  $p < 0,003$ ).

Von den in den Zapfen vorhandenen durchschnittlich 36,4 Samen hatten die Vögel im Mittel nur  $30,4 \pm 12,4$  Samen entnommen, die restlichen ( $6 \pm 5,6$ ; entspricht 16,4 %) waren im Zapfen verblieben und nicht verwendet worden. Typischerweise waren es die Samen in der Spitzenzone des Zapfens, die vom Häher verschmäht worden waren. Hier liegt oft nur ein Same pro Zapfenschuppe vor, während in den unteren und mittleren Zonen des Zapfens auf jede Schuppe zwei Samen entfallen. Wir haben indessen kein Anzeichen dafür gefun-

den, dass die Spitzensamen unbefruchtet oder parasitiert gewesen wären.

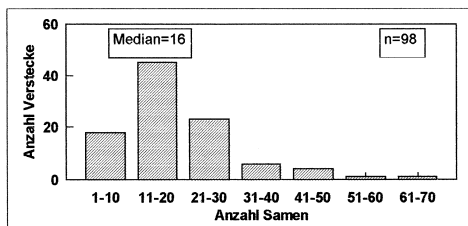
#### Anzahl bearbeiteter Zapfen pro Kehlsackfüllung

Die Häher haben jeweils im Durchschnitt  $2,80 \pm 1,12$  Zapfen ( $n = 18$  Zapfenserien) nacheinander bearbeitet, ehe sie mit gefülltem Kehlsack zum Versteckplatz davonflogen. Die Minimalzahl betrug 1, maximal waren es 5, in einem nicht vollständig dokumentierten und nicht in die Berechnung eingegangenen Fall 6 Zapfen. Da aus einem Zapfen durchschnittlich 30,4 Samen gewonnen werden (s. o.), errechnet sich hieraus eine durchschnittliche Anzahl von  $85,1 \pm 34,05$  Samen pro Kehlsackfüllung.

#### Anzahl der Samen pro Versteck und Versteckserie, transportierte Masse

In 98 Verstecken fanden wir durchschnittlich je  $19,6 \pm 11,7$  Samen. Wegen der linksschiefen Verteilung (Abb. 2) wurde hier der Median (16) angegeben. 50 % der Verstecke enthielten 12 bis 23 Samen. Als Minimalwert stellten wir 3 fest, als Maximum 67.

In 15 vollständig erfassten Versteckserien waren durchschnittlich  $82,7 \pm 29,7$  Samen enthalten (Median 79). Dies entspricht den transportierten Kehlsackfüllungen, für die oben ein durchschnittlicher Wert von 85,1 Samen errechnet worden war. Die gefundenen Minimalwerte für die erfassten Versteckserien betragen 33 und 63, das Maximum 122. Bei den Mini-



**Abb. 2.** Verteilung der Verstecke in Abhängigkeit von der darin enthaltenen Anzahl von Zirbensamen  
**Fig. 2.** Distribution of caches according to the number of brush pine seeds within each cache

malwerten ist allerdings nicht sicher, ob die gefundene Versteckserie wirklich eine vollständige Kehlsackfüllung enthielt. Da der einzelne frische Same durchschnittlich 0,14 g wiegt ( $n = 220$ ), ergibt sich für die durchschnittlich transportierte Masse ein Wert von 11,6 g, als Maximum bei 122 Samen eine Masse von 17,1 g. Bei einer angenommenen Körpermasse des Tannenhähers von 170 g (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) entspricht das einer mittleren relativen Transportmasse von 6,8 %, maximal 10,0 % der Masse des Vogels.

Anders sieht es aus, wenn ganze Zapfen transportiert werden. Die Masse eines frischen Zapfens belief sich im Durchschnitt auf  $15,5 \pm 3,9$  g. Das entspricht schon 9,1 % der normalen Vogelmasse. Der schwerste gewogene Zapfen erbrachte 24,4 g, das entspricht einem Anteil von 14,4 % der normalen Vogelmasse.

#### Auswahl der Versteckplätze und Anlegen der Verstecke

Die Häher legten teilweise hüpfend oder fliegend nur sehr kurze Strecken zum Versteckplatz zurück, meist aber flogen sie eine Strecke von einigen Dutzend oder Hunderten von Metern, um am gewählten Versteckplatz herunterzugehen. Sie landeten häufig in Gelände, wo zwischen Büschen oder in offener Tundra niedrige Vegetation von ca. 5 cm Höhe wuchs. Ausnahmsweise wählten sie auch niedrig wachsende Birken *Betula middendorffii*, um unter ihnen Verstecke anzulegen. Meist stoppten sie in nicht allzu weiter Entfernung vom nächsten *Pinus pumila*-Gebüsch (Minimum 2 m, Median 13 m,  $n = 7$ ) manchmal flogen sie aber auch ca. 100 oder mehr m weit in die offene Küstentundra hinaus.

Am gewählten Platz angekommen, hüpfen die Vögel noch eine Zeitlang hin und her und untersuchten mit dem Schnabel den Boden oder die Bodenvegetation. Dann begannen sie, an einem ausgewählten Platz mit dem Anlegen eines Verstecks. Zuerst bohrten sie den Schnabel senkrecht durch die Vegetation in den Bo-

den. Durch Hebelbewegungen vertieften und erweiterten sie das Loch. Nicht selten nutzten sie auch einen vorhandenen daumenbreiten Trockenriss im Boden, mit der nachteiligen Konsequenz, dass wenigstens ein Teil der darin versteckten Samen für den Vogel unerreichbar in der Tiefe verschwand.

Dann begannen sie, die Samen mit erhobenem Kopf jeweils einzeln hervorzuwürgen. Das Herauswürgen der Samen wurde von charakteristischen vibrierenden Schwanzbewegungen begleitet. Jeder Same wurde vom Schnabelgrund zur Schnabelspitze befördert und mit einer Körperverbeugung nach vorn in den durch den Schnabel im Boden erzeugten spitzen Trichter hineingedrückt. Dies geschah mit gewisser Kraft und Geschwindigkeit, so dass ein dumpfes Geräusch entstand. Der erste Samen gerät in die Trichterspitze, die folgenden werden darauf gelagert. Die an der Oberfläche des Samenverstecks liegende mit Samen bedeckte Fläche war kaum größer als ein Fünfmarkstück. Gegen Ende des Samenversteckens zeigte der Vogel wiederholt Kopfschütteln, wie schon von Löhl (1970) beschrieben; möglicherweise dient dies dazu, restliche Samen aus dem Kehlsack zu lösen.

Die Versteckserien

Die Verstecke wurden in Serien angelegt, d. h. der Inhalt des Kehlsacks wurde auf mehrere Verstecke verteilt. Die Anzahl der Verstecke,

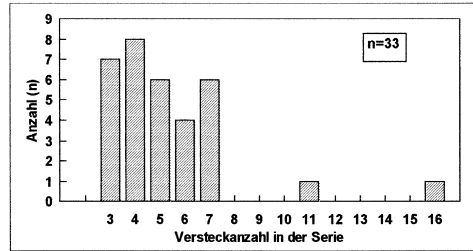


Abb. 3. Verteilung der Versteckserien nach der Anzahl der Verstecke pro Serie

Fig. 3. Distribution of cache series according to the numbers of caches in the series

auf die sich eine Kehlsackfüllung verteilte, betrug im Median 5, minimal 3 und maximal 16 (Abb. 3) (n = 33 Versteckserien). Jenseits von 7 traten nur zwei ungewöhnlich lange Serien auf, eine mit 11, eine mit 16 Verstecken.

Die mittlere Anzahl der Samen pro Einzelversteck verminderte sich statistisch mit zunehmender Zahl der Verstecke in der Serie ( $r = -0,86$ ,  $n = 14$ ,  $p = 0,01$ ). Die gleiche Signifikanz wird erzielt, wenn man alle Einzelwerte korreliert ( $r = -0,32$ ,  $N = 64$ ,  $p = 0,01$ ). Dagegen ergibt sich für die summarische Anzahl der Samen in der Serie kein Unterschied bei Serien mit unterschiedlich vielen Einzelverstecken ( $r = 0,35$ ,  $n = 14$ , n. s.). Nur sehr schwach sinkt die durchschnittliche Samenanzahl je Versteck im Lauf der Versteckserie ab ( $r = -0,189$ ,  $n = 64$ , n. s.). Die Distanzen zwi-

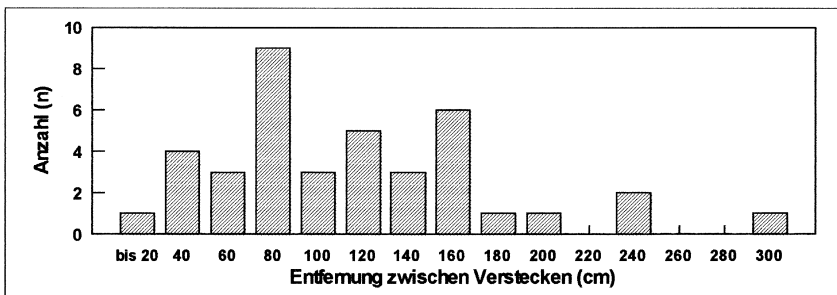


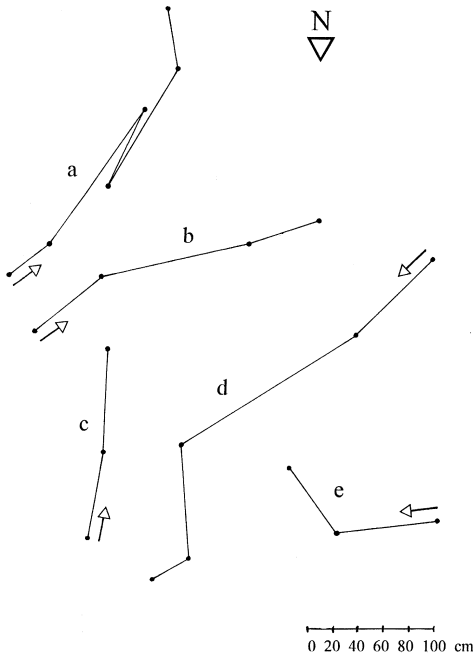
Abb. 4. Verteilung der Abstände in cm zwischen den Einzelverstecken (n = 40), gepoolt für alle Versteckserien

Fig. 4. Distribution of distances (n = 40) between single caches within a series. Data for all series pooled

schen den Verstecken einer Serie streuen erheblich (Abb. 4).

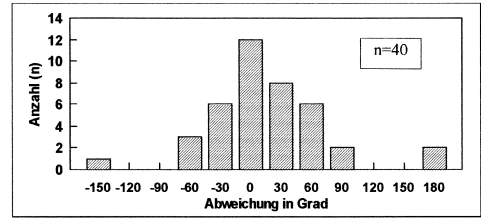
Die Ausrichtung der Versteckserien

Jede Versteckserie bildete im allgemeinen eine Reihe, die grob in eine Richtung wies (Abb. 5). Die Versteckserie a in Abb. 5 enthält eine Richtungsumkehr. Fasst man die mit Kompass gemessenen Hauptrichtungen von zehn Versteckserien zusammen, d. h. die Richtungen, die sich ergeben, wenn man das erste Versteck mit dem letzten verbindet, so verteilen sich die Hauptrichtungen unsystematisch auf die Himmelsrichtungen, mit einer nicht signifikanten Bevorzugung von Süd ( $n = 10$ ,



**Abb. 5.** Maßstäbliche Darstellung der räumlichen Lage ausgewählter Versteckserien. Die Serien sind genordet (N). Ihre Anordnung in der Abbildung ist so gewählt, dass sie einander nicht überschneiden, bildet aber nicht ihre wirkliche Lage zueinander ab.

**Fig. 5.** Spatial positions of single caches within selected cache series. Arrows indicate the sequence in which the caches were filled. The positions and distances between the series don't reflect their real positions in the study area.



**Abb. 6.** Abweichungen der Folgewinkel innerhalb einer Versteckserie vom vorher eingeschlagenen Winkel. Daten für alle Versteckserien gepoolt

**Fig. 6.** Angular differences of directions to subsequent caches within the series. Data pooled for all series

n. s.). Eine rechnerische Mittelrichtung liegt bei  $174,4^\circ \pm 85,6$ . Dies entspricht der Hauptflugrichtung der Vögel aus dem Waldbestand in die offene Tundra hinaus.

Abb. 6 fasst die Abweichungen des jeweiligen Folgewinkels vom vorher eingeschlagenen Winkel innerhalb der Versteckserien zusammen. Hiermit lässt sich das Ausmaß der Richtungskonstanz innerhalb der Versteckserie darstellen. Die arithmetischen Mittelwerte dieser Winkelabweichungen betragen nach rechts  $31,4 \pm 19,8^\circ$  ( $n = 16$ ), nach links  $-30,2 \pm 23,6^\circ$  ( $n = 21$ ), insgesamt für die zusammengefassten Absolutwerte  $30,7 \pm 21,7^\circ$  ( $n = 37$ ). Diese Verteilung ist so stark von einer Gleichverteilung auf  $360^\circ$  verschieden, dass eine statistische Behandlung nicht vorgenommen wurde. Die Vögel halten also eine einmal gewählte Generalrichtung ein, wenn sie ein nächstes Versteck wählen. Bei diesen Berechnungen wurden die Ausreißer durch Richtungsumkehr ( $n = 3$ ) nicht berücksichtigt.

Zeitaufwand für das Zapfensuchen und -bearbeiten

Das Aufsuchen eines Zapfens dauerte im Schnitt  $11,3 \pm 6,8$  s ( $n = 69$ ). Der notierte Maximalwert betrug 75 s. Dieser Extremwert liegt weit außerhalb der Verteilung und wurde als



Ausreißer bei den Berechnungen vernachlässigt. Der nächstniedrigere Wert liegt bei 38 s. Der notierte Minimalwert betrug 3 s. Das Bearbeiten eines Zapfens dauerte durchschnittlich  $35,6 \pm 11,7$  s ( $n = 74$ ). Der ermittelte Maximalwert betrug 68, der Minimalwert 17 s. Abb. 7 zeigt den mittleren Zeitaufwand für die aufeinander folgenden Zapfen einer Serie, deren Inhalt für das Füllen des Kehlsacks verwendet wird. Sowohl für das Holen wie für das Samenentnehmen aus den Zapfen scheint sich die benötigte Zeit in einer Serie kaum zu ändern. Eine lineare Korrelationsrechnung zwischen Zeitbedarf und Ordnungszahl des Zapfens ergab einen Korrelationskoeffizienten von  $+0,23$  ( $n = 69$ ) für das Suchen und einen Wert von  $-0,24$  ( $n = 74$ ) für das Samenentnehmen. Beide Werte sind nur schwach signifikant ( $p = 0,05$ ). Möglicherweise ergeben sich diese Tendenzen nur aus den abweichenden Werten für die ersten Zapfen (Abb. 7). Für die Zeit, die in Summe für das Suchen und Bearbeiten eines Zapfens aufgewendet wird, ergibt sich keine signifikante Änderung zwischen dem ersten und den folgenden bearbeiteten Zapfen ( $r = 0,087$ , n. s.). Die Zeitsumme für die beiden Arbeitsgänge ist anscheinend konstant.

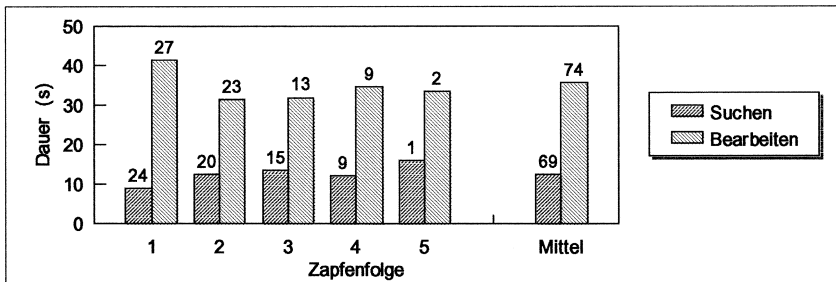
Zeitaufwand für das Suchen von Versteckplätzen und das Verstecken der Samen

Für das suchende Herumhüpfen bis zur Entscheidung für ein Versteck und das Vorbereiten

des Verstecks wurden pro Versteckserie in der Summe durchschnittlich  $47,3 \pm 25,7$  s ( $n = 27$ ) verbraucht. Die verbrauchte Zeit für die reine Verstecktätigkeit belief sich auf  $76,1 \pm 30,0$  s ( $n = 27$ ). Selbstverständlich hängen beide Summen stark davon ab, wie viele Verstecke pro Versteckserie angelegt werden. Zwischen der Anzahl der Verstecke und der für das Verstecken aufgewendeten Zeit pro Serie ergab sich ein Korrelationskoeffizient von immerhin  $0,73$  ( $n = 27$ ,  $p < 0,001$ ), die Korrelation der Versteckanzahl mit der Suchzeit war gering ( $r = 0,46$ ,  $p = 0,01$ ). Die Such- und Versteckzeiten pro Versteckserie korrelierten schwach miteinander ( $r = 0,37$ ,  $p = 0,05$ ). Für das Anlegen einer gesamten Versteckserie brauchten die Vögel durchschnittlich  $123,4 \pm 43,5$  s ( $n = 27$ , Minimum 35 s, Maximum 179 s).

Die Such- und Vorbereitungszeit für das einzelne Versteck belief sich auf durchschnittlich  $8,7 \pm 8,0$  s ( $n = 146$ ; Minimum 1 s, Maximum 58 s), für das Füllen eines einzelnen Verstecks benötigten die Vögel im Schnitt  $14,1 \pm 8,3$  s ( $n = 146$ ; Minimum 4 s, Maximum 209 s). Die einzelnen Versteckzeiten waren von den vorhergehenden Suchzeiten unabhängig ( $r = 0,12$ ,  $n = 136$ , n. s.).

Nur einmal haben wir eine Versteckserie mit 16 Verstecken registriert. Die Suchzeiten waren hier ungewöhnlich kurz (Mittel 5,3 s), die Versteckzeiten ebenfalls (Mittel 8,4). Insgesamt ergaben sich für das Suchen hier 84 s, für



**Abb. 7.** Zeitaufwand für das Suchen und das nachfolgende Bearbeiten der Zapfen, d. h. das Ernten der Samen aus den Zapfen, für eine Kehlsackfüllung.

**Fig. 7.** Time spent for searching cones (Suchen) and harvesting seeds from the cones (Bearbeiten) from the first to the fifth cone of a series; and averages (Mittel) for all cones.

das Verstecken 134 s, zusammengerechnet 218 s. Ähnliche Tendenzen liegen für eine Serie aus 11 Verstecken vor.

Die pro Versteck aufgewandte Zeit korrelierte mit der Zahl der im Versteck gefundenen Samen ( $r = 0,54$ ,  $n = 46$ ,  $p < 0,001$ ). Höher war die Korrelation der Anzahl der Beugebewegungen mit den im Versteck vorgefundenen Samen ( $r = 0,83$ ,  $n = 46$ ,  $p < 0,001$ ). Bei sehr genauer Beobachtung und unter der Annahme, dass bei jeder Beugebewegung ein Same versteckt wird, müsste die Korrelation noch höher sein. Fehler kommen in der Datenaufnahme dann zustande, wenn suchendes Bohren mit dem Schnabel und auch das abschließende Zudecken des Verstecks mit den Ablegebewegungen der Samen verwechselt werden. Ganz auszuschließen ist nicht, dass – zumal wenn die Kehltasche noch sehr voll ist – mehr als ein Samen auf einmal herausgebracht wird. Wenn Tannenhäher mit vollem Kehlsack Wasser zu trinken versuchen, gelangen ihnen auch manchmal „versehentlich“ Samen in den Schnabel. Ansonsten werden die abgelegten Samen nicht befeuchtet. In frisch angelegten Verstecken fanden wir die Samen gewärmt und trocken vor.

## Diskussion

### Erntestrategie

Dass die Häher die Zapfen nicht am Baum bearbeiten, hängt wohl primär mit der geringen Stabilität der zapfentragenden Zweige der Zwergzirbelkiefer zusammen, die sich stark verbiegen, wenn ein Häher darauf landet. Jüngere Zweige lassen sich „buchstäblich um den Finger wickeln“ (Wilmanns et al. 1985). Das Ernten der Zapfen ging daher auch immer mit vielem Balanzieren und Flattern der Häher vor sich. Zusätzlich lösen sich die reifen Zapfen an einer präformierten Bruchstelle am Stiel recht leicht ab, so dass sie beim kraftvollen Bearbeiten durch den Häher nicht selten herunterfallen würden. Auch herunterfallende Samen wären für den Vogel verloren.

Kleine Vögel wie Hakengimpel bearbeiten demgegenüber die Zapfen *in situ* und lassen nur die völlig von Samen und Schuppen entblößten Zapfenachsen am Baum stehen (Bergmann 1997). Ihnen wäre allerdings das Transportgewicht der Zapfen wohl auch zu groß. Tannenhäher können Zapfen bis zu einer Masse von 86 g, also zur Hälfte der Eigenmasse, noch eine kurze Strecke fliegend transportieren (Löhl 1970). Buntspechte dürften die Zapfen von *Pinus pumila* ebenfalls zur Schmiede bringen.

Der Feinddruck dürfte nicht dagegen sprechen, dass die Häher die Zapfen am Baum öffnen. Im Gegenteil, die Vögel waren eher bei ihrer Zapfenbearbeitung am Boden äußerst vorsichtig, viel mehr, als wenn sie im Baum auf einem Ast arbeiteten. Auch die amerikanischen Kiefernähher *Nucifraga columbiana* öffnen Zapfen von *Pinus albicaulis* am Boden (eig. Beob.). Löhl (1970) beobachtete, dass sein in der Voliere gehaltener Tannenhäher sich die Arvensamen im Zapfen vorwiegend durch Zirkeln zugänglich machte. Unsere Vögel rissen die Schuppen der leichter gebauten *pumila*-Zapfen ab und pickten dann die freiliegenden Samen auf.

### Transportprobleme

Die Zapfen werden normalerweise nur über kurze Strecken transportiert, während der Vogel mit gefülltem Kehlsack kilometerweit fliegen kann. Dabei ist ferner zu bedenken, dass der Zapfen, in der Schnabelspitze gehalten, den Vogel stärker kopflastig macht als der gefüllte Kehlsack. Kommt hinzu, dass der Vogel durch Zurückziehen des Kopfes seinen Schwerpunkt bei gefülltem Kropf nach hinten verlagert, was er beim Fliegen mit dem Zapfen nicht zu tun scheint.

Die Menge der im gefüllten Kehlsack transportierten Samen haben wir auf zweierlei Weise ermittelt. Einerseits stellten wir fest, dass die Häher im Durchschnitt knapp drei Zapfen je Kehlsackfüllung bearbeiteten. Da wir die Anzahl der im Mittel aus jedem Zapfen entnommenen Samen kennen, errechnet sich so

eine transportierte Menge von durchschnittlich 80 Samen. Andererseits haben wir die Verstecke einer Anzahl vollständiger Versteckserien ausgegraben. Hierbei ließ sich eine mittlere vergrabene Menge von etwa 83 Samen errechnen. Wir halten die Übereinstimmung der beiden Werte für erstaunlich groß und den rechnerischen Unterschied für nicht erklärungsbedürftig. Entsprechend der größeren Masse der Samen bei der alpinen Zirbelkiefer ist die Zahl der im Kehlsack transportierten Stücke geringer. Sie betrug 30–70, gelegentlich bis 90, nur ausnahmsweise 134 (Büchi in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Die Anzahl im Kehlsack transportierter Haselnüsse ist entsprechend noch geringer.

Bei variablen Transportwegen sollten die Vögel entsprechend dem „marginal value theorem“ die transportierte Masse an Samen der Transportstrecke anpassen: Bis zu einer bestimmten Grenze sollte die transportierte Ladung mit der Transportstrecke steigen. Solche Annahmen sind von Tinbergen (1981) sowie Kacelnik (1984) für Nahrung suchende Stare (*Sturnus vulgaris*) bestätigt worden (Übersicht bei Krebs & Davies 1991). Die vorliegenden Daten für den Tannenhäher eignen sich nicht für derartige Auswertungen.

#### Hochrechnungen:

##### Zeitbedarf, versteckter Samenvorrat

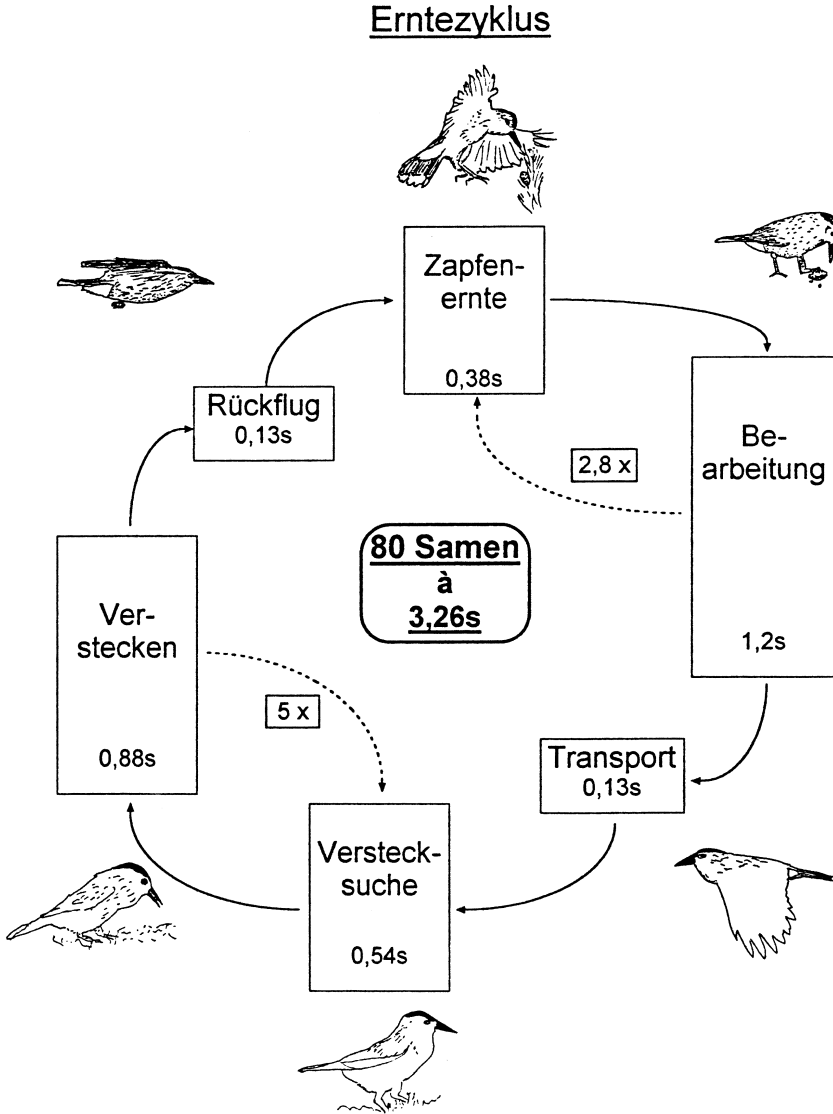
Der aus allen oben angegebenen Daten errechnete Zeitbedarf für das Ernten und Verstecken eines einzelnen Samens von *Pinus pumila* beläuft sich unter den gegebenen Bedingungen auf 3,26 s (Abb. 8). Hierin ist eine grob geschätzte Transportzeit zwischen Zapfenschmiede und Versteckplatz von 10 s sowie eine ebenso lange Rückflugzeit zwischen Versteckplatz und der nächstfolgenden Zapfenbearbeitung berücksichtigt. Es sei daran erinnert, dass allen Rechnungen Mittelwerte oder Mediane zugrunde liegen.

#### Wie viele Samen kann ein Tannenhäher in der Erntesaison sammeln?

Wenn der Vogel täglich eine morgendliche und eine nachmittägliche Arbeitsphase von vorsichtig geschätzt insgesamt fünf Stunden einhält, kann er pro Tag 5500 Samen ernten und verstecken. Die Zapfenernte im Untersuchungsgebiet war innerhalb von 20 Tagen eingebracht. Unter den genannten Bedingungen könnte ein Häher 110.000 Samen versteckt haben. Das würde 3600 geernteten Zapfen, 1400 Versteckserien und 6900 Verstecken entsprechen.

Wir haben Häher gesehen, die tatsächlich pausenlos arbeiteten, d. h. einen Erntezyklus an den anderen reichten. Ein adultes Männchen hat im Innsbrucker Alpenzoo jahreszeitlich wechselnd bis zu 428 Verstecke pro Stunde angelegt (Oberauer in Thaler 1992). Wir wissen aber nicht genau, wie viele Stunden ein Häher am Tag wirklich arbeitet. Wir haben aus unserem Untersuchungsgebiet nur eine grobe Erfassung der Aktivitätsverteilung der Population aus dem Jahr 1998 zur Verfügung (Abb. 1b). Eine wohl wärmebedingte nachmittägliche Pause wird eingehalten.

Nach den Berechnungen von Mattes (1978) sammelt jeder Tannenhäher in den Alpen 30.000 bis 100.000 Arvensamen pro Saison. Davon wird ein größerer Teil später wiederaufgefunden und genutzt, selbst wenn die Verstecke unter dem Schnee liegen (Übersicht bei Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Die Samen der alpinen Zirbelkiefer haben ein Tausendkorngewicht von 250 g, d. h. sie wiegen 0,25 g pro Stück (Mattes 1978). Das ist 44 % mehr als das von uns für die Zwergzirbelkiefer ermittelte Frischgewicht von 0,14 g. Im Vergleich wiegen die Samen von *Pinus sibirica* 0,3 g (Reijmers 1959), die der Amerikanischen Arve *Pinus edulis* 0,2 g (Wall & Balda 1977). Die Dünnschnäbligen Tannenhäher sollten, um die gleiche Nährstoffmasse im Winter zur Verfügung zu haben, 44 % mehr Samen verstecken als die Dickschnäbligen Tannenhäher in den Alpen.



**Abb. 8.** Anordnung und durchschnittliche Dauer der Komponenten des Zapfen-Erntezyklus von Dünnschnäbligen Tannenhähern im Fernen Osten Russlands. Die Höhe der Kästen gibt näherungsweise den jeweiligen mittleren (medianen) Zeitverbrauch der einzelnen Verhaltensabläufe an.

**Fig. 8.** Cycle of harvesting and caching of brush pine seeds by Thin-billed Nutcrackers in the Russian Far East. Heights of the boxes approximate mean durations of the respective behaviour. Exact durations (medians) per seed are given within the boxes. The cycle consists of the following elements: Plucking cones and taking them down to the ground (Zapfenernte); opening cones and harvesting seeds and storing them in the sublingual pouch (Bearbeitung); flying to cache areas (Transport); searching for suitable places for caching (Verstecksuche); caching (Verstecken); flying back to the shrub pine stands (Rückflug). A mean of 2,8 cones is harvested for one pouch filling. Series consist of five caches (median). During each harvesting cycle an approximate mean of 80 seeds is harvested and cached which takes 3,26 seconds per seed in average.

Crocq (1977) hat den täglichen Nahrungsbedarf eines Tannenhähers im alpinen Winter auf mindestens 114 Samen der Arve geschätzt, was einer Masse von 22,7 g entspricht. Mattes (1978) ermittelte einen ähnlichen täglichen Verbrauch von 130 Arvensamen. Setzt man den Nahrungsbedarf beim Dünnschnäbligen Tannenhäher gleich an und stellt die um 44 % geringere Masse der Samen von *Pinus pumila* in Rechnung, so kommt man zu einem kalkulierten täglichen Verbrauch von mehr als 200 Samen. Selbst wenn man einen Verlust von 40 % nicht gefundener Verstecke in Rechnung stellt, würde unter dieser Bedingung ein Ausgangsvorrat von 110 000 Samen für einen Einzelvogel 330 Tage, d. h. fast ein Jahr lang reichen. Allerdings ist zu bedenken, dass der versteckte Samenvorrat im nächstfolgenden Frühjahr wenigstens in den Alpen auch noch zur Jungenaufzucht genutzt wird. Die Jungvögel sind nach Mattes (1978) noch bis zum Alter von 11–12 Wochen von den Alten abhängig. Nur aus dieser hohen notwendigen Investition ist zu verstehen, dass im Engadin in einem Fall der Inhalt von fast 80 % der Verstecke einer Probefläche nach einem Jahr verminderter Fruktifikation der Zirbelkiefer durch die Häher wirklich gefunden und verbraucht worden ist.

### Ökologie der Versteckplätze

Während in den Alpen die Häher einen Teil der Samen auch in Flechtenpolstern der Baumkronen ablegen, haben wir keinen Hinweis darauf, dass die Tannenhäher in unserem fernöstlichen Untersuchungsgebiet Kiefersamen auf Bäumen versteckt hätten. Die für die Versteckplätze in der Küstentundra ausgewählten Flächen waren relativ offen gelegen, so dass sie im Winter bei den im Untersuchungsgebiet herrschenden kräftigen Winden freigeblasen werden oder nur mit dünner Schneeschicht bedeckt sein dürften. Um die Schneefreiheit der Versteckplätze zu garantieren, müssen die Vögel Mindestdistanzen zu den Beständen der Zwergzirbelkiefern einhalten, die ihre Stämme im Herbst flachlegen und einschneien lassen

(A. V. Andreev, mündl.). Gleichzeitig tragen die Vögel damit zur Ausbreitung der Kiefern bei. Der allmählich durch anwachsende Kiefern verbrauchte Freiraum wird voraussichtlich durch Brand und andere Kalamitäten in gewissen Zeitabständen wieder frei.

Die Anzahl der pro Versteck eingebrachten Kiefersamen betrug nach den Ergebnissen von Mattes (1978) im Engadin durchschnittlich nur 3–4, maximal 24. Die ostsibirischen Tannenhäher belegten ihre Verstecke mit größeren Samenmassen, selbst wenn man einrechnet, dass die Samen von *Pinus pumila* kleiner sind als die von *P. cembra*. Die Menge der Samen pro Versteck dürfte auch durch den Konkurrenzdruck mitbestimmt sein. Je mehr Samenmasse ein Versteck enthält, desto wertvoller ist es für den Häher, aber desto attraktiver ist es auch für andere Interessenten.

Bekanntlich werden nicht alle Verstecke im Winter oder im folgenden Frühjahr geleert. Ein größerer Anteil (mindestens etwa 20 %, Mattes in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) werden von den Hähern „vergessen“ und auch von anderen möglichen Nutzern nicht gefunden. Hier keimen die abgelegten Samen und bilden neue Kiefernbüsche.

### Strategien des Versteckens

Während die von Mattes (1978) beobachteten alpinen Tannenhäher während des ganzen Tages Arvensamen transportierten und versteckten, wies die Tätigkeit der Vögel in unserem Untersuchungsgebiet an der ochotskischen Meeresküste eine zweigipflige diurnale Verteilung auf. Die Vögel waren mehrere Stunden lang am frühen Nachmittag nicht aktiv. Wir haben dafür die Mittagshitze verantwortlich gemacht. Auch am Nachmittag litten die arbeitenden Vögel unter warmer Sonne und hohen Temperaturen, was am Hecheln und am Fliegen mit hängenden Beinen erkennbar war.

Die Auswahl der Plätze für die Verstecke scheint nach vergleichend-experimentellen Untersuchungen an drei amerikanischen Häherarten in gewissem Umfang artspezifisch zu sein. Mehr als die Vergleichsarten neigten

Buschhähler (*Aphelocoma coerulescens*) dazu, ihre Versteckplätze nahe beieinander zu wählen (Balda & Kamil 1989). Die unterschiedlichen Techniken wie z. B. das Anlegen der Verstecke in Linienform beim Dünnschnäbligen Tannenhähler dürften Anpassungswert haben. Ihre Auswirkungen dürften auf der ebenen, wenig gegliederten Fläche der Küstentundra besser zu untersuchen sein als in den Alpen, wo die Unübersichtlichkeit und Strukturierung des Geländes die Versteckstrategien schwerer erkennen lässt. Außerdem dürfte die Wahl der Versteckplätze und der Einzelverstecke dort stärker durch die Geländestruktur bestimmt sein (H. Mattes, mündl.)

Die Hähler müssen generell ebenso darauf bedacht sein, die Verstecke je nach Konkurrenzspektrum so anzulegen, dass ein einmal gefundenes Versteck nicht das Finden der benachbarten nach sich zieht. Der Hähler ist also im Konflikt. Je leichter er es sich selber mit dem Anlegen und Merken der Versteckplätze macht, desto eher riskiert er Verluste.

#### Wiederfund durch Zufall?

Unsere Hauptbeobachtungen fanden auf einer ringsum von Gebüsch umgebenen ovalen Fläche gut drainierter Trockener Küstentundra mit einer Längsausdehnung von 110 und einer Querausdehnung von 90 m statt. Hier haben zeitweise mehrere Hähler gleichzeitig Versteckserien angelegt. Bei verschiedenen Gelegenheiten, wenn wir nach einem nicht gleich gefundenen Versteck suchten, haben wir Flächen von etwa einem halben Quadratmeter von Vegetation freigeräumt. Trotzdem fanden wir nur höchst selten auf einer solchen Fläche ein unerwartetes Versteck. Würde ein Hähler eine Fläche systematisch und energie- und zeitaufwendig absuchen, um ihm unbekannte Verstecke anderer Hähler zu finden, wäre sein Aufwand unter den gegebenen Bedingungen wahrscheinlich viel zu hoch, um ihm hinreichend Nahrung zu verschaffen, besonders bei Schneelage im Winter. Zu ähnlichen Überlegungen kam Mattes (1978), obwohl auf seiner Untersuchungsfläche die Dichte der Verstecke

viel höher war und er bei zufälligen Stichproben schon in 1,5 % der Fälle erfolgreich war.

Vielleicht stellt die linienhafte aber doch keineswegs gleichmäßige Anordnung der Verstecke in einer Versteckserie für die Hähler einen optimalen Kompromiss aus Wiederfindbarkeit für ihn selbst und Unvorhersehbarkeit für andere dar. Dennoch hat Mattes (in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) gelegentlich Stellen gefunden, wo der Boden auf mehrere Quadratmeter Fläche von Hähern durchwühlt war. Diese Stellen befanden sich an vorher von mehreren Individuen aufgesuchten Versteckplätzen. Ob hier gemeinsame Vorräte im Sinne altruistischen oder mutualistischen Verhaltens angelegt worden sind, ist offen. Anscheinend gibt es keine Hinweise darauf, dass sich Jungvögel im ersten Herbst und Winter anders verhalten als Altvögel.

#### Ernte im Akkord?

Wegen des zeitlich und räumlich begrenzten Samenvorrats herrscht sowohl innerartlich als auch potentiell zwischenartlich Konkurrenz zwischen den Nutzern der Kiefern Samen. Jeder Tannenhähler steht in den drei Erntewochen unter Leistungsdruck, um den notwendigen Nahrungsvorrat für den Winter und das nachfolgende Frühjahr für sich und seinen Nachwuchs zu sichern. Hieraus wird auch verständlich, warum die Vögel in der kurzen Zeit nach der Samenreife so intensiv „arbeiten“, d. h. während einer Reihe von Tagesstunden ohne Pause und ohne Nahrungsaufnahme einen Erntezyklus an den anderen reihen. Was sie während der übrigen Zeit des Tages tun, ließe sich am besten an sendermarkierten Vögeln beobachten. Während im Sommer 1997 kaum artfremde Konkurrenten auftraten, beteiligten sich im folgenden Sommer Streifenhörnchen (*Tamias sibiricus*) bei angewachsener Population erheblich an der Zapfenernte.

Nicht ersichtlich ist uns bislang, warum das Untersuchungsgebiet bei unserer Ankunft Anfang Juni anscheinend weitgehend frei von Tannenhähern war. Die Narben an den Zweigen von *Pinus pumila* und die Reste der geern-

teten Zapfen ließen erkennen, dass es auch in den Vorjahren keinen Ernteausfall gegeben hatte. Erst Ende Juli/Anfang August war das Gebiet offenbar durch die einwandernden Tannenhäher besiedelt worden. Wir vermuten, dass die Vögel nach erfolgreicher Brut das Gebiet verlassen haben, um erst rechtzeitig zur Zapfenernte wieder zurückzukehren. A. V. Andreev (mündl.) meint, es könnte sich bei den zugeflogenen Individuen hauptsächlich um Jungvögel aus anderen Brutregionen handeln.

### Dank

Unseren Freunden Prof. Dr. A. V. Andreev und Dr. A. V. Kondratjev, Magadan und Sankt Petersburg, sowie ihren Mitarbeitern sind wir für viele Hinweise und für die Vorbereitung und Organisation des Forschungslagers dankbar. W. Forstmeier hat uns Versteckfunde und Beobachtungen mitgeteilt. G. Grothe stellte uns eine Abbildungsunterlage zur Verfügung. Prof. Dr. H. Mattes, Münster, hat freundlicherweise das Manuskript kritisch durchgesehen.

### Literatur

- Balda, R. P. & Kamil, A. C. (1989): A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Anim. Behav.* 38: 486–495.
- Bergmann, H.-H. (1997): Der Hakengimpel. *Der Falke* 44: 334–337.
- Bergmann, H.-H. (1998): Ein Vogel, der für schlechte Zeiten vorsorgt: Die Zapfenernte des Dünnschnäbligen Tannenhähers. *Der Falke* 45: 86–90.
- Bergmann, H.-H., & Dalhoff, S. (1997): Ochotskische Küstentundra. Schriftenreihe des Bot. Gartens Osnabrück 1996: 25–28.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. (Hrsg., 1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13/III, Wiesbaden.
- Kacelnik, A. (1984): Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I Patch residence time. *J. Anim. Ecol.* 53: 283–299.
- Kamil, A. C. & Jones, J. E. (1997): The seed-storing corvid Clark's nutcracker learns geometric relationships among landmarks. *Nature* 390: 276–279.
- Kratochwil, A. & Schwabe, A. (1993): Wuchsformen der Arve (*Pinus cembra* L.) in Abhängigkeit von der ornithochoren Ausbreitung – im Vergleich mit Weidbuchen (*Fagus sylvatica* L.). *Diss. Bot. (Festschr. Zoller)* 196: 107–134.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1991): Behavioural ecology – an evolutionary approach. London.
- Lanner, R. M. (1996): Made for each other: a symbiosis of birds and pines. Oxford.
- Löhrl, H. (1970): Der Tannenhäher beim Sammeln und Knacken von Nüßchen der Zirbelkiefer. *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 185–196.
- Mattes, H. (1978): Der Tannenhäher im Engadin. Studien zu seiner Ökologie und Funktion im Arvenwald. *Münstersche Geogr. Arb.* 2., Paderborn.
- Rauh, W. & Senghas, K. (Hrsg., 1976): Schmeil-Fitschen, Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. 86. Aufl., Heidelberg.
- Reijmers, N. F. (1959): The nutcracker (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm). *Trudy Biol. Inst. (Zool.) Akad. Nauk SSSR, Sib. Otd.* 5: 121–166.
- Swanberg, P. O. (1951): Food storage, territory and song in the Thick-billed Nutcracker. *Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950*: 545–554.
- Thaler, E. (1992): Der Alpine Tannenhäher *Nucifraga c. caryocatactes* im Alpenzoo Innsbruck – über seine Biologie, Pflege und Zucht. *Gef. Welt* 116: 406–410.
- Tinbergen, J. (1981): Foraging decisions in starlings. *Ardea* 69: 1–67.
- Wall, S. B. vander & Balda, R. P. (1977): Coadaptation of the Clark's Nutcracker and the Pinjon Pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.* 47: 89–111.
- Wilmanns, O., Bogenrieder, A. & Nakamura, Y. (1985): Vergleichende Studien des *Pinus*-Krummholzes in den Japanischen und europäischen Alpen. *Tuexenia* 5: 335–358.

Angenommen: 5. Oktober 2000