

FISHERIES AND MARINE SERVICE

Translation Series No. 4313

Animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds:
Food preferences, annual periodicity in food selection,
and physiological and ecological significance

by P. Berthold

Original title: Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer
Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl,
physiologische und ökologische Bedeutung

From: J. Ornithol. 117: 145-209, 1976

Translated by the Translation Bureau (VNN)
Multilingual Services Division
Department of the Secretary of State of Canada

Department of Fisheries and the Environment
Fisheries and Marine Service
Biological Station
St. John's, Nfld.

1978

100 pages typescript

DEPARTMENT OF THE SECRETARY OF STATE
TRANSLATION BUREAU

MULTILINGUAL SERVICES
DIVISION



SECRÉTARIAT D'ÉTAT
BUREAU DES TRADUCTIONS

DIVISION DES SERVICES
MULTILINGUES

F&M 4313

TRANSLATED FROM - TRADUCTION DE
German

INTO - EN
English

AUTHOR - AUTEUR

Peter Berthold

TITLE IN ENGLISH - TITRE ANGLAIS

Animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds: Food preferences, annual periodicity in food selection, and physiological and ecological significance

TITLE IN FOREIGN LANGUAGE (TRANSLITERATE FOREIGN CHARACTERS)
TITRE EN LANGUE ÉTRANGÈRE (TRANSCRIRE EN CARACTÈRES ROMAINS)

Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und oekologische Bedeutung

REFERENCE IN FOREIGN LANGUAGE (NAME OF BOOK OR PUBLICATION) IN FULL, TRANSLITERATE FOREIGN CHARACTERS.
RÉFÉRENCE EN LANGUE ÉTRANGÈRE (NOM DU LIVRE OU PUBLICATION), AU COMPLET, TRANSCRIRE EN CARACTÈRES ROMAINS.

Journal fuer Ornithologie

REFERENCE IN ENGLISH - RÉFÉRENCE EN ANGLAIS

("Journal of ornithology")

PUBLISHER - ÉDITEUR	DATE OF PUBLICATION DATE DE PUBLICATION			PAGE NUMBERS IN ORIGINAL NUMÉROS DES PAGES DANS L'ORIGINAL
	YEAR ANNÉE	VOLUME	ISSUE NO. NUMÉRO	
not shown				145 - 209
PLACE OF PUBLICATION LIEU DE PUBLICATION				NUMBER OF TYPED PAGES NOMBRE DE PAGES DACTYLOGRAPHIÉES
not shown	1976	117	2	100

REQUESTING DEPARTMENT
MINISTÈRE-CLIENT

Environment Canada

TRANSLATION BUREAU NO. 1486824
NOTRE DOSSIER N°

BRANCH OR DIVISION
DIRECTION OU DIVISION

Fisheries, Nfld. Biological Station,
St. John's, Nfld.

TRANSLATOR (INITIALS)
TRADUCTEUR (INITIALES)

V.N.N.

PERSON REQUESTING
DEMANDÉ PAR

J.W. Kiceniuk

YOUR NUMBER
VOTRE DOSSIER N°

JUL 10 1978

DATE OF REQUEST
DATE DE LA DEMANDE

26 April 1978

UNEDITED TRANSLATION
For information only
TRADUCTION NON REVUE
Information seulement



MULTILINGUAL SERVICES
DIVISION

DIVISION DES SERVICES
MULTILINGUES

Client's No. — N° du client	Department — Ministère Environment Canada	Division/Branch — Division/Direction Fisheries Nfld. Biological Station	City — Ville St. John's, Nfld.
Bureau No. — N° du bureau 1486824	Language — Langue German	Translator (Initials) — Traducteur (initiales) V.N.N.	JUL 10 1978

"Animalische und vegetabilische Ernaehrung omnivorer Singvogelarten:
Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische
und oekologische Bedeutung,"

Journal fuer Ornithologie (J. Orn.) 117(2), 146 - 209, 1976

Animal and vegetable nutrition in omnivorous birds:
Food preferences, annual periodicity in food selection,
and physiological and ecological significance¹

by

Peter Berthold

From the Max-Planck-Institut fuer Verhaltensphysiologie,
Vogelwarte Radolfzell
[Max Planck Institute for Behavioral Physiology,
Radolfzell Ornithological Station],
Radolfzell, Federal Republic of Germany

¹This work has been supported by the *Deutsche Forschungsgemeinschaft*
[German Research Association], within the framework of the special program
Biologie der Zeitmessung [Biology of Timing].

UNEDITED TRANSLATION
For information only
TRADUCTION NON REVISEE
Information seulement

Summary

The following questions regarding animal and vegetable nutrition in omnivorous birds have been investigated in the present paper: (1) Are there seasonal preferences in animal and vegetable foodstuffs, independent of the food supply, i.e. preferences controlled by endogenous factors? (2) If so, are these preferences related to special seasonal changes in bird physiology, and, especially, to hyperphagia or fat deposition? (3) Are there differences in the preferences between typical migrants and less typical migrants as well as non-migrating birds? (4) Which food components are preferred? (5) What is the physiological and ecological significance of these preferences? (6) What happens when only animal or only vegetable food is available?

The experiments in question were carried out between 1971 and 1975 using a total of 233 hand-raised and trapped experimental birds: 87 typical migrants (*Sylvia borin*, the Garden Warbler), 98 less typical migrants (*Sylvia atricapilla*, the Blackcap), 38 partial migrants (30 *Erithacus rubecula*, the Robin, and 8 *Turdus merula*, the Blackbird), and 10 non-migrating birds (*Passer montanus*, the Tree Sparrow) (Section 2.1.).

The types of food used were: *Tenebrio* larvae, and pupae, noctuids, and a commercial insect food as animal foodstuffs, and a series of different fruits and seeds as vegetable foodstuffs (Section 2.2.). Some of these foods were used fresh, and some after deep freezing. The individual components of the different diets were weighed for the experiments or/and counted (Section 2.3.). The caloric value of the different foodstuffs and their ingredients were determined and compiled from literature (Section 3.4.), and their suitabilities for the experimental work were tested (Section 4.4.).

The questions raised were investigated in longterm experiments with handraised birds, and in shortterm experiments with trapped birds. These experiments were carried out under natural conditions as well as under conditions of constant light.

Results

Demonstration of annual periodicities in food preference (Section 3.1.) - Under constant conditions and with uniform food supply, garden warblers and blackcaps showed regular, spontaneous changes in the amounts of animal

and vegetable foodstuffs ingested; this is the first time that changes of that nature have been demonstrated. These changes probably are based on endogenous periodicity. It must remain open whether a circannual periodicity is responsible for them.

Preferences for animal and vegetable foods (Sections 3.1. and 3.2.) - Garden warblers robins and blackbirds did not prefer vegetable food to animal food in any experiment or during any season. Blackcaps regularly favored vegetables during a period, which coincided with parts of juvenile moult, with migratory restlessness of the first autumn migration, and, partly, with the winter moult. The significance of this preference is not certain. In the species investigated in the greatest detail, the garden warbler, the relatively highest intake of vegetables coincided with the winter moult. Tree sparrows regularly preferred seeds to *Tenebrio* larvae, and showed few and no patterned changes in the amounts of animal and vegetable foodstuffs ingested during the course of the seasons. Hyperphagia during fat deposition—and also during the migratory periods—was always based on intensified intake of animal food, whereas the intake of vegetable food regularly decreased during these periods. Freshly trapped specimens of the garden warbler, the blackcap and the robin immediately developed preferences for unfamiliar animal foods (depending on the experiment, *Tenebrio* larvae, ant pupae, or commercial insect food), and even unpopular animal food (noctuids) was, to a certain extent, preferred to well known fruits.

Preference of different vegetable foods (Section 3.2.2.) - Garden warblers preferred the berries of *Frangula alnus* and *Rubus idaeus*. Blackcaps favored more berries of *Sambucus racemosa*, even when the birds had been hand-raised on fruits of *Rubus idaeus*. Robins did not prefer any special fruit, not even the fruits of *Evonymus europaeus* [the Spindle Tree], which fruits are called *Rotkehlchenbrot* in German (the bread of the robin)..

Exclusive feeding of animal food (Section 3.3.1.) - When fed exclusively with animal foodstuffs (and vitamins), garden warblers showed no changes in behavior or in the course of the annual processes in a nine-month experiment.

Exclusive feeding of vegetable food (Section 3.3.2.) - Feeding berries and pulpy fruits to garden warblers, blackcaps, robins, and blackbirds resulted in a continuous and pronounced decline of body weight from day one

of the experiment on. Body weight reached abnormally low values quickly, so that the birds became ill and died, if no additional animal food was supplied. The rapidity of body-weight decline was not altered when different fruits were supplied. Exclusive feeding of fruits was characterized initially by low intake and relatively rapid weight loss, and subsequently by increased intake and slower weight loss. The supply of drinking water (tested in blackcaps) did not affect the amount of fruits ingested.

Results regarding the physiological and ecological significance of animal and vegetable nutrition (Sections 3.3.3. and 3.3.4.) - Subsequent feeding of animal foodstuffs resulted in increases of the body weights reduced by exclusive feeding of fruits. The weight loss observed in the case of exclusive feeding of fruits was probably caused by lack of protein. In garden warblers and robins fed *ad libitum* on fruits, a supplement of only 3 g *Tenebrio* larvae was sufficient for maintenance of body weight. In blackbirds, about 2 to 3 g was required (i.e., about 16, 19, and 3 to 4 per cent, respectively, of body weights). The migratory species investigated, in general, preferred animal foodstuffs during the periods of migration, when their intake of vegetable foodstuffs was decreased. That was true in typical migrants as well as in less typical migrants. These findings (and the observation that the omnivorous songbirds investigated were not able to maintain body weight [cf. Section 5.5. above] much less to deposit fat when fed exclusively on berries and other pulpy fruits) refute the hypothesis that songbirds shift to feeding on fruits during the migratory periods in order to commence or accelerate fat deposition. It is concluded (1) that the omnivorous songbirds investigated, known to feed on berries and other pulpy fruits, require animal foodstuffs as essential for life, and (2) that vegetable foodstuffs are secondary or supplementary foods for economic reasons: This supplementary food is necessary when animal food is scarce, or during periods of high nutritive demands, if animal food in sufficient quantities can be obtained only with excessive efforts. These conclusions are supported convincingly by observations and data from both the natural habitat and the laboratory, which data are dealt with in some detail on pages 181 to 186. If fruits are in ample supply, additional feeding on fruits enables omnivorous songbirds to winter at higher latitudes

and thus, to be at the breeding sites in good time, and to get ready for migration in autumn, and to rear successfully young of late broods even though the supply of animal food is only moderate.

General significance of the results, and specific aspects (Section 4) -
With respect to both the results obtained and the well known primary nature of animal food as foodstuffs for omnivorous songbirds, radical control of insects by means of insecticides should be reconsidered, because these measures can lead to dangerous food shortage for birds. The lack of animal food, especially during the winter, can lead to dietary deficiencies in omnivorous songbirds. Hence, reed should be preserved on principle, because it is a major source of insect food for many omnivorous (and insectivorous) species. At resting sites and winter quarters of omnivorous species, bushes with fruits suitable as supplementary food should be planted to a greater extent; however, suitable plant need first to be determined. Ivy (*Hedera helix*), the berries of which are a valuable supplementary food for omnivorous species, should be protected and planted in certain areas. In Section 4.4., the performance of the experiments described, possible sources of errors, and possibilities of the general applicability of the present results are discussed in detail. In Section 4.6., unanswered questions arising from the results are outlined. Among other questions, it is important to determine whether the agricultural damage caused by omnivorous songbirds in plantations can be reduced by not reducing or, actually, increasing supplies of animal food.

Animal and plant species mentioned in the present paper:

Robin, <i>Erithacus rubecula</i> ;	Elder (Common), <i>Sambucus nigra</i> ;
Tree Sparrow, <i>Passer montanus</i> ; [*]	Red-Berried Elder, <i>Sambucus racemosa</i> .
Blackcap, <i>Sylvia atricapilla</i> ;	
Garden Warbler, <i>Sylvia borin</i> ;	
Blackbird, <i>Turdus merula</i> .	
Common Hawthorn, <i>Crataegus monogyna</i> ;	
Spindle Tree, <i>Evonymus europaeus</i> ;	
Alder Buckthorn, <i>Frangula alnus</i> [= <i>Rhamnus frangula</i> ; <i>Transl.</i>];	
Ivy, <i>Hedera helix</i> ;	
Fly Honeysuckle, <i>Lonicera xylostema</i> ;	
Raspberry, <i>Rubus idaeus</i> ;	

^{*}Better: European tree sparrow, to distinguish it from *Spizella arborea*, the [American] tree sparrow, which is also mentioned in the present paper.

Table of contents

1. Introduction	Page 145
2. Material and Methods	148
3. Results	152
3.1. Longterm investigations of seasonal changes in food preferences	152
3.2. Shortterm investigations of food preferences	164
3.3. Longterm and shortterm investigations of the significance of animal and vegetable nutrition	170
3.4. Caloric contents and constituents of the feeds employed	178
4. Conclusions and Discussion	178
Bibliography	203

Introduction

Birds mainly are omnivorous: Exclusive vegetable (herbivorous, granivorous, frugivorous) nutrition is seen only rarely, and pure animal nutrition is found only to a very limited extent. Furthermore, euryphagia predominates over stenophagia (e.g. Groebbels, 1932; Stresemann, 1934; Creutz, 1968; Kear, 1972; Morton, 1973; Skead, 1974; and Morse, 1975). These preferences would be based on the fact that omnivory and euryphagy—above all under conditions where the food supply varies—entail greater chances for survival (e.g., Kear, 1972). For instance, pure frugivory causes, inter alia, relatively slow nestling development (e.g. Morton, 1973), which, for

many avian species, is disadvantageous with regard to losses of nestlings (e.g. Morse, 1971; 1975; Berthold, 1976a).

Omnivorous birds frequently do not consume animal food and animal food in simultaneous and uniform fashion during the whole year; actually, the composition of their diet is frequently subject to seasonal changes with respect to these two components of the diet: Many songbirds inhabiting the temperate zones exist during the spring and summer (half-year) chiefly or exclusively on animal food—mainly insects—and during the rest of the year chiefly or, perhaps, exclusively on berries, other fruits, seeds, and other vegetable matter. That is true to a high degree in the case of the true insectivores—the Muscicapidae [Old World flycatchers] (e.g. Peters, 1948 - 1970). Seasonal changes in food composition are known also in other families of birds, like the Picidae (the woodpeckers) and the Tetraonidae (the grouse), for instance (for details, cf. Naumann, 1897 - 1905; Schuster, 1930; Groebels, 1932; Stresemann, 1934; Niethammer, 1937; Nordberg, 1942; Koenig, 1951; Lack, 1954; Moehring, 1957a; Berndt and Meise, 1959; Bruns and Haberkorn, 1960; Newton, 1967; Deckert, 1968; Seel, 1969; Tutman, 1969; Kear, 1972; Pearson, 1972; Taitt, 1973; West, 1973; Zettel, 1974; Gruen, 1975; and Zsli-vka and Topola, 1975, for example).

The following causative factors have been given consideration in connection with the seasonal changes in the composition of the food of omnivorous birds: These changes (1) may be due to purely seasonal changes in the food supply; (2) may have nutritional causes, i.e. may be controlled by endogenous factors; or (3) may be due to a combination of these two factors (e.g., Stresemann, 1934; Suomalainen, 1945; Koenig, 1951; Bruns and Haberkorn, 1960; Hintz and Dyer, 1970; Hoppe, 1973; and Gruen, 1975). Hintz and

Dyer (1970) have given the following reasons for these seasonal changes in the case of *Agelaius phoeniceus* [the red-winged blackbird]: The predominant consumption of animal food during the breeding season may be due to (1) greater availability of that type of food during that period; (2) higher protein requirements of this bird during the breeding season; and (3) higher caloric value of that food. The transition to more vegetable food after the breeding season may be due to (1) greater availability and expenditure of less effort in obtaining that type of food during that period; (2) decreased availability of animal food during that period; and (3) preference for certain constituents and taste substances.

In the case of migratory birds, it is, in part, assumed that seasonal changes in food preference are related to the event of migration: the consumption of high-carbohydrate and high-fat fruits and seeds during [and just prior to] the period of migration could favor or facilitate the fat deposition required for migration (e.g. Vallyathan and George, 1964; Dolnik and Blyumental, 1964; Orr, 1970; Berthold, 1971; 1975a; and Snow, 1971). According to certain results obtained by Yarbrough and Johnston (1965) in *Dendroica coronata* [the myrtle warbler], fat deposition does not depend on a change to animal food, but will take place also under conditions of vegetable nutrition.

On the basis of the observations made so far, it is not clear (1) why omnivorous birds exhibit seasonal changes in the fractions of animal and vegetable components consumed; and (2) what physiological and ecological significance should be attributed to these changes.

The following observations speak for the assumption that omnivorous birds develop seasonal preferences for animal food and vegetable food,

respectively, and that these seasonal changes in food selection do not depend on the supply available: According to Schuez (1943), starlings (*Sturnus vulgaris*), which feed on rowan- (or mountain ash-) berries (*Sorbus*) during the late summer, will refuse these berries during the winter even during hard times; according to Naumann (1897 - 1905), blackbirds (*Turdus merula*) do not feed on berries during the spring. During the summer, starlings apparently prefer insect food on meadows to readily accessible cherries (for a review, cf. in Bruns and Haberkorn, 1960). According to Dolnik and Blyumental (1964), chaffinches (*Fringilla coelebs*) still moulting during the onset of fall migration feed on insects, but individual no longer moulting feed already on seeds, and are already depositing fat. According to Deckert (1968), tree sparrows (*Passer montanus*) prefer seeds during moult. According to Pearson (1972), garden warblers (*Sylvia borin*), prior to the spring migration change in Africa from predominantly vegetable food to predominantly animal food; according to Dowsett (personal communication), the opposite is true.

The numerous observations available on preferences within the animal or vegetable food components can, under certain circumstances, be interpreted in favor of the assumption outlined above. For instance, birds may prefer berries of different colors or different degrees of maturation within closely related plant forms or within the same species (e.g. Havlin and Folk, 1965; Creutz, 1968; Radford, 1970; Diesselhorst, 1972); insectivorous birds may prefer insects belonging to certain taxonomic families (for a review, cf. Lack, 1954); granivorous birds may prefer seeds of a certain size, of a certain workability, and with a certain caloric content (e.g. Platz,

1939; Kear, 1962; Newton, 1967; Willson, 1972; Pinowski et al., 1973; West, 1973; Willson and Harmeson, 1973); tetraonid birds may prefer vegetable matter with a particularly high content of certain constituents (e.g. Gurchinoff and Robinson, 1972; Moss et al., 1972; 1974; Pulliainen and Salo, 1973; Watson, 1973); and the sawbills [*Mergus*] may prefer certain species of fish (Sjoeberg, 1975).

Experimental results on seasonal changes in the composition of the diet and on the factors causing these changes in general and especially in birds are available only in very small numbers. According to Katz (1948), at least a few mammals are able to make proper selections of food appropriate under certain conditions. As already mentioned further above, starlings, according to Schuez, refuse to feed on rowanberries offered during the winter. According to Thybusch (1957 - 1958), house sparrows (*Passer domesticus*) are able during the breeding season to manage with seeds, and without soft food (containing animal components); greenfinches (*Carduelis chloris*) manage with soft food only during the winter and spring. In the house sparrow, Boesenberg (1964) observed seasonal variations between the consumption of wheat and of a soft diet. However, since the soft diet, apart from meat, contained also a number of vegetable components (potatoes, dog-biscuits), that particular preference trial permits only limited conclusions regarding the preferences for animal and vegetable diets. The same is true in the case of Roerig's (1903) experiments. According to Spitzer (1972), bearded tits (*Panurus biarmicus*) readily accept semolina until the end of March, but subsequently will refuse that food (no further data are given).

In no case, the experiments mentioned above have revealed in unequivocal fashion whether the seasonal changes in food preferences of omnivorous birds between animal and vegetable foods are more or less independent of the food supply. In mammals, Andriantsiferana and Rahandraha (1973a; 1973b) have been able to demonstrate in *Microcebus murinus* [the lesser mouse lemur] seasonal preferences for animal foods and for vegetable foods under conditions of constant food supply. Derby et al. (1973) found in man seasonal variations in fat and carbohydrate consumption. We are then permitted to expect that the situation may be similar in birds. The knowledge of such seasonal changes in food preferences in birds would be of significant value in many respects as, for instance, with regard to economic damage caused by birds and to damage prevention, with respect to possible protective measures; with regard to the proper feeding of valuable birds kept in captivity; and many other regards. Our minimal knowledge of the physiological and ecological significance of animal nutrition and vegetable nutrition of omnivorous birds, the annual periodicity of food preferences independent of the food supply, and, thus, the question after true [or endogenous] seasonal food preferences gave us occasion for the present investigations. The following questions regarding omnivorous birds were to be investigated:

(1) Are there seasonal preferences in animal and vegetable foods, independent of the food supply, i.e. preferences controlled by endogenous factors? (2) If so, are there preferences related to special seasonal changes in the bird's physiology, like to moulting, reproduction, and migration, and, in the case of the latter activity, especially to hyperphagia or fat deposition? (3) Are there differences between typical migrants and less typical migrants as well as non-migrating birds? (4) Which food components actually

are preferred? (5) What is the physiological and ecological significance of these preferences? and (6) What happens when only animal or only vegetable food is available?

The following birds have been investigated in our work in different groups : Garden warblers (*Sylvia borin*) as typical omnivorous migrants; blackcaps (*Sylvia atricapilla*) as less typical omnivorous migrants; blackbirds (*Turdus merula*) and robins (*Erithacus rubecula*) as partial omnivorous migrants; and tree sparrows as omnivorous non-migrants (e.g. Deckert, 1968). The garden warblers, blackbirds, and robins received insects, snails, worms, and other matter as animal food, and, in addition, berries and other pulpy fruits as vegetable food; the tree sparrows received, above all, insects and seeds (e.g. Naumann, 1897 - 1905; Schuster, 1930; Niethammer, 1937; Moehring, 1957a; Deckert, 1968; Gruen, 1975).

2. Material and Methods

The experiments described in the present paper were performed between 1971 and 1975 at the Radolfzell Ornithological Station in Schloss Moegglingen.

As supplement to our laboratory investigations, a study has been made of the nutrition (diets) of 35 avian species (within the framework of a state examination thesis; Brensing, 1976) during the time of fall migration at a resting site along Lake Constance, dealing with the composition of the animal and vegetable components of the diet.

2.1. Experimental birds (Table 1)

Our experiments were performed using a total of 233 experimental birds; for details, cf. Table 1 and Section 3. The hand-raised birds came originally

Table 1 - Experimental birds used. Key: 1, Species; 2, Number of . . . ; 3, hand-raised specimens; 4, trapped specimens.

1. Art	2. Anzahl	
	3. von Hand aufgezogen	4. Fänglinge
<i>Sylvia atricapilla</i>	64	34
<i>Sylvia borin</i>	37	50
<i>Erithacus rubecula</i>	10	20
<i>Turdus merula</i>	8	—
<i>Passer montanus</i>	10	—

from the south-west German breeding sites between Mannheim, Memmingen and Lake Constance; the trapped birds had been captured in trapping devices set up by the Radolfzell Ornithological Station on the Mettnau Peninsula near Radolfzell on Lake Constance. Rearing and maintenance of the birds until the start of the experiments were as described in connection with previous experiments (for details, cf. Berthold and Schlenker, 1975; Berthold et al., 1970). The distribution of the experimental birds over the different experiments is outlined in Section 3 under the respective "Brief descriptions of the experimental conditions;" the specific maintenance conditions instituted during the different experiments are described there. The experiments were performed, in part, under constant light conditions and, in part, under conditions of natural light, in order to test the influences exerted by these two conditions on food selection. In the case of maintenance under conditions of natural light, the room temperature varied with the environmental conditions; in that of maintenance under constant conditions, the temperature amounted to $20 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$. Details on the maintenance of the birds, the cages used, the light intensities employed during maintenance, and other aspects may be found in Berthold et al. (1970).

2.2. Diets

As animal food, we have used in our experiments *Tenebrio* larvae ("meal-worms," as they will be termed in the present paper) produced by the firm of Eckrich, Waldsee, Pfalz, Federal Republic of Germany; in addition, we gave ant pupae collected during the previous year (by workers of our Institute) and stored in the deep-frozen state, and insects captured in light traps, above all, noctuids (also deep-frozen, but this only for relatively brief periods of time). In addition, we provided an almost pure animal food of dried insects, which was produced by the same firm and marketed under the name of Aleckwa "Delikat," having the following composition: 35% flies, 25% ant pupae; 15% mosquitoes; 5% "white worms" [dead adults of the ephemerid carrion fly *Polymitaeris virgo*; Transl.], 5% coarse silk worm meal, 5% shrimps, 5% meat, and 10% feeding yeast, "honey milk" ("Honigmilch") and calcium.

As vegetable food we have used in our experiments ripe apples (Golden Pearmain, Ontario, and Bon apples), and ripe fresh or deep-frozen (this year's or last year's) fruits of the following plants: Red-berried elder and common ["black-berried"] elder (*Sambucus racemosa* and *S. nigra*), fly honey-suckle (*Lonicera xylostema*), raspberry (*Rubus idaeus*), hawthorn (*Crataegus monogyna*), ivy (*Hedera helix*), alder buckthorn (*Frangula alnus*), and spindle tree (*Evonymus europaeus*). The fruits used in the individual experiments or continuous experimental series were always collected within a short period of time within a narrowly limited area, in order to eliminate as far as possible differences between fruit samples with respect to both constituents and taste substances (e.g. Schuster, 1930). More than 200 kg of berries were collected for our experiments.

The sparrows were given a seed mixture consisting of ten different seeds, as follows: 26% canary grass [*Phalaris canariensis*; Transl.], 20% summer turnip rape, 13% hemp, 10% blue poppy, 10% linseed, 5% golden-yellow millet, 3% thistle seed, 3% radish seed, and 2% lettuce seed.

Both the type and the composition of the diets offered during the individual experiments as well as the manner in which the food was presented are outlined in detail under the respective "Brief descriptions of the experimental conditions" in Section 3.

All deep-frozen foods were offered only after thawing.

As routine ration prior to, after, and between the experiments, we gave as a rule (for exceptions, cf. in Section 3) mealworms and dry insect food as animal diet *ad libitum* (the dry insect food was either Aleckwa "Delikat" or Aleckwa II, manufactured by the firm of Eckrich). Vitakalk [apparently a mixture of vitamins and calcium carbonate; Transl.] and Feder-vit-Mauserpulver [a mixture given to caged birds during moult; Transl.] (commercial products, purchased from a pet shop) were added to that diet in quantities of one teaspoonful and a half teaspoonful, respectively, per 10 L. As vegetable diet we gave fruits (cf. further above) and seeds (to the sparrows). Drinking water (except where stated differently) was always provided, and enriched with five drops of the vitamin preparation Protovital/L.

2.3. Performance of the feeding experiments

The quantities of food consumed by the birds were determined using two different methods:

(1) The food was weighed prior to feeding. At the conclusion of the experiment, the remains of the food were weighed, and the difference was

calculated. With the aid of blind control samples, we determined, in each experimental series performed under identical conditions, the weight losses suffered by the food components due to evaporation, and took these losses into consideration in the calculation of the difference.

(2) The individual components of the food (e.g. the individual berries, noctuids or mealworms) were counted both prior to the start of the experiment and after the experiment, and the difference was calculated. Average weight values were established for the individual components, and multiplied with the difference values, giving the quantities of food actually consumed.

The second procedure was used chiefly in cases where very exact differentiation in the consumption of different components was required. Occasionally, both procedures were used simultaneously for different food components.

In all feeding experiments, the cages were placed into collecting containers covered with transparent plastic material, so that no food thrown out of the cages could be lost.

2.4. Determination of further data

The birds were checked once or twice a week regarding their molting state, and weighed. In certain investigations, the birds were weighed every day (for details, cf. Section 3).

2.5. Testing of the results

Mean values and normal distributions were tested for statistical significance using the t test and the U test, respectively. The differences of dependent samples were tested using the Dixon-Mood sign test and the McNemar test for significance of changes. In the present paper, probably significant means $p < 0.05$; significant means $p < 0.02$; and highly significant means $p < 0.001$.

2.6. Acknowledgements

Considering both the dimensions of the present experimental work and the time involved, my investigations have been possible only with considerable assistance—in particular, in collecting and raising the birds and collecting food—above all by the following members of the Institute: Heide Berthold, Ute Hueckler, Rosemarie Klauck, Danielle Ryser, Inge Voncken, J. Beckert, A. Berthold, R. Schlenker, Pater (Rev. Father) A. Schneider, R. Senk, and K. Wuestenberg. My wife determined chiefly the quantitative data of the experiments mostly longterm in character. Dr. H. Biebach determined the caloric value of the different diets; and Professor Dr. F. Drawert, the contents of constituents; the water content was determined, in part, by the afore-mentioned workers and, in part, in the Institute. Professor Dr. H. M. Peters assisted me in obtaining old literature. I am deeply indebted to all these workers for their support of my work.

3. Results

152

In our investigation of the changes in food selection occurring in the course of the year, we have carried out a number of longterm experiments regarding seasonal changes in food preferences using, in essence, hand-raised birds. On the other hand, we have performed shortterm experiments, using above all trapped birds, which experiments were aimed at both supplementing the findings obtained in the former experiments and testing the former results. These two groups of investigations will be treated in succession in the following Subsections.

3.1. Longterm investigations of seasonal changes in food preferences

3.1.1. Investigations under constant conditions

Garden warbler (Figures 1 to 4)

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1972 were investigated in 1972 and 1973 under conditions of artificial light-and-dark change with 10 hours of light and 14 hours of darkness (LD 10:14) [cf. Translator's note and P.S. to Translator's note, Figure 1, page 18 of this Translation]; experimental diet: mealworms, dry insect food, and deep-

153

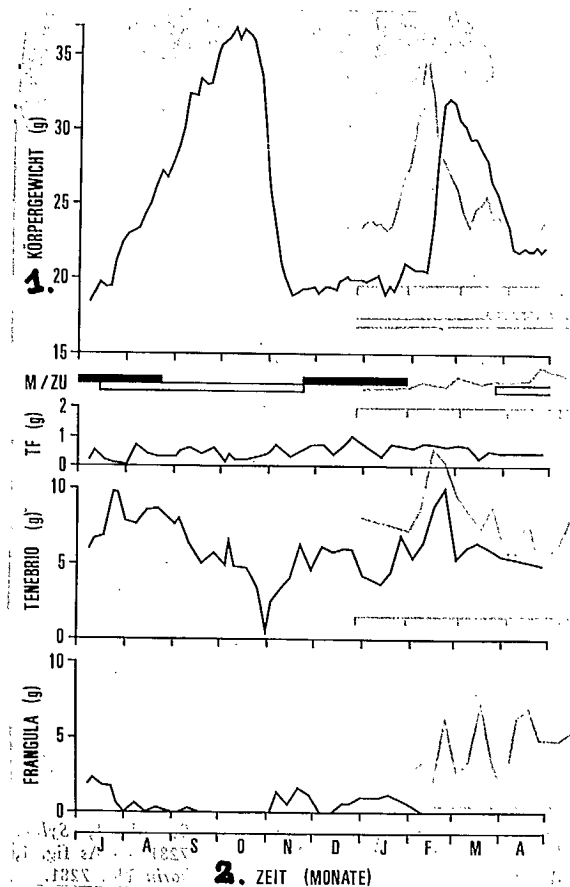


Figure 1 - Body weight, moult (M, black bars), migratory restlessness (ZU, white bars), and consumption of insect food (TF), *Tenebrio* larvae, and alder buckthorn berries of one garden warbler (No. 7287) under LD 10:14*. In this Figure and the following ones, the quantities of food reported were ingested over 24-hour periods. Key: 1, Body weight; 2, Time (months).

*Translator's note: This should probably read: 14:10; cf. in the text on page 152 last line, and page 153 first line. However, right there the author contradicts himself by mentioning LD 10:14. This apparent (typographical?) error occurs throughout the paper.

P.S. to the Translator's note: I have just telephoned Dr. Peter Berthold (Germany: 07732/3392, Schloss Moegglingen, 23. 6. 1977): The text on page 152 is in error, i.e. 10 hours light and 14 hours darkness were instituted, and LD 10:14 is correct. -

frozen alder buckthorn berries *ad libitum*; presentation of the experimental diet: on average, 8.6 times/month; quantitative determination of the food

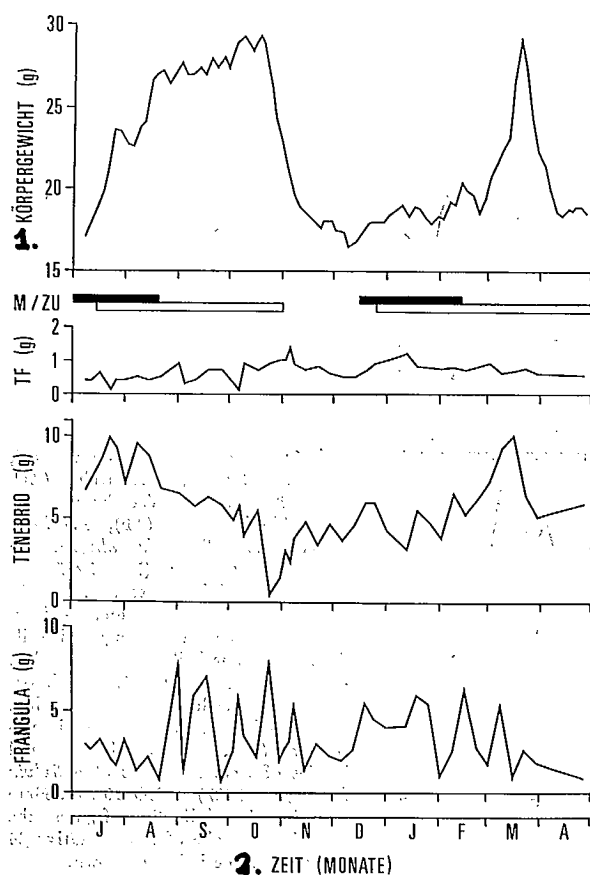


Figure 2 - As Figure 1; garden warbler No. 7281. Key: 1, Body weight; 2, Time (months).

ingested: on average, 4.3 times/month (for details, cf. Sections 1 to 3); routine diet outside of experimental feeding: mealworms, dry insect food, alder buckthorn berries, and apples *ad libitum*.

In addition, in a preliminary experiment carried out in 1971 and 1972, nine hand-raised birds under LD 10:14 conditions were offered mealworms, dry insect food, and five different species of berries (for details, cf. Berthold and Berthold, 1973). That experiment will be treated in the present paper in the conclusions and the discussion (Section 4).

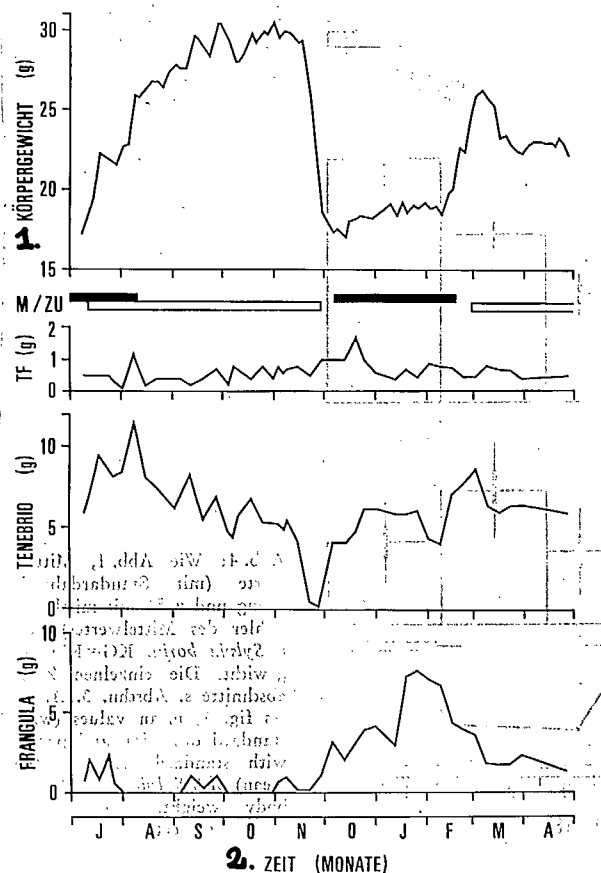


Figure 3 - As Figure 1; garden warbler No. 7298. Key: 1, Body weight; 2, Time (months).

Three types could be distinguished among the experimental birds with respect to food selection:

Type 1 (Figure 1) consumed very few berries during the entire time of the experiment. The quantity of berries consumed exceeded on no day that of mealworms ingested, or the quantity of mealworms and insect food together. 154 Animal food, thus, was preferred in highly significant fashion. One bird belonged to that type.

During certain times of the experiment, Type 2 consumed significantly more berries than did Type 1. Bird No. 7281 belonging to that type (Figure 2),

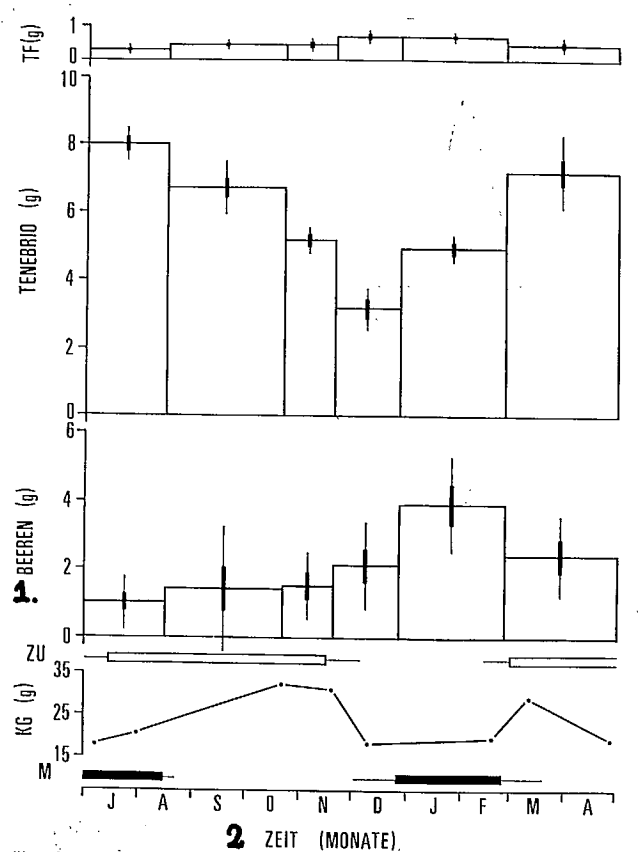


Figure 4 - As Figure 1; mean values (with standard deviations and, in part, with standard errors of the means) obtained in eight garden warblers. KG, Body weight; TF, Insect food. Regarding the individual periods, cf. Section 3.1.1. Key: 1, Berries; 2, Time (months).

for instance, consumed in 12 of 44 cases more berries than mealworms, and in two of 44 cases more berries than mealworms and dry insect food together. Very few berries and strikingly many (highly significantly more) mealworms were ingested during the period of body-weight increase during the periods of fall migration and spring migration. Two birds belonged to that type.

Type 3 (Figure 3) consumed many berries during the winter moult, and on individual days even more berries than mealworms and dry insect food [together?]; during the other times, however, very few berries. Five birds belonged to that type.

Since the majority of birds belonged to one type (viz. 3), we calculated the means for the data obtained in all eight experimental birds (Figure 4), and this for six different annual phases: (1) for the duration of juvenile moult; (2) from the end of juvenile moult to the time of reaching the peak of mean body weight during the period of fall migration; (3) from the peak of mean body weight to the onset of continuous rapid drop of body weight toward the end of the period of fall migration; (4) from the time of the onset of the rapid drop of body weight to the onset of winter moult; (5) for the duration of winter moult; and (6) for the period of spring migration.

Above all, the following conclusions may be drawn on the basis of the mean values obtained:

(1) Berries were preferred during no season and during no circannual event to mealworms and dry insect food.

(2) With the exception of Annual Phases (4) and (5), more mealworms than berries were consumed at all times (highly significant difference), and during Phases (4) and (5), there existed a trend in that direction. If we count during Phases (4) and (5) the dry insect food with the mealworms, we find also during these periods that significantly more animal food than vegetable food was consumed.

(3) The hyperphagia during the periods of fall migration and spring migration was based, in essence, on intensified consumption of mealworms.

(4) The berry consumption increased gradually to the time of winter moult, and then decreased again.

(5) Among all components, dry insect food was consumed least at all times (at a highly significant level of difference).

(6) Consumption of dry insect food increased and decreased parallel to berry consumption.

These results are in agreement with the findings obtained in our preliminary experiment (Berthold and Berthold, 1973), in which different species of berries were offered alternately as vegetable diet. On the whole, the results of these experiments indicate: The garden warbler changes the composition of the food consumed in the course of the seasons also under constant conditions and with constant food supply. However, vegetable diet was preferred to animal food during no season. Vegetable matter was ingested to an increased extent not during the periods of migration, but, above all, during the period of winter moult.

Blackcap (Figures 5 to 7)

Brief description of the experimental conditions: Ten experimental birds hand-raised in 1973 were investigated in 1973 and 1974 under LD 10:14 conditions; experimental diet: mealworms, dry insect food, and deep-frozen alder buckthorn berries *ad libitum*; presentation of the experimental diet: on average, seven times/month; quantitative determination of the food consumed: on average, 3.5 times/month (for details, cf. Figures 5 to 7); routine diet outside of experimental feeding: mealworms, dry insect food, alder buckthorn berries, and apples *ad libitum*.

With respect to food selection, we were able to distinguish three types in the case of the blackcap—as in that of the garden warbler:

Type 1 consumed very many berries during a part of the first experimental year; Bird No. 7340 (Figure 5) belonging to that type, for example, consumed on a series of days between July and September around 20 g [berries]/day or more, and, thus, about ten times more berries than mealworms and dry insect food together. Between June and December of the first experimental

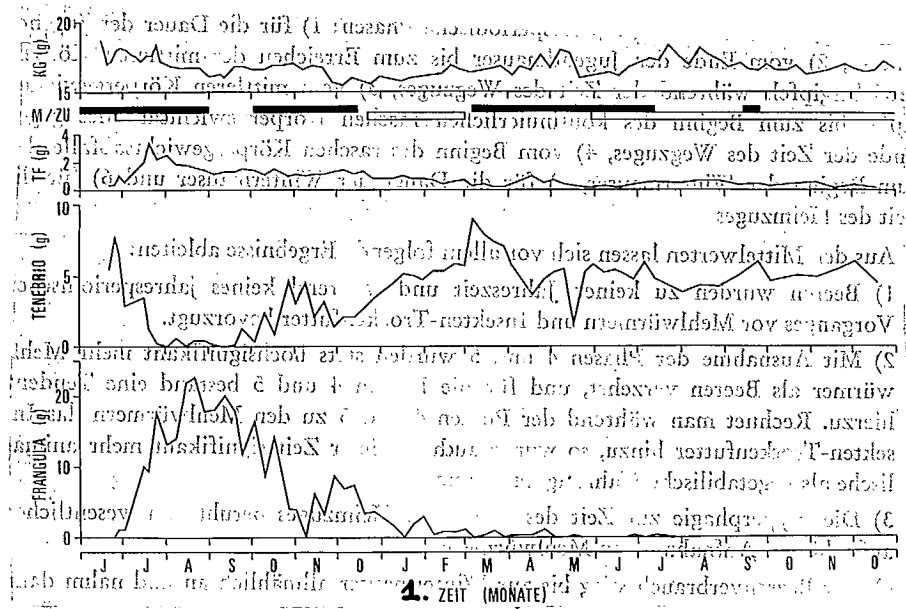


Figure 5 - As Figure 1; blackcap No. 7340. KG, Body weight; TF, Insect food. Key: 1, Time (months).

year, the quantity of berries ingested exceeded that if mealworms and dry insect food together in 19 of 23 cases. Toward the end of the first experimental year, berry consumption decrease very greatly, while the consumption of mealworms increased. Starting with the middle of the second experimental year, no berries were eaten.

This time-limited intensified consumption of berries coincided with juvenile moult, migratory restlessness of the first fall migration as well as with winter moult. The type presently considered exhibited at no time marked increases of body weight due to fat deposition. During early juvenile development at the start of the experiment, consumption of mealworms had exceeded by far consumption of berries, and then had decreased rapidly. Three birds belonged to that type.

Type 2 also consumed many berries during a part of the first experimental year, but significantly less than Type 1. For example, Bird No. 7337

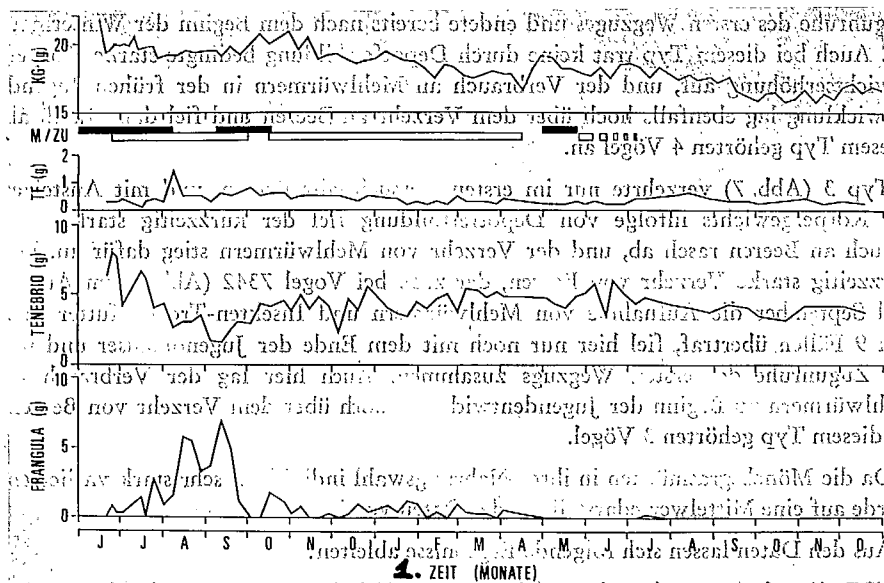


Figure 6 - As Figure 5; blackcap No. 7337. Key: 1, Time (months).

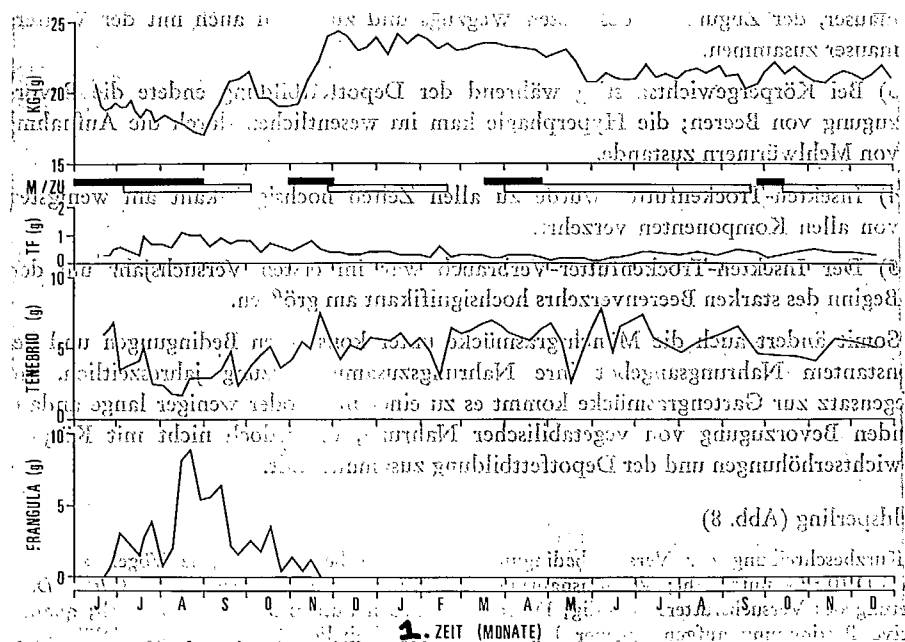


Figure 7 - As Figure 5; blackcap No. 7342. Key: 1, Time (months).

(Figure 6) consumed only during August and September on five of nine experimental days more berries than mealworms and dry insect food together, and then only about 5 g/day on each occasion. In this type, the marked consumption of berries decreased strongly already toward the end of September, and was discontinued completely also during the middle of the second experimental year. The marked consumption of berries occurred in this type only during the period after juvenile moult, coincided with a part of migratory restlessness of the first fall migration, and ended already after the onset of winter moult. This type, too, did not exhibit any marked increase of body weight due to fat deposition, and the consumption of mealworms during early juvenile development also exceeded by far the consumption of berries, and then decreased rapidly. Four birds belonged to that type.

158

Type 3 (Figure 7) consumed berries only during the first experimental year, and the brief marked consumption of berries decreased rapidly with the rise of the body weight due to fat deposition, and the consumption of mealworms increased instead. The brief marked consumption of berries, which, for example, in Bird No. 7342 (Figure 7) exceeded during August and September the consumption of mealworms and dry insect food in five of nine cases, coincided in this type only with the end of juvenile moult and with the migratory restlessness of the first fall migration. In this type, too, consumption of mealworms at the start of juvenile development exceeded by far the consumption of berries. Three birds belonged to this type.

Since these blackcaps showed great individual variations in their food selection, we have not calculated any mean values.

The following conclusions may be drawn on the basis of our data:

(1) During a more or less long period of time in the course of the first experimental year, berries were preferred to mealworms and to dry insect food.

(2) This preference of berries coincided with parts of different lengths of juvenile moult, migratory restlessness of the first fall migration, and, partly, also with winter moult.

(3) The increase of body weight during fat deposition brought to an end the preference for berries, and the associated hyperphagia was based, in essence, on the consumption of mealworms.

(4) Dry insect food was at all times consumed least among the components (at a highly significant level of difference).

(5) Consumption of dry insect food was higher (at a highly significant level of difference) during the first experimental year around the onset of intensified berry consumption.

We then find also in the case of the blackcap that the composition of this bird's food changes with the season under constant conditions and with constant food supply. In contrast to the garden warbler, the blackcap, however, exhibited a more or less prolonged preference for vegetable food, which, however, did not coincide with the increases of body weight and fat deposition.

Tree sparrow (Figure 8)

Brief description of the experimental conditions: ten birds hand-raised in 1973 were investigated starting in 1973 under LD 10:14 conditions; experimental diet: mealworms and seeds *ad libitum*; presentation of the experimental diet: continuously; presentation of fresh food: three times/week; quantitative determination of food consumed: on average, 3.3 times/month (for details, cf. Figure 8).

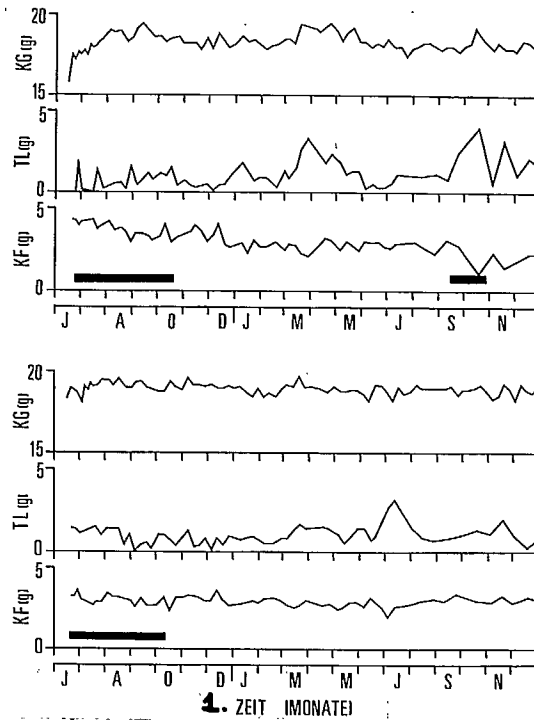


Figure 8 - Body weights (KG), moult (black bars), and consumption of *Tenebrio* larvae (TL), and seeds (KF) of two tree sparrows, under LD 10:14. Key: 1, Time (months).

Compared to individuals living in the natural habitat, the tree sparrows raised and maintained under LD 10:14 conditions exhibited a marked retardation of the course of their circannual processes (gonadal development, onset of moult; Berthold, in preparation); on the other hand, a part of these birds became ill at the beginning of the third experimental year with salmonellosis, requiring treatment and, perhaps, resulting in increased food consumption. For that reason, we have illustrated in Figure 8—for two representative individual specimens—only data obtained up to the end of the second experimental year; due to the afore-mentioned retardation in the course of the circannual processes, we are, for the time being, able only to a limited degree to draw conclusions from these data regarding the food selection of the tree sparrow.

Our experimental birds regularly consumed more seeds than mealworms. Only on individual experimental days did the quantity of mealworms consumed exceed that of seeds consumed (for example, Figure 8, upper diagram: Around both the beginning and the end of the second experimental year; Figure 8, lower diagram: Middle of the second experimental year). Intensified consumption of mealworms coincided with moult (Figure 8, upper diagram: Second moult); as a rule, however, moult proceeded without increased consumption of mealworms (Figure 8, upper and lower diagrams: First moult). Frequently, the birds spontaneously consumed more mealworms, without that the onset of a new circannual event could be discerned (Figure 8, upper diagram: Start of the second experimental year; Figure 8, lower diagram: Middle of the second experimental year), and also without a corresponding increase of body weight (Figure 8, lower diagram). The following conclusions may be drawn from these particular data:

160

- (1) The tree sparrows regularly preferred seeds to mealworms.
- (2) Consumption of the two food components exhibited relatively little, or no, patterned variations in the course of the year.
- (3) Shortterm preference of mealworms occurred during different seasons, and could not be related to defined circannual processes and events.

3.1.2. Investigations under conditions of natural light

Garden warbler (Figure 9)

Brief description of the experimental conditions: Eight birds trapped during August of 1974 were investigated during 1974 and 1975 under conditions of natural light. As was indicated by the color of their droppings, these birds had still been consuming alder buckthorn berries shortly before being trapped on the resting site on the Mettnau Peninsula. Experimental and

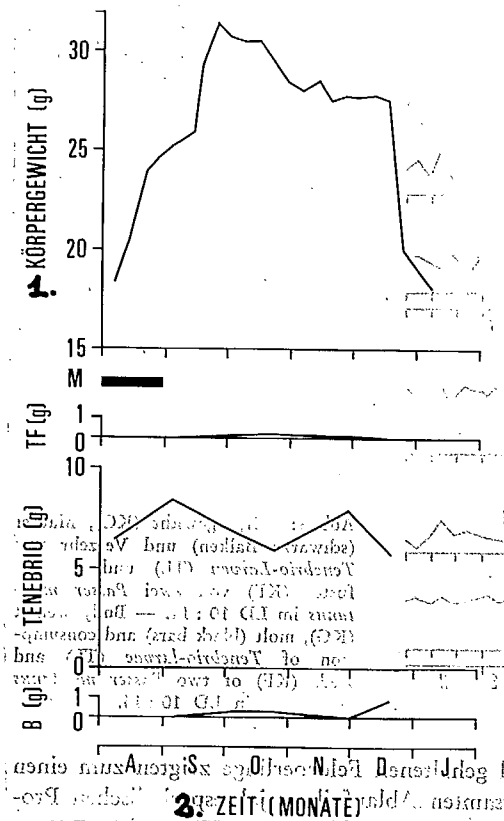


Figure 9 - Body weight, moult (M, black bars), and consumption of insect food (TF), *Tenebrio* larvae, and berries (B) of one garden warbler under natural light conditions. Key: 1, Body weight; 2, Time (months).

routine diets, as described in Section 3.1.1a; presentation of the experimental diet: on average, six times/month; quantitative determination of the food consumed: once to twice/month.

Two types could be distinguished among these experimental birds:

161

Type 1 consumed no berries at all during the entire duration of the experiment; three birds belonged to that type.

Type 2 (Figure 9) ingested during the entire duration of the experiment or during one part of the experiments or during several parts of the experiment only very few berries (maximally 1.2 g/day) compared to mealworms; five birds belonged to that type.

The following conclusions may be drawn from these data:

(1) During none of the seasons investigated and during none of the circannual processes or events investigated did these birds prefer berries to mealworms and dry insect food.

(2) The hyperphagia evident at the time of fall migration, in essence, is based on intensified consumption of mealworms.

(3) Dry insect food was at all times consumed least among all components of food offered (at a highly significant level of difference).

(4) The birds taken in their natural habitat, which birds were used to eating alder buckthorn berries, consumed significantly less berries than the hand-raised birds, which had become acquainted with alder buckthorn berries only during the experiment (3.1.1.).

In principle, the data obtained in the trapped birds kept under conditions of natural light agree with those obtained in our hand-raised birds under constant conditions: Vegetable food was preferred to animal food at no time.

162

Robins (Figures 10 to 12)

Brief description of the experimental conditions: Ten birds hand-raised in 1974 were investigated during 1974 and 1975 under conditions of natural light; experimental diet: mealworms, dry insect food, and both fresh and deep-frozen fruits of the alder buckthorn, the red-berried elder, and the spindle tree *ad libitum*; presentation of the experimental diet: on average, six times/month; quantitative determination of the food consumed: twice/month; routine diet outside of experimental feeding: mealworms, dry insect food, and various fruits *ad libitum*.

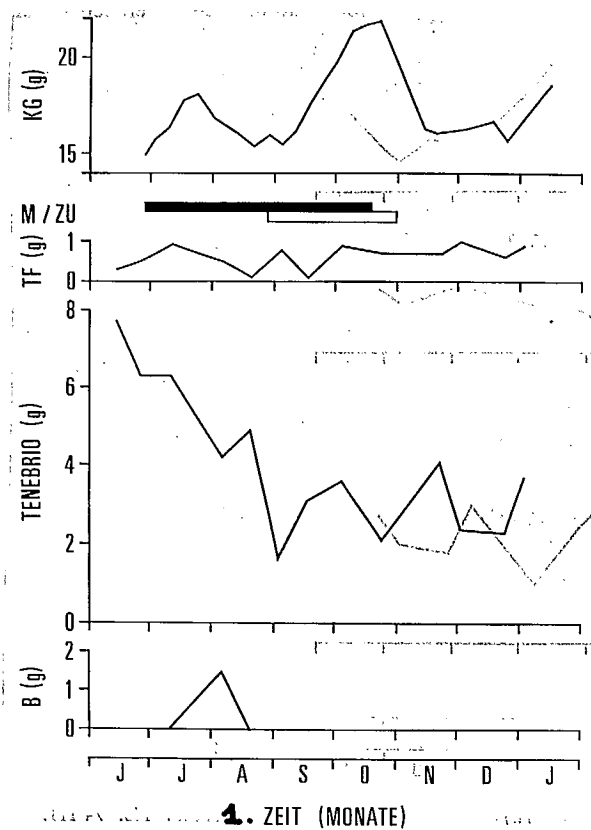


Figure 10 - Body weight (KG), moult (M, black bars), migratory restlessness (ZU, white bars), and consumption of insect food (TF), *Tenebrio* larvae, and berries (B) of one robin (No. 74,114) under natural light conditions. Key: 1, Time (months).

Two types could be distinguished among these experimental birds with regard to food consumption:

Type 1 (eight birds) consumed berries only once or a few times during the course of the experiment (Figures 10 and 11).

Type 2 (two birds) consumed a few fruits over a relatively long period of time (Figure 12).

During the entire experiment all birds preferred mealworms and dry insect food to fruits. After October, no experimental bird consumed berries. The low consumption of fruits coincided with the period of juvenile moult

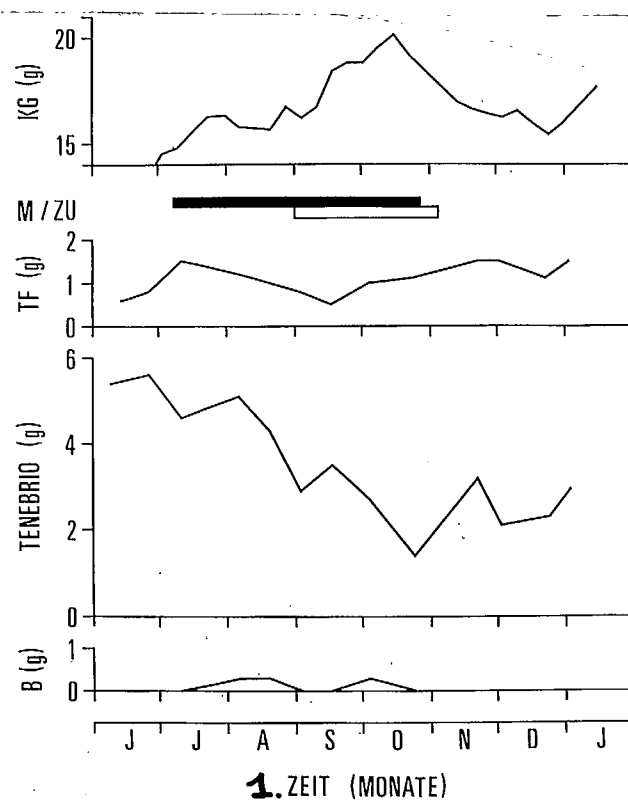


Figure 11 - As Figure 10; robin No. 74,111. Key: 1, Time (months).

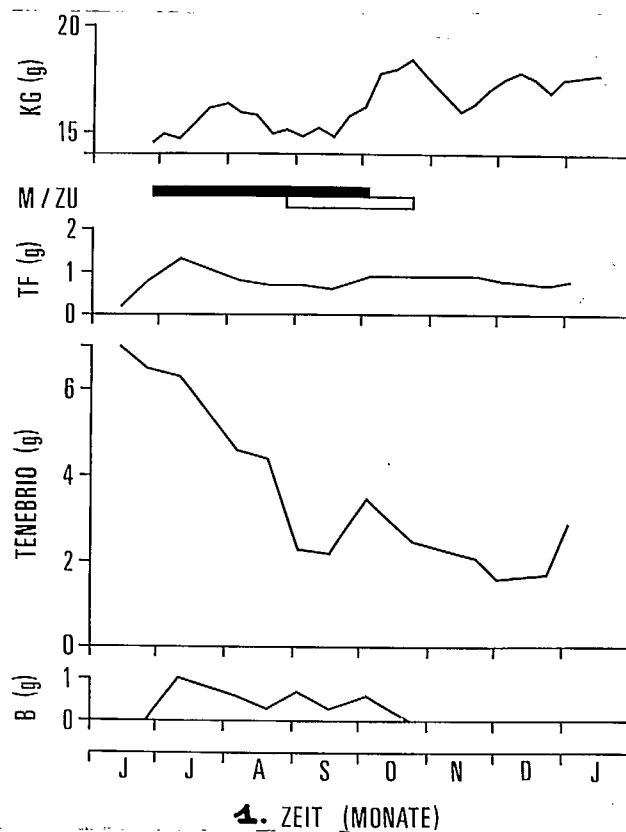


Figure 12 - As Figure 10; robin No. 74,118. Key: 1, Time (months).

as well as with that of migratory restlessness, and that of increase of body weight of fall migration. The hyperphagia associated with the increase of body weight was based, in essence, on intensified consumption of mealworms. Preference for a certain fruit could not be discerned in this particular experiment (cf. also Section 3.2.2., blackbird).

Blackbird (Figures 13 to 15)

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1974 were investigated during 1974 and 1975 under conditions of natural light; experimental diet: mealworms, dry insect food, and fresh and deep-frozen fruits of alder buckthorn *ad libitum*; presentation of the experimental food: on average, three times/month; quantitative determination of the food consumed: on average, 1.6 times/month; routine diet outside of experimental feeding: mealworms, dry insect food, and various species of berries or apples *ad libitum*.

Two types could be distinguished among our experimental birds with regard to food intake:

Type 1 (six birds) consumed only a few times a few berries during the course of the experiment (Figures 13 and 14).

Type 2 (two birds) consumed berries during the entire duration of the experiment, but this only in small numbers (Figure 15).

All these birds preferred during the entire experiment mealworms and dry insect food to berries. The low consumption of berries coincided with the period prior to, during, and after juvenile moult, and with times with and without increases of body weight due to fat deposition. The hyperphagia associated with the increase of body weight was based, in essence, on high consumption of mealworms.

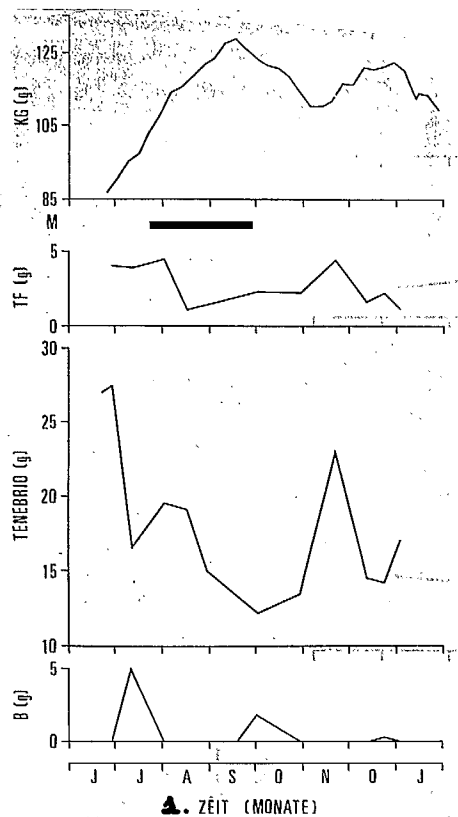


Figure 13 - Body weight (KG), moult (M, black bars), and consumption of insect food (TF), *Tenebrio* larvae, and berries (B) of one blackbird ("Grün-Rot") under conditions of natural light. Key: 1, Time (months).

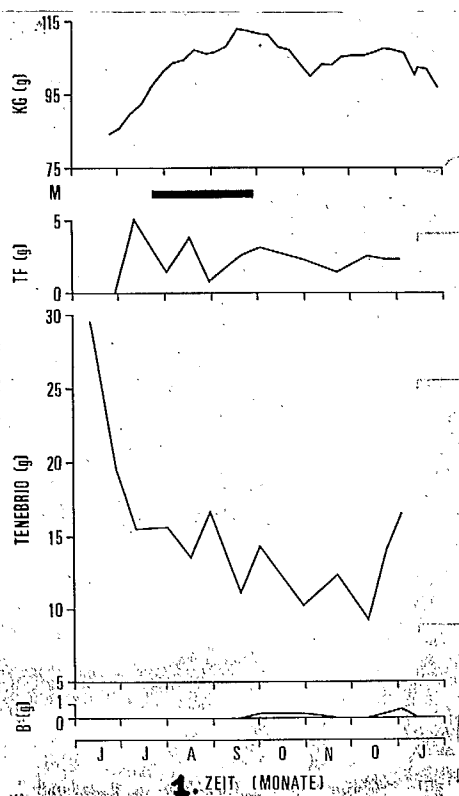


Figure 14 - As Figure 13; blackbird ("Rot-Weiss"). Key: 1, Time (months).

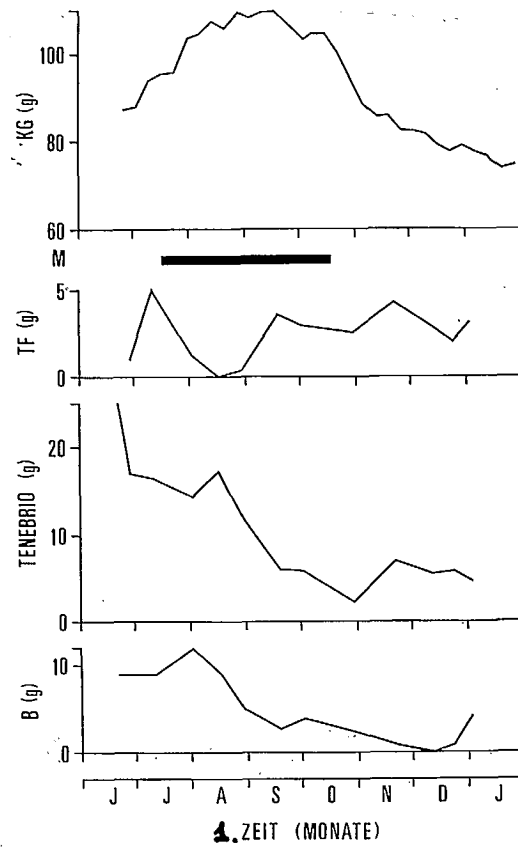


Figure 15 - As Figure 13; blackbird ("Weiss"). Key: 1, Time (months).

3.2. Shortterm investigations of food preferences

3.2.1. Preferences between animal food and vegetable food

Garden warbler

Brief description of the experimental conditions: Two groups of eight (Groups 1 and 2) and one group of ten birds (Group 3), which had been trapped in 1974 and 1975 during the period of fall migration (end of August and early September) on the Mettnau Peninsula, and which, as was indicated by the coloration of their droppings, had fed on alder buckthorn berries, were given in three experiments, starting in each instance on the

day of capture and lasting for three days under conditions of natural light the following selections of food *ad libitum*:

Experiment No. 1, Group 1: mealworms, dry insect food, and fresh as well as deep-frozen alder buckthorn berries; duration of the experiment: one day.

165

Experiment No. 2, Group 2: dry insect food, deep-frozen noctuids, deep-frozen ant pupae, and both fresh and deep-frozen alder buckthorn berries; duration of the experiment: one day.

Experiment No. 3, Group 3: Deep-frozen noctuids, and fresh alder buckthorn berries; duration of the experiment: three days.

In Experiment No. 1, five of the eight birds consumed mealworms; two other ones consumed dry insect food; and only one bird consumed also berries (4.2 g, but, in addition, 6.0 g mealworms). Thus, all these birds consumed more animal food than vegetable food. On average, these birds consumed 5.3 ± 4.65 g mealworms and 0.05 ± 0.092 g dry insect food, but only 0.5 ± 1.48 g alder buckthorn berries. Animal food—above all, mealworms—thus was significantly preferred.

In Experiment No. 2, all eight birds consumed ant pupae and noctuids; two birds, in addition, ate also dry insect food; but only three birds ate also berries. All eight birds took up more animal food than vegetable food. On average, these birds consumed 2.7 ± 3.08 g ant pupae, 2.1 ± 1.63 g noctuids, and 0.1 ± 0.31 g dry insect food, but only 0.08 ± 0.142 g berries. Animal food—above all, ant pupae—thus was preferred significantly also in this experiment.

166

In Experiment No. 3, nine of the ten birds took noctuids on the first day of the experiment, two of which also ate berries; one bird did not eat at all. Among the nine birds eating noctuids and berries, eight consumed more

noctuids than berries, and only one bird consumed more berries than noctuids. These birds, thus, preferred animal food to vegetable food at a significant level of difference. On average, these birds consumed 3.5 ± 2.34 g noctuids, but only 1.2 ± 1.73 g berries, i.e. probably significantly more noctuids than berries.

On day 2 of the experiment, all ten birds ate noctuids, but only four consumed also berries. Among the berry-eating birds, two consumed more berries, and two consumed less berries than noctuids, i.e. eight of these ten birds consumed more noctuids than berries. On average, these birds consumed 4.0 ± 3.12 g noctuids, but only 3.4 ± 5.74 g berries.

On day 3 of the experiment, again, all ten birds consumed noctuids, but only four (the same birds as of day 2 of the experiment) consumed also berries. Among the berry-eating birds, again two consumed more berries, and two consumed less berries than noctuids (the same birds as of day 2 of the experiment), i.e. eight of these ten birds consumed more noctuids than berries. On average, these birds consumed 5.5 ± 6.33 g noctuids, but only 4.4 ± 6.99 g berries.

On the three experimental days, these birds, on average, consumed 13 g noctuids, but only 9 g berries. The values for the consumption of animal food and vegetable food on days 2 and 3 of the experiment, in fact, are not significantly different, but do reveal a distinct trend of preference of animal food to vegetable food, and, thus, agree in principle with our other significant experimental results.

The garden warbler, thus, preferred—in the experiment during the period of fall migration—unfamiliar animal food (mealworms and ant pupae) and, in part, apparently unpopular animal food (stored deep-frozen noctuids with

wings and scale dust; cf. Section 4) to vegetable food, which they knew well from their natural habitat, and had consumed just prior to the experiment. Vegetable food was ingested only by individual birds and, in individual cases, preferred; but in no case, was vegetable food, on average, picked first at a significant level of difference.

As in other experimental series, we were unable to discern any difference between fresh and deep-frozen alder buckthorn berries with regard to consumption by the birds.

Blackcap

Brief description of the experimental conditions: One group of ten birds, and one group of eight birds, which birds had all been trapped in 1975 during the fall migration (early September and early October, respectively) on the Mettnau Peninsula, and which, as indicated by the color of their droppings, had been feeding on alder buckthorn berries, were offered—in two experiments performed on the day of trapping under conditions of natural light—the following diets *ad libitum*.

Experiment No. 1, Group 1: mealworms, and fresh as well as deep-frozen alder buckthorn berries; duration of the experiment: one day.

Experiment No. 2, Group 2: deep-frozen noctuids, and fresh as well as deep-frozen alder buckthorn berries; duration of the experiment: one day.

In Experiment No. 1, nine of the ten birds consumed mealworms, but only three consumed berries; one of them consumed only berries. The two birds, which consumed both mealworms and berries, ate more mealworms than berries; these birds, then, preferred animal food to vegetable food at a significant level of difference. On average, these birds consumed 8.5 ± 3.24 g mealworms,

but only 2.7 ± 7.27 g alder buckthorn berries, i.e. probably significantly more mealworms than alder buckthorn berries.

In Experiment No. 2, five of the eight birds consumed noctuids, but only two ate also alder buckthorn berries; three birds did not eat at all. Among the two birds, which had eaten noctuids and berries, one consumed more noctuids [than berries], and the other one consumed more alder buckthorn berries [than noctuids]. On average, these birds consumed 5.2 ± 7.16 g noctuids, but only 3.4 ± 6.47 g alder buckthorn berries. These differences are not significant, but do indicate a trend to preference of animal food.

These results agree with those obtained in the garden warbler: The blackcap spontaneously prefers during the period of fall migration (in the experiment) unfamiliar animal food (mealworms and noctuids) to vegetable food, which it knows well from the natural habitat, and there consumes that vegetable food or, at least, shows a trend to consuming it.

168

Robin

Brief description of the experimental conditions: One group of 12 birds, and one group of eight birds, which had all been trapped in 1975 during the period of fall migration (early October) on the Mettnau Peninsula, and which, as was indicated by the color of their droppings, had previously ingested alder buckthorn berries, were offered—in two experiments performed on the day of trapping under conditions of natural light—the same food offered to the garden warblers above under (b).

In Experiment No. 1, all 12 birds ate mealworms, but only one bird consumed also berries (0.3 g, but, in addition, 9.5 g mealworms). On average, these birds consumed 7.8 ± 1.96 g mealworms, but only 0.02 ± 0.08 g alder

buckthorn berries. Animal food, thus, was preferred to vegetable food in highly significant fashion.

In Experiment No. 2, six of the eight birds consumed noctuids, but only one of them ate also berries (4.6 g, but, in addition, 12.2 g noctuids); two birds did not eat at all. On average, these birds consumed 2.1 ± 4.13 g noctuids, but only 0.5 ± 1.62 g alder buckthorn berries. These differences are not significant, but do indicate a trend toward preference for animal food.

These particular results agree with those obtained in the garden warbler and in the blackcap, respectively (Section 3.2.1.).

3.2.2. Preferences between different vegetable diets

Garden warbler

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1973, which had never been given berries, and eight birds trapped in 1975 on the Mettnau Peninsula during the period of fall migration (end of August), which, as was indicated by the color of their droppings, had previously ingested alder buckthorn berries, were offered—in 1973 and 1975, respectively, under LD 10:14 conditions or under conditions of natural light, respectively, on average for three days or on the day of trapping, respectively—both fresh and deep-frozen alder buckthorn berries, raspberries, berries of the fly honeysuckle, and berries of the red-berried elder for selection *ad libitum*.

In Experiment No. 1 (end of September, using hand-raised birds, Group 1), the birds, on average, consumed over the days of the experiment 36.3 ± 5.95 g alder buckthorn berries, 26.8 ± 9.75 g raspberries, 22.5 ± 6.59 g berries of the red-berried elder, and 14.4 ± 2.27 g berries of the fly honeysuckle.

Alder buckthorn berries, thus, were preferred in highly significant fashion to both the berries of the fly honeysuckle and those of the red-berried elder, and, probably, significantly preferred to raspberries; raspberries and berries of the red-berried elder were significantly preferred to berries of the fly honeysuckle.

In Experiment No. 2 (Group 2), we found, arranged in accordance with the quantities consumed, the same sequence of species of berries as in Experiment No. 1: 8.6 ± 8.53 g alder buckthorn berries, 4.6 ± 4.98 g raspberries, 0.7 ± 0.77 g berries of the red-berried elder, and 0.24 ± 0.68 g berries of the fly honeysuckle. Alder buckthorn berries were significantly preferred to berries of the fly honeysuckle, and probably significantly preferred to berries of the red-berried elder, and raspberries were preferred probably significantly to both berries of the red-berried elder and berries of the fly honeysuckle.

169

The hand-raised birds having had no previous experience with berries, and the free-living birds well acquainted with berries, thus, corresponded largely in their selections of berries, exhibiting preferences for certain berries, and this, above all, for alder buckthorn berries and raspberries.

Blackcap

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1974, which had received raspberries as vegetable food during the period of nestling development (cf. Berthold, 1976b), were offered—in 1974 and 1975 in two experiments of one day duration under conditions of natural light—the same selection of berries as the garden warblers described under (a) *ad libitum*.

In Experiment No. 1 (performed on 25 September 1974), these birds consumed 8.0 ± 3.66 g berries of the red-berried elder, 5.31 ± 8.13 g alder buckthorn berries, 3.8 ± 5.27 g raspberries, and 3.7 ± 4.65 g berries of the fly honeysuckle. These differences are not significant.

In Experiment No. 2 (performed on 20 March 1975), the birds consumed 8.1 ± 3.60 g berries of the red-berried elder, 2.8 ± 3.07 g berries of the fly honeysuckle, 2.7 ± 3.05 g alder buckthorn berries, and 2.1 ± 2.27 g raspberries. The berries of the red-berried elder were significantly preferred to all other berries.

The blackcaps raised on raspberries exhibited in Experiment No. 2 a distinct preference for one species of berries, *viz.* those of the red-berried elder, which berries were consumed most frequently also in Experiment No.1, which birds had not known these berries during rearing.

Robin

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1974 were offered for selection—in 1974 and 1975 under conditions of natural light in different experiments performed on different days—various fresh and deep-frozen fruits *ad libitum*, and this in:

Experiment No. 1 (29 October 1974): Alder buckthorn berries and berries of the red-berried elder.

Experiment No. 2 (30 October 1974): Alder buckthorn berries, elder berries, and seeds and arils of the spindle tree.

Experiment No. 3 (21 to 24 January 1975): Alder buckthorn berries and berries of the red-berried elder.

In Experiment No. 1, four birds ate nothing, and only four birds consumed berries, i.e. three birds ate only berries of the red-berried elder,

and one bird consumed alder buckthorn berries and berries of the red-berried elder. On average, these birds consumed 0.15 ± 0.17 g berries of the red-berried elder, and 0.04 ± 0.106 g alder buckthorn berries.

In Experiment No. 2, again, four birds (in two cases the same birds as in Experiment No. 1) did not eat, and only four birds ate berries, i.e. only berries of the common elder; on average, 0.5 ± 0.67 g.

In Experiment No. 3, covering three experimental days, no berries were eaten in eight of a total of 24 cases, with three birds consuming no berries at all during the three days of the trial. In four cases, berries of the red-berried elder were consumed exclusively; in one case, only alder buckthorn berries were consumed; and in the remaining eleven cases, both berries of the red-berried elder and berries of the alder buckthorn were consumed. In six of the latter cases, more alder buckthorn berries than berries of the red-berried elder were consumed, and in four cases, more berries of the red-berried elder than alder buckthorn berries were consumed (in one case, identical quantities of the two kinds of berries were consumed). On average, these birds consumed 1.2 ± 2.81 g alder buckthorn berries, and 0.5 ± 0.86 g berries of the red-berried elder.

The robins, thus, preferred no certain species to a significant extent among the fruits offered, and, on the whole, consumed very little vegetable food. In a series of cases, these robins did without food when offered fruits exclusively, and this for maximally up to three days.

3.3. Longterm and shortterm investigations of the significance of animal nutrition and vegetable nutrition

3.3.1. Exclusive feeding of animal diet (Figure 16)

The experiments described in the present Section were aimed at determining, first, whether the garden warbler—which in the selection trials described in Section 3.1. consumed only little vegetable food and preferred animal food—is able to exist over a relatively long period of time on an exclusive diet of animal food, and, secondly, how the different circ-annual processes proceed under that condition.

171

Brief description of the experimental conditions: Six birds hand-raised in 1972 were investigated in 1972 and 1973 under LD 10:14 conditions; experimental food: mealworms and dry insect food *ad libitum*.

The data obtained in one bird are plotted in Figure 16 as representative example. Under exclusive feeding of animal food, these birds exhibited normal behavior [as known on the basis of previous investigations (e.g. Berthold, 1974a; Berthold et al., 1970; 1972)] during the circannual processes investigated, *viz.* moult, migratory restlessness, and changes in body weight and hyperphagia during the period of migration. Hyperphagia, in essence, was based on intensified consumption of mealworms; consumption of dry insect food changed only a little in the course of the year.

On average, the garden warbler consumed during the entire experiment 5.7 ± 2.12 g mealworms and 0.6 ± 0.47 g dry insect food/day, with the maximal values (obtained during the period of hyperphagia associated with fall migration) amounting to 12.5 g mealworms and 2.2 g dry insect food, respectively, and the minimal values (obtained during the period of declining body weight prior to winter moult) amounting to 1.0 g mealworms/day and no dry insect food.

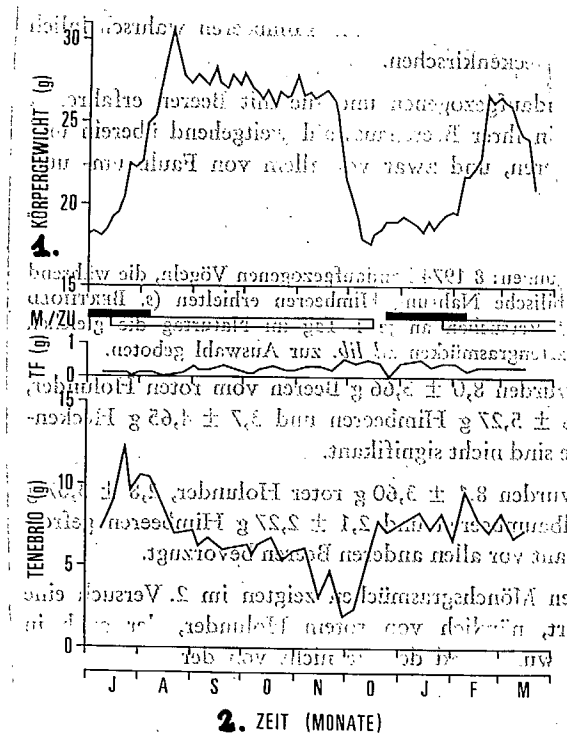


Figure 16 - Body weight, moult (M, black bars), migratory restlessness (ZU, white bars), and consumption of insect food (TF) and *Tenebrio* larvae of one garden warbler under LD 10:14. Key: 1, Body weight; 2, Time (months).

3.3.2. Exclusive feeding of vegetable diet (Figures 17 to 19)

The experiments described in the present Section were aimed at determining, first, whether the species of omnivorous birds, which in the selection trials described in Section 3.1. had consumed only little vegetable food and certainly did not prefer that food, are able to exist when feeding exclusively on vegetable food, and, if so, how the circannual processes proceed under that condition. In these particular experiments, we have used both hand-raised birds and trapped birds. Prior to the start of the experiment, the trapped birds received for several days an animal diet (mealworms and dry insect food) and vegetable matter *ad libitum*, until we had established

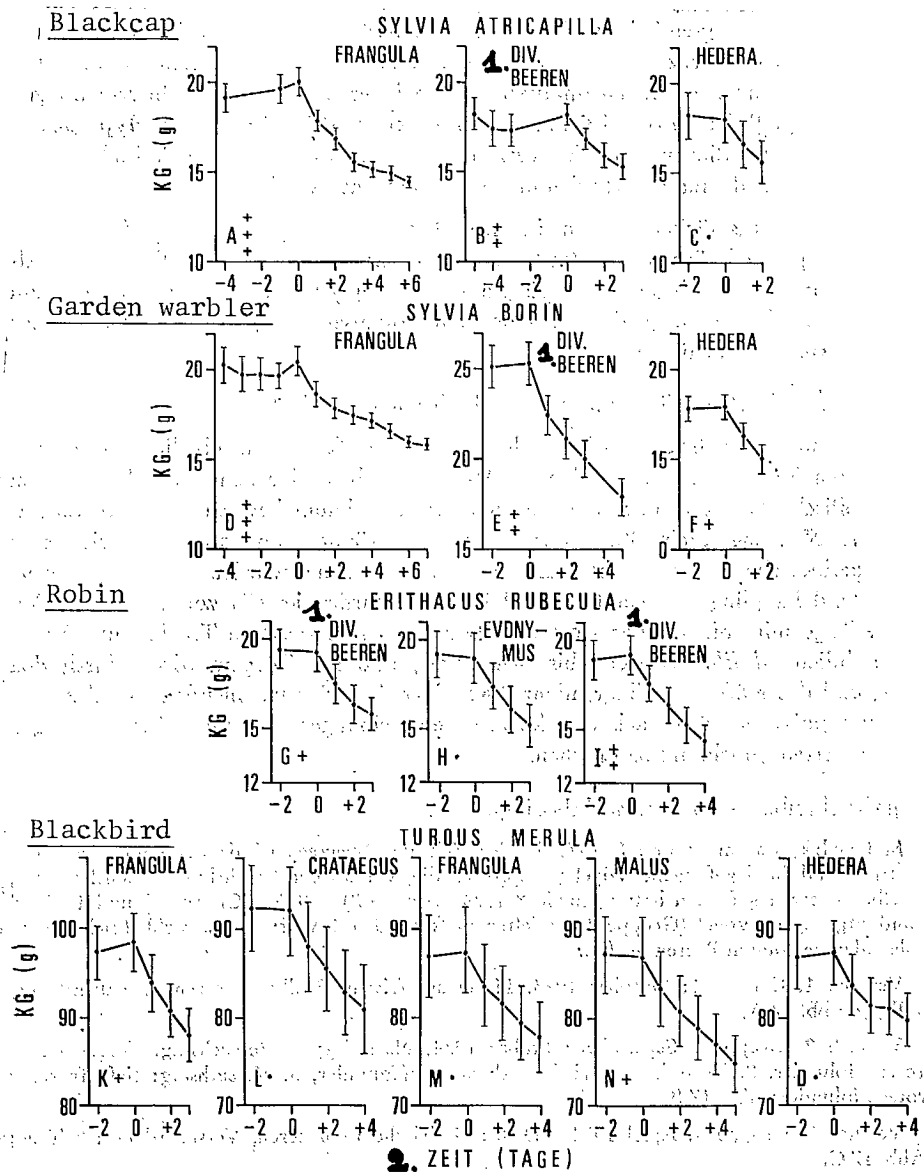


Figure 17 - Mean body weights (KG, with standard errors of the means) of 8 blackcaps, 8 garden warbler, 8 robins, and 8 blackbirds under conditions of supplementary feeding (until day 0) and exclusive feeding (from day 0 on) with various fruits (alder buckthorn, various berries, ivy, etc.; for details, cf. Sections 3.3.2. and 2.2.). 0, Onset of the experiment, with exclusive feeding of fruits; -, days before, and +, days after onset of the experiment.

+ + +
+ + +, differences in body weights between onset and end of the experiment, probably significant, significant, and highly significant, respectively.
•, coefficient of regression of weight loss during the experiment, (probably) significant. Key: 1, Various berries; 2, Time (days).

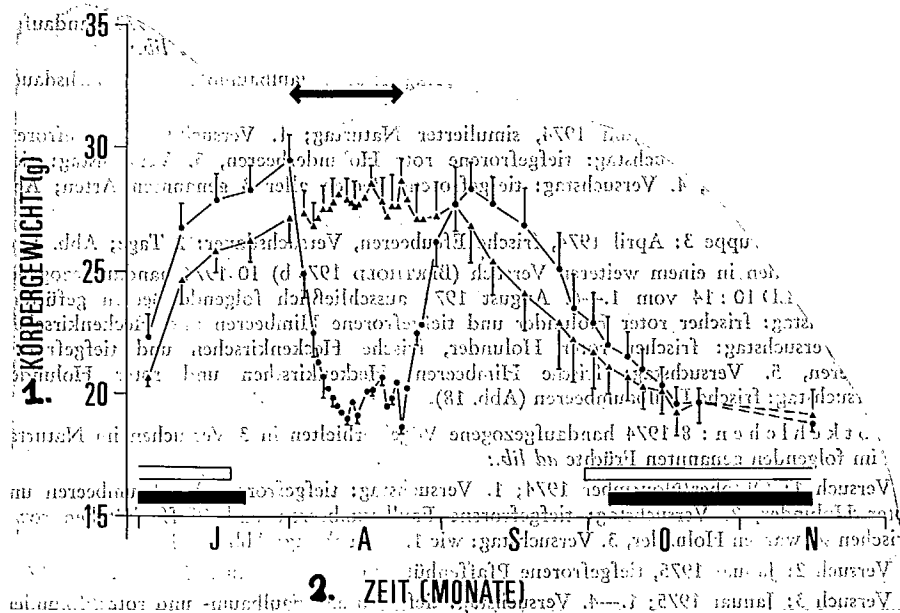


Figure 18 - Mean body weights (with standard errors of the means) and moult (black and white bars) of two groups of ten garden warblers under LD 10:14. $\leftrightarrow$, exclusive feeding of fruits in the experimental group (black dots, black bars; control group: black triangles, white bars). Key: 1. Body weight; 2, Time (months).

that their body weights did not exhibit a (strong) downward trend due to the experience of being trapped and kept in a cage. Following brief descriptions of the experimental conditions, we will discuss the results obtained in the different species together.

Brief descriptions of the experimental conditions:

Blackcaps: Eight birds trapped during the period of fall migration (end of September) on the Mettnau Peninsula (Group 1), which, as was indicated by the color of their droppings, had been feeding on alder buckthorn berries, as well as eight birds hand-raised in 1974 (Group 2), six birds hand-raised in 1973 (Group 3), and 12 birds hand-raised in 1974 (Group 4) were in the following four experiments given exclusively the following berries *ad libitum*.

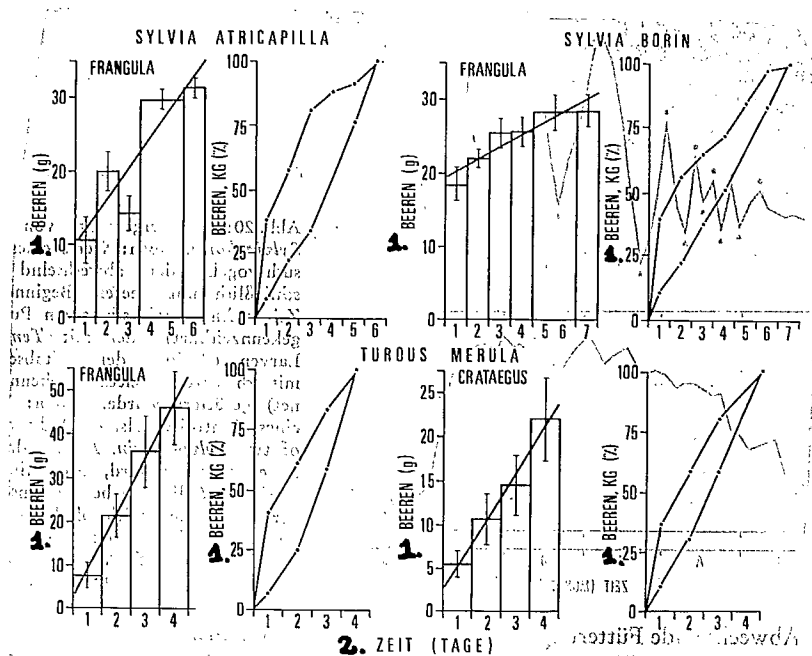


Figure 19 - Mean consumption of berries (alder buckthorn, hawthorn) and mean decline of body weights (KG) of 8 blackcaps, 8 garden warblers, and 8 blackbirds under conditions of exclusive feeding of berries. Histograms: Consumption of berries on the experimental days with standard errors of the means, and regression lines. Percentage sums: Left curve, decline of body weight during the experiment; right curve, consumption of berries during the experiment as indicated in the histograms. Key: 1, Berries; 2, Time (days).

Experiment No. 1, Group 1: October 1973, conditions of natural light, fresh alder buckthorn berries; duration of the experiment: five days; Figure 17 A.

Experiment No. 2, Group 2: September - October 1974, conditions of natural light; day 1 of the experiment: deep-frozen berries of the red-berried elder; day 2 of the experiment: fresh elder berries; day 3 of the experiment: deep-frozen berries of the red-berried elder; Figure 17 B.

Experiment No. 3, Group 3: April 1974, under LD 10:14 conditions, fresh ivy berries; duration of the experiment: two days; Figure 17C.

Experiment No. 4, Group 4: August 1974, under conditions of natural light, fresh berries of the fly honeysuckle; six birds were given, in addition, drinking water without added vitamins, and six birds were given no drinking water; ambient temperature during the experiment: $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$; duration of the experiment: one day.

172

Garden warbler: Eight birds trapped in 1973 during the period of fall migration (early in September) on the Mettnau Peninsula (Group 1), which birds, as indicated by the color of their droppings, had been feeding on alder buckthorn berries, as well as six birds hand-raised in 1973 (Group 2) and eight birds hand-raised in 1973 (Group 3) were in the following experiments given exclusively berries *ad libitum*:

173

Experiment No. 1, Group 1: September 1973, conditions of natural light, fresh alder buckthorn berries; duration of the experiment: seven days; Figure 17 D.

Experiment No. 2, Group 2: June 1974, conditions of simulated natural light; day 1 of the experiment: deep-frozen berries of the fly honeysuckle; day 2 of the experiment: deep-frozen berries of the red-berried elder; day 3 of the experiment: deep-frozen raspberries; day 4 of the experiment: deep-frozen of all three species; Figure 17 E.

Experiment No. 3, Group 3: April 1974, fresh ivy berries; duration of the experiment: two days; Figure 17 F.

In addition, we, in an additional experiment (Berthold, 1975b), gave exclusively the following berries to ten birds hand-raised in 1974, under LD 10:14 conditions, between 1 and 6 August 1974: Day 1 of the experiment: fresh berries of the red-berried elder and deep-frozen raspberries and berries of the fly honeysuckle; days 2 to 4 of the experiment: fresh berries

of the red-berried elder, fresh berries of the fly honeysuckle, and deep-frozen raspberries; day 5 of the experiment: fresh raspberries, berries of the fly honeysuckle, and berries of the red-berried elder; day 6 of the experiment: fresh alder buckthorn berries (Figure 18).

Robin: In three experiments under conditions of natural light, eight birds hand-raised in 1974 were given the following fruits *ad libitum*:

Experiment No. 1: October - November 1974; day 1 of the experiment: deep-frozen alder buckthorn berries and deep-frozen berries of the red-berried elder; day 2 of the experiment: deep-frozen alder buckthorn berries and deep-frozen berries of the spindle tree as well as fresh berries of the common elder; day 3 of the experiment: as on day 1 of the experiment; Figure 17 G.

Experiment No. 2: January 1975, deep-frozen berries of the spindle tree; duration of the experiment: three days; Figure 17 H.

Experiment No. 3: January 1975; days 1 to 4 of the experiment: deep-frozen berries of the alder buckthorn and of the red-berried elder; Figure 17 I.

Blackbird: In five experiments under conditions of natural light, eight birds hand-raised in 1974 were given the following fruits *ad libitum*:

Experiment No. 1: October 1974, fresh and deep-frozen alder buckthorn berries; duration of the experiment: three days; Figure 17 K.

Experiment No. 2: January 1975, deep-frozen berries of the hawthorn; duration of the experiment: four days; Figure 17 L.

Experiment No. 3: January 1975, deep-frozen alder buckthorn berries; duration of the experiment: four days; Figure 17 M.

Experiment No. 4: February 1975: fresh apples; duration of the experiment: four days; Figure 17 N.

Experiment No. 5: March 1975, fresh ivy berries; duration of the experiment: four days; Figure 17 O.

Results: Exclusive feeding of fruits to the birds belonging to the respective groups resulted in considerable decline of body weight already within a few days (Figures 17 and 18). A decline of body weight or a trend in that direction was evident already on day 1 of the experiments. In part, already from day 2 of the experiments on, birds belonging to the different groups were fluffed up, sat quietly in their cages for long periods of time, and made a sick impression. In the first experiments using garden warblers and blackcaps, respectively, the birds were so weak on the last day of the experiment that one and two, respectively, died. For that reason, subsequent experiments were discontinued at an earlier point in time once the birds exhibited marked fluffing.

174

The rates of decline of body weight did not differ between the different experimental groups and within the individual experimental groups during feeding with different fruits or with identical fruits offered during different seasons.

The two groups of garden warblers given berries of the fly honeysuckle with and without drinking water, respectively, consumed, on average, 13.8 ± 10.07 g and 8.4 ± 8.10 g berries, respectively; there existed no significant difference between them with regard to the quantities of berries consumed.

175

During exclusive feeding with vegetable matter, the birds did not consume the same amounts of food on each day, and the body weight did not decline in linear fashion over the course of the experiment, but rather

showed the following relationship (Figure 19): Consumption of vegetable matter rose—at least during the first days of the experiments—significantly, for example, in the blackcap (Figure 19, upper left diagram) from 10 g alder buckthorn berries on day 1 of the experiment to over 30 g on the last day of the experiment. On the basis of the initially low consumption of vegetable matter and subsequently more intensified consumption of that matter, the body weight exhibited a trend to declining first more rapidly and then more slowly.

Maximally, the blackcaps consumed 36.0 g, the garden warblers consumed 36.2 g, and the blackbirds consumed 80.1 g fruits/day.

3.3.3. Alternate feeding with animal food and vegetable food

176

Once, on the one hand, garden warblers had exhibited normal behavior and normal continuation of circannual processes (Section 3.3.1.), and, on the other hand, all experimental groups of all species investigated had been unable to maintain their body weight even over short periods of time on pure vegetable diet, we went ahead and investigated in additional experiments the effects exerted by alternate feeding with animal food and with vegetable food on both behavior and body weight.

Garden warbler (Figure 20)

Brief description of the experimental conditions: Six birds hand-raised in 1973 were investigated in 1973 under LD 10:14 conditions; experimental diet: mealworms and fresh as well as deep-frozen berries of alder buckthorn alternately for a series of days (for details, cf. Figure 20).

As is illustrated by the representative example plotted in the upper diagram of Figure 20, exclusive feeding with alder buckthorn berries led in

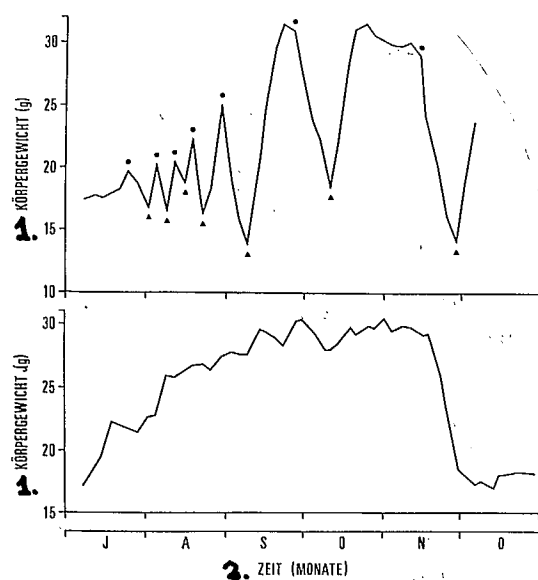


Figure 20 - Body weights of two garden warblers. Upper diagram: Data obtained in the experimental bird, with alternate exclusive feeding of berries (onsets of periods indicated by black dots) or exclusive feeding of *Tenebrio* larvae (onsets of periods indicated by black triangles). Lower diagram: Data obtained in the control bird. Key: 1, Body weight; 2, Time (months).

each instance to rapid decline of body weight. When the experiment was continued on berries for an adequate length of time, body weight reached extremely low values (in Figure 20, for example, during September and November with weights of 13 and 14 g, respectively, at which levels the pure vegetable diet was discontinued. Subsequent feeding of mealworms resulted in rapid recovery of the body weight, which soon attained values to be expected in correspondence with the respective phases of migration.

Blackcap

Thirty-four nest-living blackcaps were fed during nestling development, in part, with raspberries, in addition to animal food (above all, ant pupae).

The results obtained in that study have been reported elsewhere (Berthold, 1976b). To the extent that they belong within the framework of the present paper, the results of that experiment will be treated further below in Section 4.

3.3.4. Determination of the quantities of animal food required
to maintain life

177

The experimental results reported so far indicate that the omnivorous avian species investigated by us are able to live exclusively on animal food (garden warbler, Section 3.3.1.) and will behave normally under that diet, but cannot survive exclusively on vegetable food (Section 3.3.2.). In the experimental work described next, we have made an attempt to determine the quantity of animal food required for maintenance of body weight with simultaneous feeding of vegetable food *ad libitum*.

Garden warbler (Figure 21)

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1973 were investigated in 1973 during the onset of the period of migration (end of July, early August) under LD 10:14 conditions; experimental diet: first for five days only fresh and deep-frozen alder buckthorn berries, berries of the fly honeysuckle, and berries of the red-berried elder *ad libitum*, until reduction of body weight, in essence, had produced a fat-free body; subsequently—in addition to *ad-libitum* feeding of deep-frozen berries of the alder buckthorn—we gave on 15 days daily supplements of 2 to 4 g mealworms (one half of that ration in the morning, and the other half around noon) (for details, cf. Figure 21).

On supplementary feeding of 4 g mealworms/day with *ad-libitum* feeding of berries of the alder buckthorn, the experimental birds always exhibited

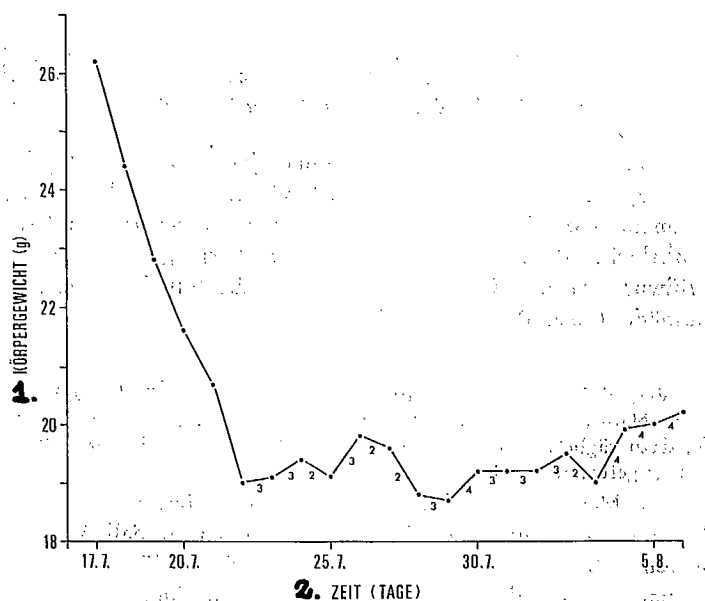


Figure 21 - Mean body weights of 8 garden warblers feeding ad libitum on berries, and from 22. 7. on, in addition, on 2 to 4 g *Tenebrio* larvae/day. For details, cf. Section 3.3.4. Key: 1, Body weight; 2, Time (days).

an increasing trend in body weight; on feeding of 2 g mealworms/day, always a decreasing trend; and on feeding of 3 g/day, in four cases an increasing trend; in one case, a decreasing trend; and in two cases a constant trend. Under conditions of *ad-libitum* feeding of berries of the alder buckthorn, the quantity of mealworms required to maintain body weight, thus, amounted in the group investigated to between 2 and 4 g, i.e. to about 3 g/day. Apart from the mealworms, these birds, on average, consumed 24.9 ± 9.90 g alder buckthorn berries/day, i.e. more than their body weight during the course of the experiment.

Robin

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1974 were investigated in 1975 during February for three days under

conditions of natural light; experimental diet: deep-frozen berries of the alder buckthorn and of the red-berried elder *ad libitum*, and, as daily supplement, 1 to 3 g mealworms, given one half in the morning, and the other half around noon.

Supplements of 1 and 2 g mealworms/day, respectively, resulted in reductions of body weight in seven of the eight birds (on average, 0.4 and 0.1 g, resp.). When the supplement amounted to 3 g mealworms/day, only three birds lost weight; one bird gained weight; and four birds maintained their body weight. Accordingly, it appears that the quantity of mealworms (with *ad-libitum* feeding of berries) required to maintain body weight in the robin also amounts to about 3 g, as in the case of the garden warbler (cf. further above under a).

Blackbird

Brief description of the experimental conditions: Eight birds hand-raised in 1974 were investigated in 1975 during February for six days under conditions of natural light; experimental diet: frozen and fresh apples (Ontario) *ad libitum*, with daily supplements of 1 to 3 g mealworms, (with one half of that ration fed in the morning, and the other one fed around noon).

A supplement of 1 g mealworms/day resulted in reduction of body weight in seven of the eight birds (on average, 1.4 g). When the supplement amounted to 3 g mealworms/day, five birds gained weight, and three lost weight in one case, and seven birds gained weight, and one lost weight in an other case. When the supplement amounted to 2 g mealworms/day, five birds gained weight, and three lost weight in one case, and two gained weight, and six lost weight in a second case. Accordingly, it appears that the quantity of mealworms (with *ad-libitum* feeding of apples) required to maintain body weight in the blackbird amounts to between 2 and 3 g.

In the blackbird, thus, a supplement of mealworms equal to about three to four per cent of its body weight is sufficient to maintain body weight, averaging about 74 g; in the garden warbler and the robin, on the other hand, mealworm supplements equalling about 16 and 19 per cent of body weight were required to main body weight. At a daily supplement of 2 to 3 g mealworms, the blackbird consumed, on average, 56.9 ± 19.24 g apple/day, i.e. about 77 per cent of its body weight.

3.4. Caloric contents and constituents of the diets employed (Table 2)

In order to assess the different animal and vegetable substances employed as food with regard to both their nutritional values and the quantities taken up, we have determined the energy (Joule, caloric) and constituent contents of a series of substances, which values are reported in Table 2 (Table 2a and Table 2b). In addition, we have compiled corresponding data reported by other workers. The determinations of our own material (cf. Section 2) were based always on one to five random samples.

4. Conclusions and discussion

4.1. Seasonal changes in food preferences

The experimental results reported in Section 3 indicate that the avian species investigated change their food preferences with the seasons also under constant conditions: In both the garden warbler and the blackcap investigated over an adequate period of time, animal components and vegetable components alternated with the seasons in the food consumed. The occurrence of spontaneous, seasonal changes in food preferences between animal food and vegetable food independent of food supply in omnivorous species,

thus, has been demonstrated with certainty not only in mammals (Andriant-siferana and Rahandraha, 1973a; 1973b), but now also in birds. Even if, hitherto, circannual periodicity of changes in food preference and, thus, definite demonstration of its endogenous nature under constant conditions has in no case been illustrated, two findings nevertheless suggest that the changes in food preferences observed under constant conditions are actually based on endogenous periodicity: (1) In the garden warbler, the changes observed in food preferences are closely correlated with the course of the circannual processes, for which endogenous circannual periodicity has been demonstrated (e.g. Berthold, 1974a), and (2) these changes occur also in inexperienced juvenile birds raised under constant conditions.

Garden warbler, blackbird, and robin preferred, in the experiment, at no time vegetable food, but always, under all experimental conditions, animal food; the vegetable food component was increased in relative terms only in transitory fashion. The blackcap preferred vegetable diet in transient fashion, in coincidence with changing circannual events. The European tree sparrow regularly selected vegetable food first of all. In all species investigated, it was found that the hyperphagia underlying the increases of body weight associated with fat deposition was always based, in essence, on intensified consumption of animal food; vegetable diet was of distinctly lesser significance in that connection. The migrating species preferred, in general, animal food during the period of migration or, at least, exhibited a trend in that direction. Only in the case of the blackcap, it appears possible that the preference of vegetable food coincides with the period of migratory restlessness—in that case, however, only if, and as long as, the body weight is not increased. These observations speak clearly

against the hypothesis outlined in Section 1, according to which omnivorous migrants prefer (high-carbohydrate) vegetable matter during the periods of migration, in order to have available in that manner an adequate supply of basic substances (above all, carbohydrates) for fat synthesis and deposition. For that reason, we will in the following sections investigate and discuss in some detail why individual species in general—and during certain periods, in particular—consume even relatively low-grade vegetable matter.

4.2. Significance of animal diet and of vegetable diet for omnivorous birds

The experimental work reported in Section 3 has demonstrated that omnivorous songbirds are able to live on a diet consisting exclusively of animal food, i.e. garden warblers were able to do that at least over an experimental period of nine months. Roerig (1903) arrived at similar findings; and Hoppe (1968a) kept [individual belonging to] eight different species "without visible injury" for 20 months on an exclusive diet of meal-180worms (with addition of vitamins; cf. Section 4.4.). Following exclusive animal feeding for nine months, our garden warblers exhibited normal behavior and a normal course of circannual processes, so that we are permitted to conclude that, for them, pure animal nutrition apparently represents adequate nutrition.

With respect to pure vegetable nutrition, it is known, for example, that—apart from the Gallinaceae specialized, inter alia, for digestion of cellulose (e.g. Stresemann. 1934; Pendergast and Boag, 1971; Inmann, 1973; Potapov, 1974; Leznicka et al., 1975)—even omnivorous seed-eating birds are unable to make do with seeds alone (house sparrow and *Spizella arborea* [i.e. the American tree sparrow; Transl.] in experiments with seeds,

Thybusch, 1957 - 1958; Maxwell and Dicaprio, 1972; *Passer montanus* apparently in the natural habitat with seeds; Deckert, 1968; Keil, 1973; *P[yrhula] pyrrhula* [the bullfinch] starting around the end of February with buds; Newton, 1966). When garden warblers, blackbirds, and robins were given at different times exclusively various fruits (different berries, apples, and fruits of the spindle tree), which fruits these birds consume in the natural habitat in more or less large quantities more or less regularly (Section 1), their body weight declined immediately and continuously despite intensified consumption of fruits, and reached lethal values very rapidly, when no animal food was added to the diet. The vegetable food provided, to which food the birds were accustomed from their natural habitat, represents for these particular avian species no basis for existence. Apart from vegetable food, these birds require either additional essential—"better"—vegetable food [as a rule, not the case (e.g. Naumann, 1897 - 1905; Schuster, 1930; Niethammer, 1937; Moehring, 1957a)] or animal food [usually the case (cf. further below)]. On the basis of these considerations, we then understand why species of omnivorous songbirds do not prefer exclusively or do not prefer to a very large extent berries and other pulpy fruits during the period of migration: Instead of contributing to increases of body weight and fat deposition, these foods would bring about the opposite effect, *viz.* reduction of weight.

There now arises the question: Why do omnivorous songbirds consume berries and other pulpy fruits in the first instance? My answer to that question—for the time being regarded as a working hypothesis—is: *These vegetable foods are first of all secondary or supplementary foods for economic reasons*, and this in particular—due to exogenous factors—(1) during

(hard) times, where animal food is relatively scarce, and (2) during periods of high nutritive requirements, when animal food in sufficient quantities can be obtained only with excessive effort. Other authors have assumed that the situation actually may be as outlined above, without, however, having been able to support their suggestions with experimental evidence: Berndt and Meise (1959) have stated that berries and pulpy fruits represent "at best supplementary food" for omnivorous birds. On the basis of extensive investigations of stomach contents, in which the authors found in 90 per cent of all cases also animal food, and between April and August approximately uniform quantities of animal food, Havlin and Folk (1965) assumed in the case of the starling that these birds consume pulpy fruits only in addition to animal food. According to Newton (1966), buds probably represent, above all, supplementary food for the bullfinch (*P. pyrrhula*). Wodner (1967) assumed that apples represent for "most species" only "emergency or occasional food," and only for the thrush a "winter food readily consumed." According to Kear (1972), the "plant-eating habit . . . probably is of secondary nature," and Morton (1972) "hypothesized that temperate-zone species would 'choose,' evolutionary, animal food over fruit during the breeding season. . . ." Errington (1937) and Holder et al. (1975) found—to be sure, not in omnivorous songbirds, but in pheasants (*Phasianus colchicus*) and turkeys—losses of weight or reduced increases of weight during feeding with pulpy fruits, indigestible seeds or alfalfa, respectively; for that reason, Errington spoke of inadequate winter emergency food. The hypothesis elaborated by me is supported furthermore by five categories of observations, data, and considerations, which I will discuss next.

(1) Regular consumption of animal food: If it is true that omnivorous songbirds, in accordance with the hypothesis under discussion, consume vegetable food in the form of berries and other pulpy fruits first of all as supplementary food, then it should be possible to demonstrate very regularly animal food in their diet. That actually appears to be the case: For example, Eble (1963) has found that the blackbird, the song thrush (*Turdus philomelos*) and the starling consume animal food all the year round (in this connection, cf. Havlin and Folk, 1965; Cvitanic and Nivak, 1966; cf. further above). Gromadzki (1969) actually has described animal food as "basic food" in the case of the starling. During the spring, when they regularly consume ivy berries (cf. Section 2), blackcaps, despite the presence of abundant supplies of these berries, eagerly catch insects in between (personal observation; Berthold). Omnivorous songbirds regularly consume animal food also during the period of migration: blackbirds during spring migration (on Heligoland in one investigation, about 60 per cent versus only 40 per cent vegetable food; Vauk and Wittig, 1971); garden warblers during fall migration (animal food found in 82.5 per cent of all stomachs examined on Heligoland; Kroll, 1972; whitethroats (*Sylvia communis*) during fall migration (for a review, cf. Emmrich, 1975); and 35 species systematically investigated in that regard on the Mettnau Peninsula on Lake Constance (Brensing, 1976; and further below in Section 4). Consumption of animal food has been demonstrated also in the European tree sparrow and the bearded tit, which are major seed-eaters, and this occasionally also during the winter months when seeds represent the main food (Spitzer, 1972; Gruen, 1975). Even the Tetraonidae extremely specialized for plant food consume—at least at certain times—animal food (e.g. Pauli, 1974; Zwickel

et al., 1974), as do nectar-drinking birds, which, probably, depend partly on animal food (e.g. Young, 1971; Stiles, 1973; Poley, 1974; Wolf, 1975; but cf. also Groebbels, 1932); and more detailed investigations have revealed that many so-called frugivorous species actually are not exclusively frugivorous (e.g. Morton, 1973).

Furthermore, the extraordinary uptake of animal food observed during emergency times speaks for my hypothesis. For example, chaffinches will pick residual flesh from bones during the winter, and eat animal fats (Bodenstein, 1953); coal tits (*Parus ater*) and great tits (*Parus major*) consumed chironomids during the winter and, in fact, will establish stores of these insects (Buerkli, 1973); during the winter, robins will search for food in soil and litter churned up by pigs (Cugnasse, 1973); starlings steal ants from green woodpeckers (*Picus viridis*) searching for food; white wagtails (*Motacilla alba*) catch flies during the winter in lamplight (King and King, 1973; 1974); and moorhen (*Gallinula chloropus*) collect animal food from molehills (Becker, 1975). The blackbird may ingest human feces during the winter (Strawinski, 1967), and the song thrush and the moorhen have been observed to feed on bird droppings during the winter (Boyle, 1970; Engler, 1973). Like the frequent eating of fecal matter of nestlings by the parents, we may be dealing here with extraordinary, but directed ingestion of animal food. Not only the droppings of nestlings (juvenile birds) (e.g. Hoppe, 1970; Blem, 1973), but also those of adult birds contain energy in utilizable form to such a considerable degree—for example, 30 to 40 per cent protein are present in dried chicken droppings, in addition to calcium and phosphorus—that, for example, processed fowl droppings are utilized in animal production with some success as supplements to feeds for fowl and large animals

(e.g. Blair, 1974; Smith, 1974; Cunningham and Lillich, 1975; Trakulchang and Balloun, 1975a; 1975b). Finally, the observation showing that our experimental birds, in part, consumed no food for up to three days when given an exclusive diet of fruits, and robins, in fact, refused to eat the fruits of the spindle tree, the so-called "Rotkehlchenbrot" ("bread of the robin") (Sunkel, 1950) (Section 3.2.) may, under certain circumstances, speak for the hypothesis under discussion.

(2) Regular consumption of vegetable food: If it is true that vegetable food in the form of berries and other pulpy fruits, in accordance with the afore-outlined hypothesis, represents first of all supplementary food for omnivorous songbirds, then that food should be consumed regularly not only during certain periods, but, in general, during times when animal food is scarce, i.e. during hard times. That actually appears to be the case: garden warblers, thrushes and starlings, for example, feed practically during the entire year on vegetable matter (e.g. Moehring, 1957a; Eble, 1963); and garden warblers and thrushes feed during the whole year even on berries: after arrival on the breeding range, on ivy berries until well into the breeding season (e.g. Moehring, 1957a; and personal observations, Berthold), with which berries thrushes also feed their young (e.g. Heinroth and Heinroth, 1929; Snow, 1971); beginning with the breeding season, they feed on a great number of different berries (cf. Section 1), which, in part, are also used to feed the young (e.g. the review published by Schuster, 1930; furthermore, Wahn, 1950; Moehring, 1957a; Emmrich, 1973; and cf. further below); during migration also various berries, and this also during the winter (on the winter range) (Section 1; and, for example, Win=stanley et al., 1974). As one can regularly observe, thrushes, for example,

eat apples and berries of ornamental shrubs during the winter, and this more intensively once (strong) frost sets in or snow falls. According to Schneider (1957), blackbirds eat ivy berries, in particular, during winters with much snow. Bird and Smith (1964) found that *Agelaius phoeniceus* [the red-winged blackbird] during June and July lives, in wet regions with large supplies of insects, exclusively on insects, but, in agricultural regions, during the same months, lives on insects only to 70 per cent. Schmidt (1964) found in Hungary that the supply of elder berries and the number of birds present during the period of fall migration are correlated. It is furthermore known that, for example, garden warblers, other "insectivores" and other omnivorous songbirds consume, in part, leaves at different times and, in particular, during hard times (phyllophagy, e.g. Schueze, 1943; Deleuil, 1952; Bairlein, 1975; Pfirter, 1975); take up seeds (Summers, 1975), eat flowers (Haensche, 1970); drink nectar and other plant juices (e.g. Groebbel, 1932; Moehring, 1957b; Prinzinger, 1972; Pettet, 1975); eat mushrooms and lichens (e.g. Nordberg, 1942; Radford, 1968; Fuchs, 1973; and personal observations, Berthold); and pluck buds (e.g. Strawinski, 1967; general reviews: for example, Groebbel, 1932; Berndt and Meise, 1959; Kear, 1972).

Unusual eating of vegetable matter has been reported also in other avian families and this, in particular, for different times: According to Fry (1967), Meropidae (bee-eaters) prior to migration consume parts of the fruits of the oil palm, and various Accipitridae also feed on these fruits (Pettet, 1968), which birds may also eat berries (e.g. Stresemann, 1934). During the coldest winter of the century, i.e. the winter of 1962 - 1963, one kestrel (*Falco tinnunculus*) actually fed on apples (Schnebel, 1968).

Many omnivorous songbirds—like sylvia warblers and thrushes, for example, but also other species—frequently feed their young with vegetable matter, i.e. usually with berries and other pulpy fruits, and this, in particular, in the case of late broods (for a review, cf. Schuster, 1930; and also Niethammer, 1937; Wahn, 1950; Loehrl, 1957; Moehring, 1957a; Volkmann, 1957; Havlin and Folk, 1965; Snow, 1971; Meitz, 1972; Mackrodt, 1973; Radford, 1974; Warren, 1974, Butlin, 1975; Schoenn, 1975).

In a series of cases, it has been stressed that consumption and feeding of more pulpy vegetable matter, like berries, may be observed during times of more or less marked scarcity of animal food (e.g. Moehring, 1957a; Dchnebel, 1968; Tutman, 1969; Prinzinger, 1972; Glutz Von Blotzheim, 1973). According to Gruen (1975), European tree sparrows feed more seeds [to their young] when the insect supply is inadequate. According to Newton (1966), bullfinches eat buds, above all, when seeds are scarce. In at least one case—that of the black redstart, *Phoenicurus ochruros*—berries were fed to the young also when insects were present in abundance.

During a hot and dry period during August of 1975 in Moeggingen, blackbirds, once they were no longer able to work the hard ground, ate even unripe rowanberries, elder berries, and tomatoes (Thielcke and Loehrl, personal communication; and personal observations, Berthold). After rain had been falling, these birds paid no attention even to ripe rowanberries. In this connection, there arises the question whether these fruits were, perhaps, consumed also, or first of all, for their water content. For the purpose of water uptake, blackcaps will eat and prefer berries already shortly after leaving the nest, long before migration (Section 3.1.). This suggestion is supported by the finding showing that blackcaps, apparently, during

the wet summer of 1975 consumed berries of the fly honeysuckle growing on the Moeggingen Institute grounds far less rapidly than during less wet summers. The preference of berries coinciding in the blackcap with juvenile moult might be associated with the high water requirement of the avian body during moult (e.g. Newton, 1968; Myrcha and Pinowski, 1970).

(3) Consumption of animal food in the abundant presence of vegetable food: In the case of starlings—which birds have been extensively investigated due to the economical damage caused by their consumption of vegetable matter in the form of cherries, grapes, olives, and other fruits—it is known (as already mentioned in Section 1) that they "may prefer insect food to cherries" (for a review, cf. Bruns and Haberkorn, 1960). It can also be regularly observed that starlings, despite the abundant presence of readily accessible grapes, will, in addition, consume insects, as, for instance, over meadows neighboring the vineyards or during extensive aerial hunts for insects (e.g. Brackbill, 1952), and, in part, directly over the vineyards. Similar observations have been made regularly also in other species, as, for example, in thrushes, with respect to fruits and animal food, respectively: For example, during the winter, blackbirds—even in full view of trees still bearing an abundant supply of fruits—will expend much time and effort on turning even snow-covered litter in order to search for snails, spiders, and other animal food, which animals can be demonstrated also during the winter in their stomachs (e.g. Eble, 1963). These observations clearly characterize vegetable food as a secondary food, which is not eaten exclusively even when vegetable supplies are superabundant.

(4) Exclusive animal nutrition of omnivorous migrants on resting sites during migration: In systematic investigations of the

consumption of food by migrating birds on a resting site on the Mettnau Peninsula on Lake Constance, where vegetable food—and, above all, berries of the alder buckthorn—is available in unlimited quantities (Berthold and Schlenker, 1975), ingestion of vegetable matter could not be demonstrated in 19 of 35 species (Brensing, 1976). Among these 19 species, there was a number of species, in which consumption of vegetable food can be demonstrated at least occasionally (for example, leaf warblers, reed warblers, icterine warblers (*Hippolais icterina*); e.g. Naumann, 1897 - 1905; Hofmann, 1970; Orr, 1970). These particular observations in species, which deposit body fat while on the Mettnau Peninsula and increase their body weight (unpublished results), demonstrate convincingly that omnivorous songbirds will do without vegetable food during the period of migration on resting sites with abundant supplies of animal food, and the vegetable food, thus is characterized as possible, but not essential, food, i.e. as supplementary food. Other migrant species, which consume no vegetable food at all or almost no vegetable food at all, perhaps, have been forced to adapt their life cycle to relatively early fall migration, i.e. to migrate at a time where animal food is still present in abundance (like the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*, for example) or for that reason have evolved only rudimentary structures for fat deposition (like the chiffchaff, *Phylloscopus collybita*, for example; unpublished results).

(5) Inadequate nutritive content of vegetable food: All experimental groups of the species investigated by us lost body weight rapidly and continuously on exclusive feeding with fruits, even when extraordinarily large quantities of fruits were consumed; in these trials, the body weight soon reached lethally low values (Section 3.3.). That decline might be due, on the one hand, to the presence in the fruits of substances injurious

to the organism or, on the other one, to the absence of essential substances from these fruits or to inadequate presence of these essential substances. (The latter substances might be nutritive substances or conutrients. Conutrients are substances required in nutrition by certain nutrients, and may exert favorable or unfavorable effects; for a review, cf. Fisher, 1972).

Apart from a few exceptions—like turkey chicks, for example, which suffer toxic effects after ingesting the berries of the pokeweed, *Phytolacca americana* Barnett, 1975)—birds are extraordinarily resistant to toxic vegetable substances, like alkaloids, glycosides and, even, strychnine (e.g. Groebbels, 1932; Stresemann, 1934; Kear, 1972). For example, the blackbird, compared to man, exhibits a tolerance toward atropine of $10^3:1$ (Seuter, 1970). Our experimental birds reacted not only to certain fruits [like the berries of the alder buckthorn, for example, with their well known purgative action (e.g. Hueckel, 1954)], but also to all other fruits with decline of body weight, for instance, even to apples, which even for man contain hardly any toxic substances. We would therefore be permitted to assume that rather the absence of certain essential substances than the presence of toxic substances must be held responsible for the observed decline of body weight. Furthermore, the declines of body weight were about identical with all fruits given to our birds. If we consider the constituents of the respective animal and vegetable substances employed by us as foods (Tables 2a and 2b), we are struck, above all, by the low protein contents (related to fresh weight) of the vegetable substances amounting to 0.3 to 5.3 per cent versus 12.4 to 21 per cent in the case of the animal substances. It is known on the basis of a series of investigations that

protein contents of around 13 to 30 per cent are required for maintenance of body weight, optimal growth, and good laying performance, above all, in fowl. If the protein contents are below the latter level, we will see both retarded growth and decline of body weight (e.g. Zucker et al., 1967; Johnson, 1971; Kear, 1972; Cilley et al., 1973; Scott, 1973; Voitle et al., 1974). Groebbels (1932) found in the chaffinch, the goldfinch (*Carduelis carduelis*), and the robin that their protein requirements in the food amounted to 4.1 - 4.5, 5.7, and 9.2 per cent, respectively. According to Elden (1965), four per cent protein in the food of *Spizella arborea* represents the minimum for existence at body weight already reduced. According to all these data, the protein contents of the individual fruits employed by us as foods are—with the exception of ivy berries (Table 2) far below the minimum level generally required.

I then propose the following working hypothesis: *The reductions of body weights observed in the omnivorous birds under exclusive consumption of fruits are caused first of all by the overly low protein contents of these fruits* (cf. also Section 4.5.). The following observations reported by Pulliainen et al. (1968) speak greatly for the proposed hypothesis: Following consumption of stalks of *Vaccinium myrtillus* [= *myrtilloides* (?)] (the sour-top or velvet-leaf bilberry), willow grouse (*L[agopus] lagopus*) exhibited a nitrogen balance of ± 0 , but following consumption of mountain-cranberries, *Vaccinium vitis-idaea*, a negative nitrogen balance. According to Pendergast and Boag (1971), cranberries exhibit a protein content of 5.1 per cent, which corresponds approximately to that of ivy berries (Table 2). In the case of pure fruit consumption, omnivorous songbirds, like those investigated by us, having ingested quantities per day exceeding by far their

body weight (Section 3.3.), no doubt, have reached the limits of their ability to digest, so that their protein requirements could not be covered by simply increasing consumption still further. The fact that omnivorous seed-eaters, in contrast to ^{the} frugivorous species investigated by us, are, in part, able to live solely on seeds (cf. further above) may well be attributed to the significantly higher protein content of seeds, amounting to 30 per cent or more (e.g. Groebbels, 1932; Willson and Harmeson, 1973). It is furthermore possible that the protein content of the fruits—low to begin with—cannot be utilized fully at least by certain birds (above all, by the Passeres, which are unable to digest cellulose; e.g. Havlin and Folk, 1965), since the digestibility of crude nutritive material is relatively poor in non-ruminants in the case of substances rich in crude fiber, like fruits (e.g. Bergner, 1970). That poor digestibility may also be the cause that seed-eaters are able to maintain their body weight with certain seeds, but not with other ones (e.g. Maxwell and Dicaprio, 1972). Differences in the digestibility of skeletal substances and in the utilization of crude nutritive substances of different kinds of food are known in birds; such differences exist, for example, between gallinaceans and numidids, and between rye and a cross of rye and wheat as food for fowl (Vogt and Stute, 1974; McNab and Shannon, 1975). With respect to their biological value (e.g. Baessler et al., 1975), vegetable proteins are of high nutritive value, and are equivalent or superior to fish meal, for example (e.g. Phillipson, 1966; Woodham, 1971; Debry et al., 1975), and, thus, should represent no bottleneck for fruit-eating omnivorous songbirds. For that reason, ruminants—for which the protein contents of plants are sufficient due to the high utilization of their food by these animals (e.g. Eisfeld, 1975)—among the

mammals, and avian families highly adapted to vegetable nutrition, like tetraonids, are able to live on vegetable matter at least over relatively long periods of time (e.g. Pendergast and Boag, 1973).

4.3. Strategy of food uptake of omnivorous songbirds

In the preceding sections, it has been demonstrated that the species investigated by us and, beyond them, no doubt, also other omnivorous songbirds are unable to feed themselves adequately with pulpy vegetable food like berries and other fruits, and, in part, also with seeds, probably due to the low protein contents of these substances, and require, in addition, essential animal food. The fact that vegetable matter is consumed nevertheless and, at times, even consumed in considerable quantities, is interpreted by me as an instance of economic adaptation to certain nutritional realities (Section 4.2.). This particular economic strategy will be treated in some detail in the present subsection.

187

As the experimental work performed by us has demonstrated, omnivorous songbirds are well able to live on an exclusive diet of animal food (Section 3.3.). They prefer—with the exception of the European tree sparrows—animal food on a regular basis (Sections 3.1. and 3.2.), and/or consume that kind of food in their natural habitat frequently during practically the whole year (Section 4.2.). According to Morton (1973) [evolutionary . . . temperate-zone birds . . . choose . . . animal food"—at least during the breeding season. These findings suggest that, at least, many omnivorous songbirds are able to live exclusively on animal food probably all the year round, and actually, in part, should be able to just that according to our experimental results. However, frequently two temporary difficulties must be faced: (1) Transient lack of animal food, and (2) intensification of nutritional requirements at certain times in the life cycle.

In the moderate zones, temporary lack of animal food occurs, above all, during the winter, but possibly also during the summer, when the insects decline greatly in numbers and, due to the great numbers of newly fledged juvenile birds, there exists maximal bird density (e.g. Lack, 1954). In addition to winter rest, migration or adaptation of the techniques used for obtaining animal food, omnivorous songbirds during the winter have available, above all, the possibility of changing the type of food they select (e.g. Morse, 1971): (intensified additional) consumption of vegetable food. As has been demonstrated by our experimental results, blackbirds, for example, are able to survive during the winter with a few grams of animal food per day, if they have available large quantities of fruits (approximately 75 per cent of their body weight/day) in readily accessible form (Section 3.3.). That small amount of animal food, as a rule, can be obtained by these birds, even if occasionally with some effort only. Protective adaptations, like highly reduced locomotor activities (e.g. Biebach, 1974) would frequently not be possible during the winter (due to the high expenditure of energy), if these birds had to live on an exclusive diet of animal food. In cases where the share of animal food required as minimum cannot be obtained over short periods of time—for example, due to the presence of a thick cover of snow—there exists, in theory, the possibility that birds will utilize their fat stores for certain periods of time (e.g. Biebach, 1974)—as is done, for example, by pheasants to a striking extent (Lehtonen, 1975)—or will fall back on their protein reserves in the muscles (e.g. Kendall et al., 1973). The abundant presence of vegetable food is a precondition for the strategy of consuming large quantities of vegetable matter in combination with low consumption of animal food during the winter.

In this connection, it is characteristic, for example, that lingering of the brambling (*Fringilla montifringilla*) during the winter in Norway, and that of the fieldfare (*Turdus pilaris*) during the winter in Finland depend on the supply of berries of the sorb tree (*Sorbus*) (Eriksson, 1970; Tyrv inen, 1975). The omnivorous songbird able during hard times to consume large quantities of vegetable food in combination with small quantities of the animal food present will, under certain conditions, be able to pass the winter in temperate zones, and there occupy breeding sites early during the spring, entailing possible advantages with regard to reproduction (e.g. Von Haartman, 1968).

The second difficulty—intensification of nutritional requirements at certain times—occurs, in particular, during the periods of migration. Above all, the typical migrants must, during the time of hyperphagia associated with fat deposition, consume more food—in part, more than 30 per cent more food—than outside of the periods of migration. Frequently, the supplies of animal food are already relatively low during fall migration or are still relatively low during spring migration. Furthermore, the locomotor activity performed during daylight by nocturnal migrants is—at least, partially—reduced during the periods of migration (for reviews, cf. Berthold, 1971; 1975a). In the case of exclusive animal nutrition, the task to be resolved by omnivorous birds during the period of hyperphagia associated with the event of migration would frequently be: To obtain more food with less effort during times of poor food supply than during other times. That impossible task becomes possible if very much vegetable food is consumed in addition to a more or less reduced quantity of animal food, which vegetable food—like the berries of certain shrubs rich in fruits, for example—frequently

almost "grows right into the bird's bill," as it were. In the case of starlings, it has been demonstrated that they consume pulpy fruits in large quantities, in essence, in addition to animal food (Havlin and Folk, 1965).

Many omnivorous birds feed their young—above all, those of late broods—with, in part, considerable quantities of berries and other pulpy fruits, as do the starlings, for example, with cherries (Section 4.2.). Experiments, using blackcaps given raspberries, have demonstrated that feeding with berries considerably inhibited nestling development, but that the young were subsequently able to recover the ground lost (Berthold, 1976b). It then appears, on first approach, that it is not really judicious when omnivorous songbirds feed their young with berries. However, in cases where the supply of animal food is low (for example, during poor weather conditions, when adults, in part, feed up to 50 per cent less insects; e.g. Pfeifer and Keil, 1959; or in late broods relatively late in the year), or where the parents with late broods must already prepare themselves physiologically for moulting or migration, additional feeding of vegetable matter to the nestlings can be interpreted as an emergency measure in the sense that vegetable food is "better than nothing." Late broods in any case—i.e. not only with respect to feeding, but also with regard to the demands made on the nestlings and juveniles in connection with the highly accelerated juvenile development (e.g. Berthold et al., 1970)—frequently represent attempts "on the off-chance."

In all three situations described—situations that can be compared in ecological terms: scarcity of food in the case of late brood and during the winter, and intensified need for food during migration and during the breeding season—utilization by omnivorous songbirds of supplementary vegetable

food, in fact, not particularly high-grade, but, as a rule, available in large quantities, may contribute to a decisive degree to the positive resolution of negative situations of that nature. Wolf et al. (1975) have recently written: "The general concept of foraging efficiency, or profitability, seems to be an important component of theories dealing with prey selection. . . ." The above-described economic strategy employed by omnivorous songbirds represents a good example for that concept, but demonstrates in addition: In cases of marked consumption of relatively low-grade vegetable food, it is essential in the case of omnivorous songbirds that, apart from high profitability in foraging, a certain food component, *viz.* an animal component, will be obtained with the food. 189

With regard to the change from more animal food to more vegetable food and vice versa, we may mention, in conclusion, several additional adaptations of interest to that type of nutrition: The bearded tit—similar to the hibernators among the mammals (Vinogradova, 1972) adapts its gizzard with the season to the main food available (Spitzer, 1972). In the case of tetraonids, which, in the first instance, are already highly adapted to digestion of vegetable food (Section 4.2.), it has been demonstrated that these birds may have longer guts during the winter than during the summer (Pendergast and Boag, 1973).

4.4. Assessment of the experimental results

In the present subsection, we will discuss possible deficiencies in our experimental design, and possible sources of error in the assessment of the results as well as the measures undertaken to avoid errors.

In order to exclude the possibility of obtaining different responses in hand-raised birds and birds grown up in the natural habitat to certain

foods and, thus, the possibility of giving an erroneous interpretation of the results, we have performed food-preference trials in several species (garden warbler, robin; cf. Section 3) using hand-raised birds as well as birds trapped in their natural habitat. These experiments always yielded, in principle, corresponding results, so that we are permitted to assume that trials using these two groups of birds will, in general, yield corresponding results. We have also found no differences between experiments performed under conditions of natural light and under constant light conditions as well as between experiments using food stored in the deep-frozen state and fresh food. In sheep, similarly, no differences were found in nutrition when fresh grass and deep-frozen grass, respectively, was given to the animals (Beever et al., 1974).

In investigations like the ones presently under discussion, there arises, in principle, the question whether and to what extent we are permitted, on the basis of laboratory studies, to draw conclusions regarding situations existing in the natural habitat. In my view, the conclusions drawn in the present work are justified, since (1) not only hand-raised birds, but also freshly trapped birds have been used in the experimental work; since (2) extensive field studies have paralleled our laboratory studies; and since (3) field data available in literature have been used in drawing conclusions.

Garden warblers, in part, consumed particularly large quantities of rather low-grade vegetable food at the time of the marked decline of body weight toward the end of migration, when the large fat stores are reduced. It is well possible that, during that time, rather low-grade food is preferred to a certain extent, in order to facilitate the breakdown of the fat stores. Since caged birds, in part, are able to deposit greater stores

of "migration" fat than free-living birds, and, under certain conditions, utilize their fat stores less during the period of migration (e.g. Berthold, 1971; 1975a), it might be possible that consumption of relatively low-grade vegetable food toward the end of the period of migration is relatively higher in caged birds than in free-living ones. However, free-living birds, in part, arrive at their wintering sites toward the end of migration with relatively large fat stores (e.g. Berthold, 1975a), and these birds may then face problems in the breakdown of their fat stores similar to the problems faced in that connection by caged birds.

As method for determining the quantities of food consumed, we have employed weighing and comparison of weights (Section 2.3.). As further adequate method we may mention the volumetric determination of the food consumed; however, we have been unable to perform that procedure, since it is very complex. (For details on the methods for determining quantities of food, cf. Groebbels, 1932; Hartley, 1948; and Creutz, 1968, for instance.)

With regard to their food selection, the experimental birds frequently varied to a considerable extent. Variability of that nature—in part, changing with time—has been observed also in other investigations in both the field and the laboratory, and this in birds as well as in other groups of animals, and apparently is characteristic for food selection (e.g. Lack, 1954; Von Neuenstein, 1957, Allen and Clarke, 1968; Brown, 1969; Kear, 1972; Pinowski et al., 1973; Emmrich, 1974; Powell, 1974; Westoby, 1974; Brockhusen and Curio, 1975: "etho types"). With regard to this considerable individual and inter-individual variability, we have, in general, employed series of experimental birds or relatively large numbers of birds in the individual experiments, and, in part, have omitted calculations of mean values.

Table 2a - Calorific values, in Joule, and constituents of various animal matter used as food. TG, of dry matter; otherwise, of fresh weight. —, not determined. Key: 1, Food; 2, Investigators; 3, Joule (Kcal) content/g dry matter; 4, Water content, in %; 5, Protein content, in %; 6, Fat content, in %; 7, Carbohydrate content, in %; 8, Mineral content, in %; 9, *Tenebrio* larvae; 10, Ant pupae; 11, Noctuids; 12, Other lepidopterans; 13, Dry insect food; 14, Our own determinations, cf. Section 2.

1. Stoff	2. Untersucher	3. Joule-(Kcal)-gehalt/g Trockensubstanz	4. Wasser-gehalt in %	5. Protein-gehalt in %	6. Fett-gehalt in %	7. Kohlehydrat-gehalt in %	8. Mineral-stoffgehalt in %
<i>Tenebrio</i> -Larven 9.	IV. Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	28,29	(6,76)	59,6; 63,9	—	—	2,4
	Groebbels 1932	—	—	59,7	19,9	14,5	—
	Sabel 1969	22,39	(5,35)	61,9	20,8	12,0	1,86
	Eiff 1972	—	—	—	21	15,5	6,3
	Blem 1973	27,62	(6,60)	—	49 (TG)	—	—
	Taitt 1973	25,95	(6,20)	—	—	—	—
Ameisenpuppen 10.	IV. Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	26,70	(6,38)	76,0	12,4	—	6,16
	Groebbels 1932 (TG)	—	—	14,0	45,9	8,6	—
	Eiff 1972	—	—	—	13	3,5	2,5
11. Noctuiden	IV. Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	27,46	(6,56)	63,2	—	—	—
12. andere <i>Lepidoptera</i>	Singh & Yadava 1973	30,39; 25,24	(7,26; 6,03)	—	—	—	—
13. Insekten-Trockenfutter	IV. Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	25,24	(6,03)	11,0	48,0	—	4,89
	Eiff 1972	—	—	—	47	13	—

Table 2b - As Table 2a, but for vegetable matter used as food. The energy values are related to the pulp without the seeds (exception: raspberry). Key: 1 to 8, cf. Table 2a; 9, Apples: Bon apple; 10, Ivy berries; 11, Alder-buckthorn berries; 12, Fly-honeysuckle berries; 13, Raspberries; 14, Elder berries; 15, Berries of the red-berried elder; 16, Hawthorn berries; 17, Our own determinations, cf. Section 2; 18, . . . (pericarp only!); 19, (upper line: berries collected during August; lower line: berries collected during October).

1. Stoff	2. Untersucher	3. Joule-(Kcal)-gehalt/g Trockensubstanz	4. Wasser-gehalt in %	5. Protein-gehalt in %	6. Fett-gehalt in %	7. Kohlehydrat-gehalt in %	8. Mineral-stoffgehalt in %
9. Apfel: Bonapfel Ontario	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	17,74	(4,24)	83,7	—	—	—
	Eiff 1972	17,7	(4,23)	84,2	—	—	—
	Wirhs 1974	20,9	(5)	—	0,3	12,6	0,4
10. Efeubeeren <i>Hedera helix</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	29,51	(7,05)	58,3	—	—	—
	Snow 1971 (nur Perikarp!)	—	—	73	5,3	3,4	—
11. Faulbaumbeeren <i>Frangula alnus</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2) (oben: August, unten: Oktober gesammelt)	18,37	(4,39)	76,8; 74,9	2,3	—	7,0
		—	—	64,4	—	—	—
12. Heckenkirsche <i>Lonicera xylostea</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	17,49	(4,18)	86,6; 86,2	1,1	—	4,9
13. Himbeere <i>Rubus idaeus</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	23,44	(5,60)	84,0; 83,0	1,2	—	5,8
	Snow 1971	—	—	85	2,5	1,4	—
	Wirhs 1974	16,7	(4)	—	1,3	8	—
	Souci et al. 1975	10,79	(2,58)	84,5	1,3	0,3	8,07
14. Holunder: schwarzer <i>Sambucus nigra</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	—	—	79,8	2,3	—	6,1
	Snow 1971	—	—	90	—	—	—
	Souci et al. 1975	10,04	(2,40)	80,9	2,53	0	9,1
15. roter <i>S. racemosa</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	19,13	(4,57)	86,2; 83,0	1,2	—	1,6
16. Weißdorn <i>Crataegus monogyna</i>	IV. Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	18,12	(4,33)	65,8	—	—	—
	Snow 1971	—	—	73	1,2	1,0	—

The fruits used as foods were always obtained from plants used also by free-living birds as sources of fruits. In that way, we excluded the possibility of using fruits of plants perhaps avoided by birds (e.g. Watson, 1973). Regarding other measures instituted in the collecting of food, cf. Section 2.2.

It is well known that early food selection can influence subsequent food selection (e.g. Capretta, 1969; Rabinowitch, 1969; Pinowski et al., 1973). In order to exclude influences of that nature, we, in doubtful cases, have in principle employed either new experimental groups or several experimental groups or have performed experiments several times (at certain times) in food preference trials aimed at resolving new problems.

The extent of food consumption may, as has been demonstrated by the results obtained in various investigations (e.g. Katz, 1948; Goforth and Baskett, 1971), depend on the coloration and the properties of the background as well as on the illumination of the surroundings. In order to eliminate various influences of that nature on the experimental birds, all food preference trials have been performed with pieces of white paper covering the cage floor, which pieces were not removed between experiments, and with white porcelain dishes or plastic cups, in which the mealworms, vegetable food, and noctuids were offered, as well as with transparent plastic bathing basins, in which the dry insect food was offered. Furthermore, the cages were kept during all experiments inside of transparent collecting containers (cf. Section 2.3.). Within a given experiment or a given experimental series, the food was always offered in the same manner.

As animal food, we gave, above all, mealworms (*Tenebrio* larvae) and noctuids, in addition to ant pupae and dry insect food. Cummings (1967), for

example, believed that the nutritive content of mealworms was not sufficient for raising insectivorous birds. According to Hoppe (1968a; 1968b; 1969), foot and leg deformities and behavioral disorders seen following exclusive feeding with mealworms are attributable to vitamin deficiency. As is indicated by the data compiled in Table 2a and, above all, by the, in part, extensive investigations of the constituents of insects by Groebbels (1932), Sabel (1969), Dolnik (1972), Eiff (1972), Morton (1973), Singh and Yadava (1973), and McCauley and Tsymura (1974), inter alia, the caloric and constituent contents of mealworms largely coincide with those of other insects, and, in fact, are exceeded, in part, by other insect species (coleopterans, lepidopterans, orthopterans; e.g. Morton, 1973; Singh and Yadava, 1973). With regard to their caloric and constituent contents, the noctuids, the ant pupae and the dry insect food employed by us as food also were within the same order of magnitude as the other insect species (Table 2a; and further below). The animal foods employed, thus, must be regarded as adequate and representative nutritive substances with respect to their caloric and nutritive contents. Possible avitaminoses in the cases of exclusive feeding with mealworms were excluded by supplementing vitamins (Section 2.2.). Although omnivorous songbirds were lepidopterans to a very large extent—and, above all, their larvae (e.g. Pfeifer and Keil, 1959; Hoppe-Rapp, 1969—our experimental birds consumed the winged and scale dust-covered noctuids stored in the deep-frozen state only with reluctance (it seemed to us) and only after prolonged shaking and working of this food. For that reason, we rate high in particular the finding showing that these birds nevertheless preferred these noctuids in the selection trials to vegetable food, i.e. even to vegetable food with which they were familiar, like berries of the alder buckthorn (Section 3.2.).

In those cases where animal food was divided into rations (Section 3.3.), we gave the portions in the morning and around noon, in order to avoid as far as possible disturbances of diurnal behavior (e.g. Reinberg, 1974; Nelson et al., 1975).

In long experimental series, consumption of the respective animal and vegetable food components, in part, was determined quantitatively only at more or less long intervals. During the periods between determinations, however, we observed, above all, the color of the droppings in order to detect possible changes in food selection, so that changes in food preference have not been overlooked by us.

In certain experimental groups, the body weight of the birds was more or less strongly reduced for certain lengths of time following exclusive feeding of vegetable food. In these cases, there arises the question whether the experimental birds treated in that fashion might have been injured, so that subsequent experiments were affected. Fazzini and Lyons (1974) found in pigeons that birds having lost about 30 per cent of body weight due to withdrawal of food survived longer than birds exhibiting normal weight. That finding speaks against injury of our experimental birds due to the generally limited reductions of weight. No evidence has been found for such injury.

In our experiments with exclusive feeding of vegetable matter, a few birds died following very marked declines of body weight (Section 3.3.). It would ^{not} have been reasonable to discontinue the experiments prior to the possible, but not certain death of our birds, since it would then not have been certain that the omnivorous songbirds investigated actually are unable to live on the fruits offered as food. I feel that the sacrifice of these few experimental birds in the course of our work is acceptable, since the

documented results obtained in that way have already benefited a large number of free-living birds and, no doubt, will in future benefit many other birds (Section 4.5.).

4.5. Significance of the experimental results

The experimental work performed by us has demonstrated that the omnivorous songbirds investigated, and, thus, no doubt many other birds are unable to live on relatively low-grade vegetable matter like berries and other pulpy fruits; these birds rather require essential animal food. In contrast to past views, omnivorous migrants, thus, are not able, in general, to synthesize their fat stores exclusively from some possibly preferred vegetable matter like berries and other pulpy fruits, but also require—already for maintenance of body weight—absolutely animal food. For these reasons, omnivorous songbirds require absolutely a supply as multifarious as possible of animal food, and, above all, of the insects preferred by these birds. For that reason, insecticidal actions of all kinds—and this not only because of the residual problems caused by chemical agents (e.g. Berthold, 1973), but, above all, with regard to the elimination of food essential for songbirds—become questionable, and must be reconsidered. In particular, insecticidal control measures affecting large areas in nature reserves and important resting sites for many migrating birds—on which sites these birds are expected to store body fat—are hazardous and may, under certain circumstances, do extensive harm to migrating birds, and therefore should—like the planned "Eradication of mosquitoes along the coasts of the Mediterranean"—be discontinued without question (for a review, cf. Berthold, 1974b). The present experimental results may be used as a tool in the fight aimed at discontinuing insecticidal actions of that nature. A success-

ful fight of that type has recently been won in Radolfzell, where the city administrators, on the basis of scientific evidence presented by us, have discontinued completely all mosquito control actions within the nature reserve of the Mettnau Bird Protection Park, and this even during the years 1974 and 1975 extremely rich in mosquitoes (Berthold et al., 1974).

The experimental work performed by us demonstrates furthermore that omnivorous songbirds do live well during times when animal food is scarce (for example, during the winter months) or during times of intensified food requirements (for example, during migration), when animal food in sufficient quantities can be obtained only with difficulty, and are also able to exhibit high physical performance, if suitable vegetable food is available in large quantities in addition to the required minimum amount of essential animal food. For that reason, suitable bushes and shrubs bearing fruits preferred by, and useful for, birds should be planted to a much larger extent than in the past both on resting sites for omnivorous migrants and at their preferred winter quarters, as has already been demanded in the past (e.g. Pfeifer, 1973; Szlivka and Topola, 1975); however, the plants best suited for that purpose have as yet not been identified. As has already been stressed by Snow (1971), ivy berries possess a particularly high nutritive value, which is similar to that of certain animal foods (Table 2), even if the experimental birds investigated by us were unable to live exclusively on ivy berries (Section 3.3.). Furthermore, ivy berries represent the only fruit available early in the spring, when returning omnivorous migrants frequently face severe dangers during late spells of winter weather. Under the latter conditions, ivy berries are swallowed whole even by small songbirds, like the blackcap, as we are able to observe

regularly in the Park of Schloss Moeggigen (these birds, by the way, are also able to swallow olives; e.g. Tutman, 1969); ivy berries also serve as food for thrushes until well into the breeding season, and, in fact, may even serve as food for the nestlings (Section 4.2.). As excellent food donor for omnivorous songbirds, above all, during hard times associated with late spells of winter weather, ivy should, in principle, be protected in our forests and woods, and, by means of special measures, be promoted once again to full maturation of its fruits.

According to the investigations carried out, a bottleneck in supply may arise for omnivorous songbirds passing the winter in the temperate zones, for example, if the snow cover is too thick to permit foraging for the minimal share of essential animal food required by the birds. In emergency situations like that, reed—as uncommonly many-sided wintering site for insects—may become for many birds a productive and much used source of food (e.g. Tischler, 1943). In addition, the insects wintering in reed represent the basis for the essential food developing after the winter for insectivorous and omnivorous species of birds—at least, in wet areas. For these reasons, burning of reed and cutting of reed should not be done at all or be done only to a limited extent after careful consideration of all the aspects affecting the insect fauna and the bird fauna associated with the removal of reed.

4.6. Unanswered questions

Birds—like other animals (e.g. McHugh et al., 1975)—apparently are able, in general, to adapt their uptake of food to physiological requirements ("the prevailing chemical state of the organism") (e.g. Katz, 1948; Brown, 1969). For instance, if the food is relatively poor (low-grade),

the bird in question will eat correspondingly more (e.g. Thompson and Grant, 1968; Barrett and Bailey, 1972; Fisher, 1972; Owen, 1972; Taitt, 1973; Kendeigh, 1974). According to Kendeigh et al. (1969), uptake of food is proportional to the nocturnal loss of weight. In the case of the coal tit, it has been demonstrated that different foods are consumed in quantities of identical caloric content (Gibb, 1957). Furthermore, birds are able to select particularly high-grade food from among an assortment of similar foods (Section 1). It is, however, not clear whether they develop special appetites for the approximately 40 essential nutritive factors in existence (e.g. Urich, 1970; Scott, 1973) and then—like rats, for example—are able to search in goal-directed fashion for certain foods required particularly in a given situation (e.g. Katz, 1948; theory of avidity). In this connection, it is also of particular interest to know whether omnivorous birds select, for example, animal and vegetable foods to a certain extent for their vitamin contents (e.g. Groebbels, 1942; Kear, 1972); for example, nocturnal migrants select, in particular, berries rich in vitamin A in order to improve their vision (Suomalainen, 1945), and other birds may select individual plants or fruits because they contain certain substances.

It is furthermore unclear to which extent food uptake controlled by physiological factors can be overridden by particular taste and color preferences (cf., for example, Schuster, 1930; Stresemann, 1934; Katz, 1948; Havlin and Folk, 1965; Harriman, 1968; Mueller, 1968; Mueller and Berger, 1970; 1975; Radford, 1970; Wiehe, 1971; Diesselhorst, 1972; Kear, 1972), or to which extent taste and color preferences, above all, reflect certain physiological requirements. For instance, it is, for the time being, entirely unclear why, in selection trials, garden warblers prefer more alder buckthorn berries and raspberries, but blackcaps prefer more berries of the

red-berried elder, and that even in cases where the blackcaps were raised on raspberries (Section 3.2.).

It is also unclear why certain birds prefer certain types of fat (Creutz, 1968); to which extent (as a rule) physiological requirements lead to ingestion of urine and feces, and to cannibalism (eating of young) (e.g. Katz, 1948; Strawinski, 1967; Creutz, 1968); and whether, for example, high-energy berries, like sweet grapes (e.g. Wirths, 1974), possess special attraction for birds.

Next, we must determine whether the main results reported in the present paper—*viz.* (1) that relatively low-grade vegetable food represents only supplementary food for omnivorous birds, and (2) that, above all, lack of protein in that food makes necessary consumption of additional animal food—are applicable also in other species of songbirds and, furthermore, are valid also for other avian families. It would be particularly interesting, for example, to determine whether low-grade fruit food can be improved to the level of fully adequate food for omnivorous songbirds by adding protein; whether omnivorous species eat more vegetable matter and feed more of that matter to their young on days when the weather is poor and the supply of insects, in correspondence, is low than on days when the weather is good; whether *Bombycilla*, possessing a relatively long gut (e.g. Cvitanic, 1970) as frequent fruit-eater is able, like the tetraonids, to live at least over certain periods of time on vegetable food alone; whether nestlings are always fed only as much as is good for them; why parakeet species, which are considered to be vegetarians, like meat in captivity (Risdon, 1973); and whether the opening of new sources of food—like, for example, the well known opening of milk bottles by tits—has a function

in the bridging of bottlenecks, like, for instance, in protein supply. According to Groebbels (1932), large birds have a smaller protein requirement than small birds—a finding apparently confirmed in the species investigated by us (Section 3.3.). In that connection, it must be determined how much animal food omnivorous songbirds of different sizes actually require (on an essential basis). Furthermore, it must be established whether fruit consumption by omnivorous birds—like the blackcap, for example—has a function, under certain circumstances, in supplying water, above all, during dry periods (Section 4.2.).

Interesting relationships exist very probably in the temperate zones of the northern hemisphere between early fruit maturation in northern regions and late fruit maturation in southern regions, and the gradual progression of the migrating birds from the north to the south (e.g. Snow, 1971); between relatively low caloric content of fruits and seeds in the northern departure ranges and high caloric content in more southern resting sites and winter quarters of migrant birds (Snow, 1971; Pulliainen, 1971); between the decreasing water content and increasing caloric value of fruits with the advancing season and the increasing food requirements of birds (e.g. Salo, 1973; Table 2b: berries of the alder buckthorn); as well as between the content of constituents of plants and of birds changing with the seasons (e.g. Short et al., 1966; Szwykowska, 1969).

Investigations are required also regarding the differences in the utilizability and the type of utilization of certain food (as, for instance, between starlings, which take more carbohydrates from their food, and chicken, which take more fat from their food), and the corresponding consequences in food selection of various avian species (e.g. Thompson and Grant, 1968; Kendeigh, 1973).

It is unclear whether economic damage by omnivorous birds—as, for instance, by starlings in agricultural regions (for example, in vineyards)—can be kept low (or can be reduced) perhaps by high supplies of animal food (or, for example, by keeping the supply of animal food high by discontinuing insecticidal measures). It is still unclear which fruit-bearing shrubs and trees give the greatest advantage to omnivorous birds on the breeding range, on resting sites during migration, and in the winter quarters (Section 4.5). Above all, for the protection of migrating birds, it is necessary to identify suitable plants in extensive experimental series. In addition, it should be determined which birds eventually only pick on fruits, without eating them entirely (e.g. Radford, 1967).

Using species that change very markedly with the season from animal main food to vegetable main food and vice versa—like the bearded tit, for example (Spitzer, 1972)—an attempt should be made to determine whether changes in food preferences may be based on independent endogenous periodicity, i.e. on circannual periodicity. And finally, additional methods suited for determining food requirements controlled by physiological factors should be developed, perhaps, for example, with the aid of recordings of increased locomotor activity associated with deficiency symptoms (e.g. Hughes and Wood-Gush, 1973).

Bibliography

203

- ALLEN, J. A., & B. C. CLARKE (1968): Evidence for apöstatic selection by wild passerines. *Nature* 220: 501—502. • ANDRIANTSIFERANA, R., & T. RAHANDRAHA (1973 a): Contribution à l'étude de la biologie de *Microcebus murinus* élevé en captivité. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277: 1787—1790. • Ders. (1973 b): Variation saisonnière du choix alimentaire spontané chez *Microcebus murinus*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277: 2025—2028. • BÄSSLER, K.-H., W. FELL & K. LANG (1975): *Grundbegriffe der Ernährungslehre*. Springer, Berlin, Heidelberg & New York. • BAIRLEIN, F. (1975): Hausspörlinge fressen Blüten. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14: 210. • BARNETT, B. D. (1975): Toxicity of pokeberries (fruit of *Phytolacca americana* L.) for turkey poults. *Poultry Sci.* 54: 1215—1217. • BARRETT, M. W., & E. D. BAILEY (1972): Influence of metabolizable energy on condition and reproduction of pheasants. *J. Wildlife Management* 36: 12—23. • BECKER, P. (1975): Zum Nahrungserwerb und zur Nahrung des Teichhühns (*Gallinula chloropus*) im Winter. *Vogelkdl. Ber.* Niedersachs. 7: 163. • BEEVER, D. E., S. B. CAMMELE & A. WALLACE (1974): The digestion of fresh frozen and dried perennial ryegrass. *Proc. Nutrition Soc.* 33: 73A—74A. • BERGNER, H. (1970): Tierernährung. Akademie-Verlag, Berlin. • BERNDT, R., & W. MEISE (1959): *Naturgeschichte der Vögel*. Bd. 1. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. • BERTHOLD, P. (1971): *Physiologie des Vogelzugs*. In: E. Schüz, Grundriß der Vogelzugkunde, 257—299. Parey, Berlin & Hamburg. • Ders. (1973): Fortschreitende, Rückgangerscheinungen bei Vögeln: Vorboten des „Stummen Frühlings“. *Mitt. Max-Planck-Ges.* 18: 33. • Ders. (1974 a): Endogene Jahresperiodik — Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. *Konstanzer Universitätsreden* Nr. 69. Universitätsverlag, Konstanz. • Ders. (1974 b): Die gegenwärtige Bestandsentwicklung der Dorngrasmücke (*Sylvia communis*) und anderer Singvogelarten im westlichen Europa bis 1973. *Vogelwelt* 95: 170—183. • Ders. (1975 a): Migration: Control and metabolic physiology. In: *Avian Biology* (herausgeg. v. D. S. FARNER & J. R. KING). Vol. 5: 77—128, Academic Press, New York & London. • Ders. (1975 b): Migratory fattening: endogenous control and interaction with migratory activity. *Naturwiss.* 62: 399. • Ders. (1976 a): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Orn.* 117: 1—69. • Ders. (1976 b): Über den Einfluß der Nestlingsnahrung auf die Jugendentwicklung, insbesondere das Flügelwachstum, bei der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. *Vogelwarte* 28 (im Druck). • BERTHOLD, P., & H. BERTHOLD (1973): Jahreszeitliche Änderungen der Nahrungspräferenz und deren Bedeutung bei einem Zugvogel. *Naturwiss.* 60: 391—392. • BERTHOLD, P., E. GWINNER & H. KLEIN (1970): Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. *Vogelwarte* 25: 297—331. • BERTHOLD, P., E. GWINNER, H. KLEIN & P. WESTRICH (1972): Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). *Z. Tierpsychol.* 30: 26—35. • BERTHOLD, P., & R. SCHLENKER (1975): Das „Mettnau-Reit-Ilmitz-Programm“ — ein langfristiges Vogelfangprogramm der Vogelwarte Radolfzell mit vielfältiger Fragestellung. *Vogelwarte* 28: 97—123. • BERTHOLD, P., S. SCHUSTER & G. THIELCKE (1974): Naturschutzgebiet Vogelfreistätte Mettnau Bodensee. (Herausg. Deutscher Bund für Vogelschutz, Landesverband Baden-Württemberg). • BIEBACH, H. (1974): Physiologische Anpassung der Amsel (*Turdus merula*) an den Winter. *Diss. Univ. München*, 1—53. • BIRD, R. D., & L. B. SMITH (1964): The food habits of the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) in Manitoba. *Canad. Field Naturalist* 78: 179—186. • BLAIR, R. (1974): Evaluation of dehydrated poultry waste as a feed ingredient for poultry. *Feder. Proc.* 33: 1934—1936. • BLEM, C. R. (1973): Laboratory measurements of metabolized energy in some passerine nestlings. *Auk* 90: 895—897. • BODENSTEIN, G. (1953): Zur Winternahrung des Buchfinken, des Stars, der Amsel und des Rotkehlchens. *Orn. Mitt.* 5: 134. • BÖSENBERG, K. (1964): Sind beim Hausspörling (*Passer domesticus*) jahreszeitlich bedingte Schwankungen im Bedarf an Weizen festzustellen? *Schrr. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Nordrhein-Westfalen*, Heft 1: 85—89. • BOYLE, G. (1970): Song thrush eating bird faeces. *Brit. Birds* 63: 178. • BRACKBILL, H. (1952): Starlings, *Sturnus vulgaris*, catching insects on the wing. *Auk* 69: 88—89. • BRENSING, D. (1976): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet. *Vogelwarte* 28 (im Druck). • BROCKHUSEN, F. VON, & E. CURIO (1975): Die innerartliche Variabilität der Beutewahl beutenerfahrener *Anolis*. *Experientia* 31: 45. • BROWN, R. G. (1969): Seed selection by pigeons. *Behaviour* 34: 115—131. • BRUNS, H., & A. HABERKORN (1960): Beiträge zur Ernährungsbiologie des Stars (*Sturnus vulgaris*). *Orn. Mitt.* 12: 81—103. • BÜRKLI, W. (1973): Tannenmeisen legen

- im Winter Vorräte von Zuckmücken an. Orn. Beob. 70: 135—136. • BUTLIN, S. M. (1975): House sparrow feeding bean flowers to nestlings. Brit. Birds 68: 516—517. • CAPRETTA, P. J. (1969): The establishment of food preferences in chicks *Gallus gallus*. Animal Behaviour 17: 299—231. • CILLY, V. K., G. N. LODHI & J. S. ICHHPONANI (1973): Influence of climatic conditions on protein and energy requirements of poultry. 1. Effect of different levels of protein and energy on the performance of starter chicks. Indian J. Animal Sci. 43: 408—416. • CREUTZ, G. (1968): Wert und Ziel der Ernährungsuntersuchungen bei Vögeln. Falke 15: 226—229, 260—263. • CUGNASSE, J.-M. (1973): Comportements commensaux chez le Rougegorge et le Moineau domestique. Alauda 41: 318—319. • CUMMINGS, W. D. (1967): Diet deficiency resulting from rearing insectivorous birds on mealworms and maggots. Avicult. Mag. 73: 46—47. • CUNNINGHAM, F. E., & G. A. LILLICH (1975): Influence of feeding dehydrated poultry waste on broiler growth, and meat flavor, and composition. Poultry Sci. 54: 860—865. • CVITANIC, A. (1970): Dužina crijeva u odnosu na dužinu tijela te ishranu nekih ptičjih vrsta. Larus 21—22: 181—190. • CVITANIC, A., & P. NOVAK (1966): Prilog poznavanju ishrane ptica u Srednjoj Dalmaciji. Larus 20: 80—100. • DEBRY, G., R. BLEYER & A. REINBERG (1973): Circadian, circaseptan and circannual rhythms in spontaneous nutrient and calorie intake of 4 ± 1.5 -year-old healthy children. Internat. J. Chronobiol. 1: 323. • DEBRY, G., B. POUILLAIN & R. E. BLEYER (1975): Valeur nutritionnelle et acceptabilité des protéines de soja en alimentation humaine. Ann. Nutr. Alim. 29: 159—177. • DECKERT, G. (1968): Der Feldsperling. Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. • DELEUIL, R. (1952): Note bromatologique sur *Sylvia a. atricapilla* (Fauvette à tête noire). Bull. Tunis 5: 181—183. • DIESELHORST, G. (1972): Beeren und Farbenwahl durch Vögel. J. Orn. 113: 448—449. • DOLNIK, V. R. (1972): Energy balance during the rearing of chaffinch nestlings. Ekologiya 3: 43—47. • DOLNIK, V. R., & T. I. BLYUMENTAL (1964): The bioenergetics of bird migrations. Successes Mod. Biol. 58: 280—301. • EBLE, H. (1963): Ernährungsbiologische Untersuchungen an *Turdus philomelos* Brehm, *Turdus merula* L. und *Sturnus vulgaris* L. Wiss. Z. Univ. Halle 12: 211—234. • EIFF, O. (1972): Neuartige Wege in der Weichfresser-Fütterung. Gefiederte Welt 96: 70—71. • EISFELD, D. (1975): Wieviel Eiweiß brauchen Reh und Hirsch im Winter? Pirsch 27: 12. • ELDEN, W. M. (1965): Energy and nitrogen balance in the tree sparrow (*Spizella arborea arborea*) as affected by dietary protein, photoperiod, and temperature. Diss. Abstr. 26: 7509—7510. • EMMRICH, R. (1973): Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* Lath.) in einem Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee. Zool. Abh. 32: 275—307. • DERS. (1974): Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* Lath.) in einem Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee, II. Teil. Zool. Abh. 33: 9—31. • DERS. (1975): Zum Nahrungsspektrum und zur Ernährungsbiologie des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus* L.). Beitr. Vogelkde. 21: 102—110. • ENGLER, H. (1973): Nahrungstauchen und Aufnahme von Vogelkot bei der Teichralle (*Gallinula chloropus*). Orn. Mitt. 25: 188. • ERARD, C. (1966): Sur les mouvements migratoires du Rougegorge *Erithacus rubecula* (L.) à l'aide des données du fichier de baguage français. Oiseau 36: 4—51. • ERIKSSON, K. (1970): Wintering and autumn migration ecology of the brambling, *Fringilla montifringilla*. Sterna 9: 77—90. • ERRINGTON, P. L. (1937): Emergency values of some winter pheasant foods. Trans. Wisconsin Acad. 30: 57—68. • FAZZINI, D., & J. E. LYONS (1974): Adaptation to prolonged food deprivation in the pigeon. Bull. Psychonomic Soc. 3: 131—132. • FISHER, H. (1972): The nutrition of birds. In: Avian Biology (herausgeg. v. D. S. FARNER & J. R. KING), Vol. 2: 431—469. Academic Press, New York & London. • FRY, C. H. (1967): Lipid levels in an intratropical migrant, Ibis 109: 118—120. • FUCHS, W. (1973): Amseln als Pilzfresser. Vögel der Heimat 44: 10. • GIBB, J. (1957): Food requirements and other observations on captive tits. Bird Study 4: 207—215. • GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1973): Hartriegelbeeren als Aufzuchtfutter des Grauschnäppers. Orn. Beob. 70: 183—184. • GOFORTH, W. R., & T. S. BASKETT (1971): Effects of colored backgrounds on food selection by penned mourning doves (*Zenaidura macroura*). Auk 88: 256—263. • GROEBBELS, F. (1932): Der Vogel Bd. 1. Borntraeger, Berlin. • GROMADZKI, M. (1969): Composition of food of the starling, *Sturnus vulgaris* L., in agrocénoses. Ekol. Polska 17: 287—311. • GRÜN, G. (1975): Die Ernährung der Sperlinge *Passer domesticus* (L.) und *Passer montanus* (L.) unter verschiedenen Umweltbedingungen. IBP, Working Group Granivorous Birds 8: 24—103. (Herausgeg. v. J. PINOWSKI & H. DOMINAS). Inst. Ecol. Polish Acad. Sci. Lomianki. • GURCHINOFF, S., & W. L. ROBINSON (1972): Chemical characteristics of jackpine needles selected by feeding spruce grouse. J. Wildlife Management. 36: 80—87. • HAARTMAN, L. VON (1968): The evolution of resident versus migratory habit in birds. Some considerations. Ornith. Fennica 45: 1—7. •

41. HAENSCHKE, W. (1970): Zum Pflücken von Frühlingsblumen durch den Haussperling. Orn. Mitt. 20: 171. • HARRIMAN, A. E. (1968): Rejection thresholds for citric acid solutions in cowbirds, starlings, and red-wing blackbirds. Amer. Midland Naturalist 79: 240—242. • HARTEY, P. H. (1948): The assessment of the food of birds. Ibis 90: 361—381. • HAVLIN, J., & C. FOLK (1965): Food and economic importance of the starling, *Sturnus vulgaris* L. Zool. Listy 14: 193—208. • HEINROTH, O., & M. HEINROTH (1926): Die Vögel Mitteleuropas Bd. 1. Bermühler, Berlin. • HINTZ, J. V., & M. J. DYER (1970): Daily rhythm and seasonal change in the summer diet of adult red-winged blackbirds. J. Wildlife Managem. 34: 789—799. • HOFMANN, W. (1970): Vögel als Pflanzenverbreiter (Ornithochorie). Abh. Ber. Naturkd. Mus. Altenburg 6: 219—225. • HOLDER, D., P. T. W. SULLIVAN, G. O. KOHLER & A. L. LIVINGSTONE (1975): Freeze dried alfalfa as a protein source for turkeys, 0—4 weeks of age. Poultry Sci. 54: 86—90. • HOPPE, R. (1968 a): Probleme der Mehlwurmvorfütterung. Vogel-Kosmos 5: 315—317. • Ders. (1968 b): Diet deficiency resulting from rearing insectivorous birds on mealworms and maggots. Avicult. Mag. 74: 36. • Ders. (1969): Nochmals: Schmeißfliegen-Maden und Mehlwürmer. Gefiederte Welt 93: 175—176. • Ders. (1970): Über die Nestlingsnahrung des Gimpels. Falke 17: 208—210. • Ders. (1973): Zur Nahrung einheimischer Vögel: Knospen, Nadeln, Blätter und Triebe als Vogelnahrung. Gefiederte Welt 97: 169—171. • HOPPE-RAPP, M. (1969): Was fressen Zaun- und Dorngrasmücke? Gefiederte Welt 93: 131—132. • HÜCKEL, W. (1954): Pharmazeutische Chemie und Arzneimittelsynthese Bd. 2. Enke, Stuttgart. • HUGHES, B. O., & D. G. WOOD-GUSH (1973): An increase in the activity of domestic fowls produced by nutritional deficiency. Animal Behaviour 21: 10—17. • INMAN, D. L. (1973): Cellulose digestion in ruffed grouse, chukar partridge, and bobwhite quail. J. Wildlife Managem. 37: 114—121. • JOHNSON, N. F. (1971): Effects of levels of dietary protein on wood duck growth. J. Wildlife Managem. 35: 798—802. • KATZ, D. (1948): Mensch und Tier. Morgarten Verlag, Konzett & Hüber, Zürich. • KEAR, J. (1962): Food selection in finches with special reference to interspecific differences. Proc. Zool. Soc. London 138: 163—204. • Ders. (1972): Feeding habits of birds. Biology Nutrition. Internat. Encycl. Food Nutrition 18: 471—503. • KEIL, W. (1973): Investigations on food of house- and tree sparrows in a cereal-growing area during winter. Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Proc. Gen. Meet. Working Group Granivorous Birds, Den Haag, 1970, 253—262. (Herausgeg. v. S. G. KENDEIGH & J. PINOWSKI); Polish Sci. Publ. Warschau. • KENDALL, M. D., P. WARS & S. BACCHUS (1973): A protein reserve in the pectoralis major flight muscle of *Quelea quelea*. Ibis 115: 600—601. • KENDEIGH, S. C. (1973): Energy flow at the species level. (Manuskript). • Ders. (1974): Ecology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. • KENDEIGH, S. C., J. E. KONTOGIANNIS, A. MAZAC & R. R. ROTH (1969): Environmental regulation of food intake by birds. Comp. Biochem. Physiol. 31: 941—957. • KING, B., & M. KING (1973): Winter food of green woodpecker and association with starlings. Brit. Birds 66: 33—34. • DIES, (1974): Nocturnal feeding by pied wagtails in winter. Brit. Birds 67: 303. • KOENIG, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise. Österr. Z. Zool. 3: 182, 247—325. • KRÖLL, H. (1972): Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. Vogelwarte 26: 280—285. • LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford. • LEHTONEN, E. (1975): Nahrungsaufnahme und winterlicher Energiehaushalt des Fasans *Phasianus colchicus*. Orn. Fennica 52: 13—18. • LEZNICKA, B., A. GABRYS & A. RYSINSKA (1975): Adaptation ability of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) to different diets. II. Effect of different kinds of food on the level of total proteins and lysozyme in the serum of quails. Zool. Polonica 25: 615—23. • LÖHRL, H. (1957): Kirschen als Futter für nestjunge Stare. Orn. Mitt. 9: 23—24. • MACKRODT, P. (1973): Zur Ernährung von Hausrotschwanz-Nestlingen. Gefiederte Welt 97: 150—152. • MAXWELL, G. R., & R. DICAPRIO (1972): Laboratory maintenance of tree sparrows. Kingbird 22: 8—17. • MCGAULEY, V. J., & K. TSUMURA (1974): Calorific values of *Chironomidae* (Diptera). Canad. J. Zool. 52: 581—586. • MCHUGH, P. R., T. H. MORAN & G. N. BARTON (1975): Satiety: A graded behavioral phenomenon regulating caloric intake. Science 190: 167—169. • MCNAB, J. M., & D. W. SHANNON (1975): The nutritive value of rye for the laying hen. Brit. Poultry Sci. 16: 9—15. • MEITZ, P. (1972): Hausrotschwanz füttert seine Jungen mit Beeren. Gefiederte Welt 96: 220. • MÖHRING, G. (1957 a): Zur Beerenahrung der Mönchsgrasmücke. Falke 4: 205—208. • Ders. (1957 b): Mönchsgrasmücke trinkt den Saft „blutender“ Kornelkirschen. Falke 4: 141. • MORSE, D. H. (1971): The insectivorous bird as an adaptive strategy. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 177—200. • Ders. (1975): Ecological aspects of adaptive radiation in birds. Biol. Rev. 50: 167—214. • MORTON, E. S. (1973): On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. Amer. Naturalist 107: 8—22.

- MOSS, R., A. GARDARSSON, G. OLAFFSON & D. BROWN (1974): The in vitro digestibility of ptarmigan *Lagopus mutus* foods in relation to their chemical composition. *Ornis Scand.* 5: 5—11. • MOSS, R., G. R. MILLER & S. E. ALLEN (1972): Selection of heather by captive red grouse in relation to the age of the plant. *J. Appl. Ecol.* 9: 771—781. • MUELLER, H. C. (1968): Prey selection: Oddity or conspicuousness? *Nature*, 217: 192. • DERS. (1975): Hawks select odd prey. *Science* 188: 953—954. • MUELLER, H. C. & D. D. BERGER (1970): Prey preferences in the sharp-shinned hawk: The roles of sex, experience and motivation. *Auk* 87: 452—457. • MYRCHA, A., & J. PINOWSKI (1970): Weights, body composition, and caloric value of postjuvenile molting European tree sparrows (*Passer montanus*). *Condor* 72: 175—181. • NAUMANN, J. E. (1897—1905): *Natürgeschichte der Vögel Mitteleuropas* Bd. 2 (Herausgeg. v. C. R. HENNICKE); Köhler, Gera. • NELSON, W., L. SCHEVING & R. HALBERG (1975): Circadian rhythms in mice fed a single daily meal at different stages of lighting regimen. *J. Nutrition* 105: 171—184. • NEÜENSTEIN, W. EVON (1957): Zur Kirschen als Futter für nestjunge Stare. *Orn. Mitt.* 9: 114. • NEWTON, I. (1966): The bullfinch problem. *Oxford Res.* • DERS. (1967): The adaptive radiation and feeding ecology of some british finches. *Ibis* 109: 33—98. • DERS. (1968): The temperatures, weights, and body composition of molting bullfinches. *Condor* 70: 323—332. • NIETHAMMER, G. (1937): *Handbuch der deutschen Vogelkunde* Bd. 1. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. • NÖRDBERG, S. (1942): Über die Ernährungsweise der Vögel während der Zugzeit. *Ornis Fennica* 19: 85—88. • ORR, R. T. (1970): Animals in migration. Macmillan, London. • OWEN, M. (1972): Some factors affecting food intake and selection in white-fronted geese. *J. Animal Ecol.* 41: 79—92. • PAUL, H.-R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 71: 247—278. • PEARSON, D. J. (1972): The wintering and migration of palaearctic passerines at Kampala, southern Uganda. *Ibis* 114: 43—60. • PENDERGAST, B. A., & D. A. BOAG (1971): Nutritional aspects of the diet of spruce grouse in central Alberta. *Condor* 73: 437—443. • DERS. (1973): Seasonal changes in the internal anatomy of spruce grouse in Alberta. *Auk* 90: 307—317. • PETERS, J. L. (1948—1970): Check-List of birds of the world. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass. • PETTET, A. (1968): On birds feeding on ripe fruits of the oil-palm, particularly the case of the white-throated bee-eater. *Bull. Niger. Orn. Soc.* 5: 44—45. • DERS. (1975): Chiffchaff feeding on acacia gum. *Brit. Birds* 68: 45—47. • PREIFER, S. (1973): Taschenbuch für Vogelschutz. DBV-Verlag, Stuttgart. • PREIFER, S. & W. KEID (1959): Beiträge zur Ernährungsbiologie einiger häufiger Vogelarten im Nestlingsalter. *Gesunde Pflanzen*, 1—6. • PFISTER, A. (1975): Distelfinken fressen Grünzeug. *Vögel der Heimat* 45: 128. • PHILLIPSON, J. (1966): *Ecological Energetics*. Arnold, London. • PINOWSKI, J., T. TOMEK & W. TOMEK (1973): Food selection in the tree sparrow, *Passer m. montanus* (L.). Preliminary report. Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Proc. Gen. Meet. Working Group Granivorous Birds, Den Haag, 1970, 263—273. (Herausgeg. v. S. C. KENDEIGH & J. PINOWSKI), Polish Sci. Publ., Warschau. • PLATZ, E. (1939): Wahrnehmung und Erinnerung bei der Futterwahl von Vögeln. *Z. Tierpsychol.* 13: 1—29. • POLEY, D. (1974): Bemerkungen zur Eiweißversorgung einiger nektarfressender Vogelarten. *Zis Köln* 17: 29—312. • ПОТАПОВ, В. Л. (1974): Адаптации ремейтыва *Tetraonidae* к зимнему сезону. *Tr. Zool. Inst. AN CCCP* 55: 207—251. • POWELL, R. W. (1974): Some measures of feeding behavior in captive common crows. *Auk* 91: 571—574. • PRINZINGER, R. (1972): Nektar als Nahrung der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. *Anz. orn. Ges. Bayern* 11: 322. • PULLIAINEN, E. (1971): Winter nutrition of crossbills (*Loxia curvirostra* and *L. leucoptera*) in northeastern Lapland 1969. *Ann. Zool. Fennici* 8: 326—329. • PULLIAINEN, E., L. PALOHEIMO & L. SYRJÄLÄ (1968): Digestibility of blueberry stems (*Vaccinium myrtillus*) and cowberries (*Vaccinium vitis-idaea*) in the willow grouse (*Lagopus lagopus*). *Anna Acad. Sci. Fennicae Ser. A* 126: 1—15. • PULLIAINEN, E., & L. SALO (1973): Food selection by the willow grouse (*Lagopus lagopus*) in laboratory conditions. *Ann. Zool. Fennici* 10: 445—448. • RABINOWITCH, V. (1969): The role of experience in the development and retention of seed preferences in zebra finches. *Behaviour* 33: 222—236. • RADFORD, A. P. (1967): Juvenile song thrush's method of eating cherry. *Brit. Birds* 60: 372. • DERS. (1968): Blue tit eating part of mushroom. *Brit. Birds* 61: 33. • DERS. (1970): Colour preferences by hand-fed robin. *Brit. Birds* 63: 342—343. • DERS. (1974): Starling feeding lavender leaves to juvenile. *Brit. Birds* 67: 440. • REINBERG, A. (1974): Chronobiology and nutrition. *Chronobiologia* 1: 22. • RISDON, D. H. (1973): The eating of meat by parrots. *Avicult. Mag.* 79: 87—88. • RÖRIG, G. (1903): Studien über die wirtschaftliche Bedeutung der insektenfressenden Vögel. Untersuchungen über die Nahrung unserer heimischen Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Tag- und Nachtraubvögel. *Arb. Biol. Abt. Land- Forst-*

72. wirtsch. Kaiserl. Gesundheitsamte 4: 1—50. • SABEL, K. (1969): Schmeißfliegen-Maden und Mehlwürmer. Gefiederte Welt 93: 129—131. • SALO, L. J. (1973): Chemical composition and caloric content of the autumn and winter diet of *Tetrastes bonasia* L. in northeastern
73. Finnish Lapland. Ann. Zool. Fennici 10: 384—387. • SCHMIDT, E. (1964): Untersuchungen
74. an einigen Holunder fressenden Singvögeln in Ungarn. Zool. Abh. 27: 11—28. • SCHNEBEL, G.
75. (1968): Turmfalken (*Falco tinnunculus*) fressen Äpfel. Vogelwelt 89: 146—147. • SCHNEIDER, W. (1957): Einige Beobachtungen über die Ernährung, besonders die Beeren- und
76. Früchtenahrung unserer Vögel. Beitr. Vogelkde. 5: 183—188. • SCHÖNN, S. (1975): Buntspecht, *Dendrocopos major*, füttert Heidelbeeren. Beitr. Vogelkde. 21: 303—304. •
77. SCHÜZ, E. (1943): Zur Frage der Ernährung des Stars, besonders in Notzeiten. Beitr. Fort-
78. pflanzungsbiol. Vögel 19: 47—49. • SCHUSTER, L. (1930): Über die Beerennahrung der Vögel. J. Orn. 78: 273—308. • SCOTT, M. L. (1973): Nutrition in reproduction — direct effects and predictive functions. In: Breeding biology of birds. Proc. symposium breeding behavior reproductive physiol. birds, Denver 1972, 46—77. (Herausgeg. v. D. S. FARNER). Nat. Acad. Sci., Washington. • SEEL, D. C. (1969): Food, feeding rates and body temperature
79. in the nestling house sparrow *Passer domesticus* at Oxford. Ibis 111: 36—47. • SEUTER, F. (1970): Ist eine endozoische Verbreitung der Tollkirsche durch Amsel und Star möglich? Zool. Jb. Physiol. 75: 342—359. • SHORT, H. L., D. R. DIETZ & E. E. REMMENG (1966): Selected nutrients in mule deer browse plants. Ecology 47: 222—229. • SINGH, J. S., & P. S. YADAVA (1973): Caloric values of plant and insect species of a tropical grassland.
80. Oikos 24: 186—194. • STÖBERG, K. (1975): Bytesval och predationseffektivitet hos skarkar i laboratorieförsök. Fauna flora 70: 241—246. • SKEAD, D. M. (1974): Habitats and feeding preferences of birds on the S. A. Lombard Nature Reserve, Transvaal. Ostrich 45: 15—21. • SMITH, L. W. (1974): Dehydrated poultry excreta as a crude protein supplement for ruminants. World Animal Rev. Nr. 11: 6—11. • SNOW, D. W. (1971): Evolutionary
81. aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194—202. • SOUCI, W., W. FACHMANN & H. KRAUT (1975): Die Zusammensetzung der Lebensmittel. Wiss. Verlagsanstalt, Stuttgart.
82. • SPITZER, G. (1972): Jahreszeitliche Aspekte der Biologie der Bartmeise (*Panurus biarmicus*). J. Orn. 113: 241—275. • STILES, F. G. (1973): Food supply and the annual cycle of the anna hummingbird. Univ. California Publ. Zool. 97. • STRAWINSKI, S. (1967): Contributions
83. to the knowledge of birds nourishment. Notatki Orn. 8: 72—75. • STRESEMANN, E. (1934): Aves. In: Kükenenthal & Krumbach, Handbuch der Zoologie 7, 2. De Gruyter & Co., Berlin & Leipzig. • SUMMERS, G. (1975): Whitethroat feeding on thistle seeds. Brit. Birds 68: 516.
- 84., 85. • SUNKEL, W. (1950): Rötkehlchen und Pfaffenhütchen. Vogelwelt 71: 161. • SUOMALAINEN, H. (1945): Karotinoidien fysiologisesta merkityksestä luonnonvaraisille linnuille, lähinnä punarinnalla, *Erithacus r. rubecula* L., tehtyjen kokeiden perusteella. Ornis Fennica 22: 65—72. • SZLIVKA, L., & B. TOPOLA (1975): Plodovi drvenastog bilja kao vazan faktor u zimskoj ishrani pojedinih vrsta ptica. Larus 26—28: 189—194. • SZWYKOWSKA, M. M. (1969): Seasonal changes of the caloric value and chemical composition of the body of the partridge (*Perdix perdix* L.). Ekol. Polska 17: 795—809. • TAITT, M. J. (1973): Winter food and feeding requirements of the starling. Bird Study 20: 226—236. • THOMPSON, R. D., & C. V. GRANT (1968): Nutritive value of two laboratory diets for starlings. Labor. Animal Care 18: 75—79. • THYBUSCH, D. (1957/58): Ernährungs- und stoffwechselphysiologische Unterschiede zwischen dem Haussperling (*Passer domesticus* L.) und dem Grünfinken (*Chloris chloris* L.). Wiss. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald 7: 207—219. •
88. TISCHLER, F. (1943): Schilfrohr als Nahrungsquelle für insektenfressende Vögel im Winter. Vogelzug 14: 69—71. • TRAKULCHANG, N., & S. L. BALLOUN (1975 a): Use of dried poultry waste in diets for chickens. Poultry Sci. 54: 609—614. • Ders. (1975 b): Effects of recycling
89. dried poultry waste on young chicks. Poultry Sci. 54: 615—618. • TUTMAN, I. (1969): Beobachtungen an olivenfressenden Vögeln. Vogelwelt 90: 1—8. • TYRVÄINEN, H. (1975): The winter irruption of the fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowan-berries. Ornis Fennica 52: 23—31. • URICH, K. (1970): Vergleichende Physiologie der Tiere. Samml. Götschen Bd. 972/972 a, de Gruyter & Co., Berlin. • VALLYATHAN, N. V., & J. C. GEORGE (1964): Glycogen content and phosphorylase activity in the breast muscle of *Sturnus roseus*.
91. Pavo 2: 55—60. • VAUK, G., & E. WITTIG (1971): Nahrungsökologische Untersuchungen an Frühjahrsdurchzügeln der Amsel (*Turdus merula*) auf der Insel Helgoland. Vogelwarte 26: 238—245. • VINOGRADOVA, M. S. (1972): Seasonal changes of the stomach mucous coat in *Citellus erythrogenys* Brandt. Z. Obsch. Biol. 33: 469—477. • VOGT, H., & K. STUTE (1974): Vergleich der Verdaulichkeit einiger Kohlenhydratfraktionen bei Hühnern und Perlhühnern. Arch. Geflügelkde. 38: 117—118. • VOITTE, R. A., H. R. WILSON & R. H. HARMS (1974): Comparison of various methods of nutrient restriction for delaying sexual maturity in broiler breeder hens. Nutrition Rep. Internat. 9: 149—157. •

- 93., 94. VOLKMANN, G. (1957): Zu: Stare füttern Junge mit Kirschen. Orn. Mitt. 9: 34. • WAHN, R. (1950): Beobachtungen und Gedanken am Nest der Mönchsgrasmücke. Vogelwelt 71: 33—39. • WARREN, D. R. (1974): Starling feeding dandelion flower to juvenile. Brit. Birds 67: 440. • WATSON, A. (1973): Discussion. In: Breeding biology of birds. Proc. symposium breeding behavior reproductive physiol. birds, Denver, 1972, 59—68. (Herausgeg. v. D. S. FARNER). Nat. Acad. Sci., Washington. • WEST, G. C. (1973): Foods eaten by tree sparrows in relation to availability during summer in northern Manitoba. Arctic 26: 7—21. • WESTOBY, M. (1974): An analysis of diet selection by large generalist herbivores. Amer. Naturalist 108: 290—304. • WIEHE, H. (1971): Zur Farbpräferenz von *Parus major* und *P. caeruleus*. J. Orn. 112: 94—95. • WILLSON, M. F. (1972): Seed size preference in finches. Wilson Bull. 84: 449—455. • WILLSON, M. F., & J. C. HARMESON (1973): Seed preference and digestive efficiency of cardinals and song sparrows. Condor 75: 225—234. • WINSTANLEY, D., R. SPENCER & K. WILLIAMSON (1974): Where have all the whitethroats gone? Bird Study 21: 1—14. • WIRTHS, W. (1974): Kleine Nährwerttabelle der Deutschen Gesellschaft für Ernährung e.V. Umschau Verlag, Frankfurt. • WODNER, D. (1967): Apfel als Vogelnahrung im Winter. Falke 14: 16—17. • WOLF, L. L. (1975): Energy intake and expenditures in a nectarfeeding sunbird. Ecology 56: 92—104. • WOLF, L. L., F. R. HAINSWORTH & F. B. GILL (1975): Foraging efficiencies and time budgets in nectar-feeding birds. Ecology 56: 117—128. • WOODHAM, A. A. (1971): The use of animal tests for the evaluation of leaf protein concentrates. In: Leaf protein: its agronomy, preparation, quality and use, 115—130. IBP Handbook Nr. 20 (herausgeg. v. N. W. PIRIE), Blackwell Sci. Publ., Oxford & Edinburgh. • YARBROUGH, C. G., & D. W. JOHNSTON (1965): Lipid deposition in wintering and premigratory myrtle warblers. Wilson Bull. 77: 175—191. • YOUNG, A. M. (1971): Foraging for insects by a tropical hummingbird. Condor 73: 36—45. • ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 186—246. • ZUCKER, H., J. GROPP, J. PEH & C. ZENTZ (1967): Erfahrungen mit der japanischen Wachtel (*Coturnix coturnix japonicus*) als Labortier sowie einige Ergebnisse von Nährstoffbedarfsuntersuchungen. Tierärztl. Umschau 22: 416—423. • ZWICKEL, F. C., D. A. BOAG & J. H. BRIGHAM (1974): The autumn diet of spruce grouse: A regional comparison. Condor 76: 212—214.

Address of the author: Vogelwarte Radolfzell, Schloß Moegglingen, D-7760 Radolfzell 16
Federal Republic of Germany

Translation of foreign-language titles

General key: Herausgeg. v., Published by; Ders., idem (the same author).

1. Fundamental aspects of dietetics.
3. House sparrows feeding on flowers.
4. Food getting and food of the moorhen during the winter.
5. Animal nutrition.
6. Natural history of birds, volume 1.
7. Physiology of bird migration.
8. Progressing sings of decline of birds: Harbingers of the "Silent Spring."
9. Endogenous annual periodicity: The internal calendar as the basis of seasonal orientation in animals and plants.
10. The present population densities of the whitethroat and other songbird species in western Europe.

11. Methods for determining population densities in ornithology: Overview and critical review.
12. Effects exerted by nestling nutrition on juvenile development—in particular, on wing growth—in the blackcap, . . . (in the press).
13. Seasonal changes in food preferences and their significance in a migrant bird.
14. Comparative investigation of the juvenile development of a typical migrant, the garden warbler, and a less typical migrant, the blackcap.
15. Relationships between migratory restlessness and the course of migration in the garden warbler and the blackcap.
17. The Mettnau-Reit-Illmitz Programme: A longterm bird-trapping programme of the Radolfzell Ornithological Station with a view toward studying various problems.
18. Mettnau, Lake Constance, Bird Protection Park.
19. Physiological adaptation of the blackbird to the winter.
20. Winter food of the chaffinch, the starling, the blackbird, and the robin.
21. Does the demand for wheat by the house sparrow vary with the season?
22. Food-ecological investigations in migrating birds in a South-West-German resting site for transmigrants.
23. The intraspecific variability of prey selection of Anolis having had no previous experience in prey catching.
24. Contributions to the nutrition of the starling.
25. Coal tits prepare stores of chironomids during the winter.
26. Value and goal of nutritional investigations in birds.
27. The length of the intestine in relation to body length and the diet of some species of birds.
28. A contribution to the knowledge of the diet of birds in central Dalmatia.
- 28a. The tree sparrow.
29. Berry and color selection by birds.
30. Nutritional investigations of the song thrush, the blackbird, and the starling.
31. New approaches in the feeding of birds eating soft food.
32. How much protein do the roedeer and the red deer require during the winter?
33. The food spectrum of the whitethroat in a brushwood habitat on the Island of Hiddensee.
34. The food spectrum of the whitethroat in a brushwood habitat on the Island of Hiddensee. Part 2.

35. Food spectrum and nutritional biology of the redstart.
36. Diving for food and intake of bird feces in the moorhen.
37. Blackbirds as mushroom eaters.
38. Dogwood berries as food for rearing spotted flycatcher.
39. The bird, volume 1.
40. Nutrition of the house sparrow and the tree sparrow under different environmental conditions.
41. Plucking of spring flowers by house sparrows.
42. The birds of central Europe, volume 1.
43. Birds as distributors of plants (ornithochory).
44. Problems associated with mealworm feeding.
45. Once more: Maggots and mealworms.
46. Nestling food of the bullfinch.
47. Nutrition of native birds: Buds, needles, leaves, and shoots as bird food.
48. What do lesser whitethroats and whitethroats eat?
49. Pharmaceutical chemistry and drug synthesis, volume 2.
50. Man and animal.
51. The behavioral system of the bearded tit.
52. Food ecology of the garden warbler during the fall migration of 1969 on Heligoland.
53. Food intake and winter energy metabolism of the pheasant.
54. Cherries as food for starling nestlings.
55. Nutrition of black redstart nestlings.
56. Black redstart feeds its young with berries.
57. Berry food of the blackcap.
58. Blackcap drinking the juice of "bleeding" cornelian cherries.
59. Natural history of the birds of central Europe, volume 2.
60. Re: Cherries as food for starling nestlings.
61. Handbook of German ornithology, volume 1.
62. Feeding of birds during migration.
63. Winter ecology of black grouse in the Swiss Alps.
64. Vademecum for bird protection.
65. Contributions to the nutrition of several frequent bird species during the nestling age.
66. Goldfinches feed on green stuff.

67. Perception and memory in the food selection of birds.
68. Notes on the protein supply of several nectar-eating bird species.
69. The adaptation of the family Tetraonidae to the winter season.
70. Nectar as food of the blackcap.
71. Studies on the economic significance of insectivorous birds. Investigations of the food of native birds, with particular consideration given to diurnal and nocturnal birds of prey.
72. Maggots and mealworms.
73. Investigations of several elderberry-eating songbirds in Hungary.
74. Kestrels eating apples.
75. Several observations on the nutrition—and, in particular, the berry and fruit food—of native birds.
76. Great spotted woodpecker feeds blueberries.
77. Nutrition of starlings, in particular, during hard times.
78. Berry food of birds.
79. Is endozoic dispersal of the deadly nightshade by blackbirds and starlings possible?
80. Choice of prey and predation pressure among cormorants in laboratory
81. Composition of foodstuffs. experiments.
82. Several aspects of the biology of the bearded tit.
83. . . ., in: . . ., Handbook of zoology, volume 7, part 2.
84. Robins and the [fruits of the] spindle tree.
85. Physiological importance of carotenoids for wild birds, primarily redbreast (*Erithacus r. rubeculus* L.), on the basis of tests performed.
86. The fruit of woody plants as an important factor in the winter diet of some species of birds.
87. Nutritional and jetabolic differences between the house sparrow and the green finch (now: *Carduelis chloris*; Transl.].
88. Reed as a source of food for insectivorous birds during the winter.
89. Observations in olive-eating birds.
90. Comparative physiology of the animals.
91. Food-ecological investigations in blackcap spring transients on Heligoland.
92. Comparison of the digestibility of several carbohydrate fractions in chicken and guineafowl.
93. Re: Starlings feeding their young with cherries.
94. Observations and thoughts at the nest of the blackcap.

- 10
95. Color preferences of the great tit and the blue tit.
 96. Table of calorific values, published by the German Society for Nutrition.
 97. Apples as bird food during the winter.
 98. Food-ecological investigations in the black grouse [now: *Lyrurus tetrix*; Transl.] in the Swiss Alps.
 99. The Japanese quail as laboratory animal as well as several results of investigations of nutritional requirements.

ψ ψ ψ ψ ψ ψ ψ ψ ψ ψ ψ ψ

Original

Film 4313

Sonderabdruck aus: Journal für Ornithologie 117, Heft 2 (1976)

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell

**Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten:
Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl,
physiologische und ökologische Bedeutung**

Von Peter Berthold

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell

**Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten:
Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl,
physiologische und ökologische Bedeutung¹⁾**

Von Peter Berthold

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	145
2. Material und Methodik	148
3. Ergebnisse	152
3.1. Langfristige Prüfungen auf jahreszeitliche Nahrungspräferenz-Änderungen	152
3.2. Kurzfristige Prüfungen auf Nahrungspräferenzen	164
3.3. Lang- und kurzfristige Untersuchungen über die Bedeutung animalischer und vegetabilischer Nahrung	170
3.4. Energie- und Inhaltsstoffgehalte verwendeter Futtermittel	178
4. Schlußfolgerungen und Diskussion der Ergebnisse	178
Zusammenfassung	198
Summary	201
Literatur	203

1. Einleitung

Vögel sind überwiegend omnivor: Ausschließlich vegetabilische (herbivore, granivore, frugivore) Ernährung kommt selten vor, und rein animalische Ernährung ist nur begrenzt verbreitet. Ferner überwiegt Euryphagie gegenüber Stenophagie: Generalisten sind weiter verbreitet als Spezialisten (z. B. GROEBBELS 1932, STRESEMANN 1934, CREUTZ 1968, KEAR 1972, MORTON 1973, SKEAD 1974, MORSE 1975). Die Ursache dafür ist darin zu sehen, daß Omnivorie und Euryphagie, vor allem bei wechselndem Nahrungsangebot, die größten Überlebenschancen mit sich brachten (z. B. KEAR 1972). Reine Frugivorie zum Beispiel bedingt unter anderem relativ langsame Nestlingsentwicklung (z. B. MORTON 1973), die für viele Vogelarten im Hinblick auf Verluste an Nestlingen (z. B. MORSE 1971, 1975, BERTHOLD 1976 a) nachteilig ist.

Omnivore Vogelarten nehmen vielfach nicht das ganze Jahr über gleichzeitig und gleichförmig animalische und vegetabilische Nahrung auf; die Zusammensetzung ihrer Nahrung aus beiden Komponenten unterliegt vielmehr häufig einem jahres-

¹⁾ Mit Unterstützung der DFG im Schwerpunktprogramm „Biologie der Zeitmessung“.

zeitlichen Wechsel: Viele Singvögel der gemäßigten Breiten leben im Frühjahr und Sommer(-halbjahr) vorwiegend oder ausschließlich von animalischer Nahrung, hauptsächlich von Insekten, in der übrigen Zeit mehr, überwiegend oder möglicherweise ausschließlich von Beeren, anderen Früchten, Sämereien und anderen Vegetabilien. Das gilt in hohem Maße auch für viele der eigentlichen Insektenfresser — der Muscicapidae (z. B. PETERS 1948—1970). Jahreszeitliche Änderungen der Nahrungszusammensetzung sind auch von anderen Vogelgruppen, wie zum Beispiel von Spechten und Rauhfußhühnern, bekannt (Näheres s. z. B. NAUMANN 1897—1905, SCHUSTER 1930, GROEBBELS 1932, STRESEMANN 1934, NIETHAMMER 1937, NORDBERG 1942, KOENIG 1951, LACK 1954, MÖHRING 1957 a, BERNDT & MEISE 1959, BRUNS & HABERKORN 1960, NEWTON 1967, DECKERT 1968, SEEL 1969, TUTMAN 1969, KEAR 1972, PEARSON 1972, TAITT 1973, WEST 1973, ZETTEL 1974, GRÜN 1975, SZLIVKA & TOPOLA 1975).

Für den jahreszeitlichen Wechsel der Nahrungszusammensetzung omnivorer Vogelarten werden folgende Ursachen angenommen: Er könnte 1) rein durch jahreszeitliche Änderungen im Nahrungsangebot zustande kommen, also exogen bedingt sein, 2) ernährungsphysiologische Gründe haben, also endogen bedingt sein, oder 3) durch beides zusammen bewirkt werden (z. B. STRESEMANN 1934, SUOMALAINEN 1945, KOENIG 1951, BRUNS & HABERKORN 1960, HINTZ & DYER 1970, HOPPE 1973, GRÜN 1975). HINTZ & DYER (1970) nennen für *Agelaius phoeniceus* im einzelnen folgende Gründe: Die überwiegende Aufnahme animalischer Nahrung zur Brutzeit könnte bedingt sein durch 1) bessere Verfügbarkeit dieser Nahrung in dieser Zeit, 2) höheren Proteinbedarf der Vögel zur Brutzeit und 3) höheren Kaloriengehalt dieser Nahrung; der Übergang zu mehr vegetabilischer Nahrung nach der Brutzeit durch 1) bessere Verfügbarkeit und geringen Aufwand in der Beschaffung dieser Nahrung in dieser Zeit, 2) die Abnahme animalischer Nahrung zu dieser Zeit und 3) die Bevorzugung von bestimmten Inhalts- und Geschmacksstoffen.

Für Zugvögel wird zum Teil angenommen, jahreszeitliche Umstellungen in der Ernährung stünden mit dem Zug in Verbindung: Die Aufnahme kohlehydrat- und fettreicher Früchte und Sämereien zur Zugzeit könnte die Depotfettbildung für den Zug begünstigen oder ermöglichen (z. B. VALLYATHAN & GEORGE 1964, DOLNIK & BLYUMENTAL 1964, ORR 1970, BERTHOLD 1971, 1975 a, SNOW 1971). Nach Untersuchungen von YARBROUGH & JOHNSTON (1965) an *Dendroica coronata* ist die Depotfettbildung nicht von einer Umstellung auf animalische Nahrung abhängig, sondern kann auch bei weitgehend vegetabilischer Nahrung erfolgen.

Aus den bisher genannten Beobachtungen ist nicht klar zu ersehen, 1) warum omnivore Vogelarten jahreszeitliche Änderungen in den Anteilen animalischer und vegetabilischer Nahrungskomponenten aufweisen und 2), welche physiologische und ökologische Bedeutung diesen Änderungen zukommt.

Für die Annahme, daß omnivore Vogelarten jahreszeitlich verschiedene Bevorzugungen für animalische und vegetabilische Nahrung entwickeln und daß die jahreszeitlich wechselnde Nahrungsaufnahme nicht nur vom Angebot abhängt, sprechen

folgende Beobachtung: Spätsommer Vogelbeobachtung — versch. *Merula* im Frühjahr auf Wiesen offenbar (HABERKORN 1960). Wegzuges noch mau Zeit nicht mehr mau *Passer montanus* bev Nach PEARSON (1972) in Afrika von überwi nach DOWSETT (münd

Auch die vielen Be vegetabilischen Nahr oben genannten Ann dener Färbung oder derselben Art bevorz DIESELHORST 1972), (Übersicht: z. B. LAC keit und mit bestimm 1967, WILLSON 1972, Rauhfußhühner Vege stoffen (z. B. GURCH SALO 1973, WATSON

Versuchsergebnisse und deren Ursachen vor. Nach KATZ (19 Nahrung richtig ausv Winter dargebotene men Haussperlinge P futter (mit animalisc nur im Winter und jahreszeitliche Schwa futter. Da das Weich ponenten (Kartoffeln schränkt Schlußfolge Nahrung zu. Ähnlich SPRITZER (1972) sollen annehmen, dann aber

Aus den geschilder omnivoren Vögeln animalischer und ve

folgende Beobachtungen: Nach SCHÜZ (1943) sollen Stare *Sturnus vulgaris*, die im Spätsommer Vogelbeeren (*Sorbus*) fressen, im Winter dargebotene Beeren — selbst in Notlage — verschmähen; nach NAUMANN (1897—1905) sollen Amseln *Turdus merula* im Frühjahr keine Beeren fressen. Im Sommer können Stare Insektennahrung auf Wiesen offenbar leicht erreichbaren Kirschen vorziehen (Übersicht: BRUNS & HABERKORN 1960). Nach DOLNIK & BLYUMENTAL (1964) fressen zu Beginn des Wegzuges noch mausernde Buchfinken *Fringilla coelebs* Insekten, aber zur gleichen Zeit nicht mehr mausernde bereits Samen und setzen bereits Fett an. Feldsperlinge *Passer montanus* bevorzugen nach DECKERT (1968) während der Mauser Sämereien. Nach PEARSON (1972) stellen sich Gartengrasmücken *Sylvia borin* vor dem Heimzug in Afrika von überwiegend vegetabilischer auf vorwiegend animalische Nahrung um; nach DOWSETT (mündl.) ist das Umgekehrte der Fall.

Auch die vielen Beobachtungen über Präferenzen innerhalb der animalischen oder vegetabilischen Nahrungskomponenten lassen sich unter Umständen zugunsten der oben genannten Annahme deuten. So können Vögel zum Beispiel Beeren verschiedener Färbung oder Reifegrade innerhalb nah verwandter Pflanzenformen oder derselben Art bevorzugen (z. B. HAVLIN & FOLK 1965, CREUTZ 1968, RADFORD 1970, DIESELHORST 1972), Insektenfresser Insekten bestimmter systematischer Gruppen (Übersicht: z. B. LACK 1954), Körnerfresser Samen bestimmter Größe, Bearbeitbarkeit und mit bestimmtem Energiegehalt (z. B. PLATZ 1939, KEAR 1962, NEWTON 1967, WILLSON 1972, PINOWSKI et al. 1973, WEST 1973, WILLSON & HARMESON 1973), Rauhfußhühner Vegetabilien mit besonders hohem Gehalt an bestimmten Inhaltsstoffen (z. B. GURCHINOFF & ROBINSON 1972, MOSS et al. 1972, 1974, PULLIAINEN & SALO 1973, WATSON 1973) und Säuger bestimmte Fischarten (SjöBERG 1975).

V Versuchsergebnisse über jahreszeitliche Änderungen der Nahrungszusammensetzung und deren Ursachen liegen allgemein und auch speziell für Vögel nur sehr wenige vor. Nach KATZ (1948) können zumindest einige Säuger die jeweils angemessene Nahrung richtig auswählen. Wie schon erwähnt, sollen nach SCHÜZ (1943) Stare im Winter dargebotene Vogelbeeren verschmähen. Nach THYBUSCH (1957/1958) kommen Haussperlinge *Passer domesticus* in der Brutzeit mit Körnerfutter, ohne Weichfutter (mit animalischen Bestandteilen), aus, Grünlinge *C. chloris* mit Weichfutter nur im Winter und Frühjahr. BÖSENBERG (1964) beobachtete beim Haussperling jahreszeitliche Schwankungen zwischen der Aufnahme von Weizen und einem Weichfutter. Da das Weichfutter jedoch außer Fleisch auch viel an vegetabilischen Komponenten (Kartoffeln, Hundekuchen) enthielt, läßt der Auswahlversuch nur beschränkt Schlußfolgerungen auf die Bevorzugung animalischer und vegetabilischer Nahrung zu. Ähnliches gilt für entsprechende Versuche von RÖRIG (1903). Nach SPITZER (1972) sollen Bartmeisen *Parus biarmicus* Weizengriß bis Ende März gern annehmen, dann aber ablehnen (ohne weitere Daten).

Aus den geschilderten Versuchen geht in keinem Fall eindeutig hervor, ob bei omnivoren Vögeln jahreszeitliche Änderungen der Nahrungspräferenz zwischen animalischer und vegetabilischer Nahrung mehr oder weniger unabhängig vom

Nahrungsangebot vorkommen. ANDRIANTSIFERANA & RAHANDRAHA (1973 a, b) konnten für Säuger bei *Microcebus murinus* jahreszeitlich wechselnde Präferenz für animalische und vegetabilische Kost bei konstantem Nahrungsangebot nachweisen. DEBRY et al. (1973) stellten beim Menschen jahreszeitliche Variationen der Fett- und Kohlehydrataufnahme fest. Entsprechendes läßt sich demnach auch für Vögel vermuten. Die Kenntnis derartiger jahreszeitlicher Nahrungspräferenz-Änderungen bei Vögeln wäre in vielfacher Hinsicht, z. B. im Hinblick auf wirtschaftliche Schäden durch Vögel und deren Verhütung, in Bezug auf Schutzmaßnahmen, im Hinblick auf die Fütterung wertvoller Vögel in Gefangenschaft und vieles andere bedeutsam. Die geringe Kenntnis der physiologischen und ökologischen Bedeutung der animalischen und vegetabilischen Ernährung omnivorer Vögel, ihrer Jahresperiodik unabhängig vom Nahrungsangebot und damit der Frage nach echten Nahrungspräferenzen war Anlaß zu der vorliegenden Untersuchung. Es sollten an omnivoren Singvogelarten vor allem folgende Fragen geklärt werden:

- 1) Gibt es vom Nahrungsangebot unabhängige, also endogen gesteuerte jahreszeitlich wechselnde Bevorzugungen für animalische und vegetabilische Nahrung?
- 2) Wenn ja, stehen derartige Präferenzen in Beziehung zu bestimmten jahresperiodischen Vorgängen wie Mauser, Fortpflanzung und Zug, bei letzterem insbesondere zu Hyperphagie und Depotfettbildung?
- 3) Bestehen in den Bevorzugungen Unterschiede zwischen ausgeprägten und weniger ausgeprägten Zugvögeln sowie Standvögeln?
- 4) Welche Nahrungskomponenten werden im einzelnen gewählt?
- 5) Welche physiologische und ökologische Bedeutung haben solche Präferenzen?
- 6) Was geschieht, wenn für omnivore Arten zeitweilig nur animalische oder nur vegetabilische Nahrung erreichbar ist?

Als Versuchsvögel wurden Gartengrasmücken als omnivore ausgeprägte, weit ziehende Zugvögel, Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* als omnivore weniger ausgeprägte und weniger weit ziehende Zugvögel (z. B. BERTHOLD et al. 1972), Amseln und Rotkehlchen *Erithacus rubecula* als omnivore Teil- und Kurzstreckenzieher (z. B. BIEBACH 1974, ERARD 1966) und Feldsperlinge als omnivore Standvögel (z. B. DECKERT 1968) in verschiedenen Versuchsgruppen (s. Abschn. 2) untersucht. Die Grasmücken, Amseln und Rotkehlchen verzehren als animalische Nahrung Insekten, Schnecken, Würmer und anderes und daneben als vegetabilische Nahrung vor allem Beeren und andere fleischige Früchte, der Feldsperling vor allem Insekten und Sämereien (z. B. NAUMANN 1897—1905, SCHUSTER 1930, NIETHAMMER 1937, MÖHRING 1957 a, DECKERT 1968, GRÜN 1975).

2. Material und Methodik

Die im folgenden beschriebenen Versuche wurden von 1971 bis 1975 in der Vogelwarte Radolfzell in Schloß Möggingen durchgeführt.

Sylvia atricapilla
Sylvia borin
Erithacus rubecula
Turdus merula
Passer montanus

Als Ergänzung zur Untersuchung der Ernährung von Vögeln im Hinblick auf die Nahrung untersuchte (BRENNER 1975)

2.1. Versuchsbedingungen

Für die Untersuchungen s. Tab. 1 und Abb. 1. Die Brutgebiete zwischen den Fanganlagen Bodensee und Bodensee gefangen. Die Verteilung der Vögel in früheren Versuchsbedingungen der Haltungsbedingungen Teil in konstanten, beider Bedingungen die Raumtemperatur betrug sie $20 \pm 1^\circ\text{C}$. Lichtintensitäten bei

2.2. Futterangebot

Als animalische Nahrung im folgenden kurz als Institutsmitarbeiter Lichtfallen gefangen, aber nur kurze Zeit Trockenfutter der Zusammensetzung: 10% und Seidenraupensuppe Kalk.

Als vegetabilische Nahrung (und Bonapfel) und folgende Pflanzen: *nigra*, Heckenkirsche *monogyna*, Efeu *europaeus*. Die Früchte wurden stets in K...

Tab. 1. Die Versuchsvögel.

Art	Anzahl	
	von Hand aufgezogen	Fänglinge
<i>Sylvia atricapilla</i>	64	34
<i>Sylvia borin</i>	37	50
<i>Erithacus rubecula</i>	10	20
<i>Turdus merula</i>	8	—
<i>Passer montanus</i>	10	—

Als Ergänzung zu den Laboruntersuchungen wurde im Rahmen einer Staatsexamensarbeit die Ernährung von 35 Vogelarten zur Zeit des Wegzuges in einem Rastgebiet am Bodensee im Hinblick auf die Zusammensetzung aus animalischen und vegetabilischen Komponenten untersucht (BRENSING 1976).

2.1. Versuchsvögel (Tab. 1)

Für die Untersuchungen wurden insgesamt 233 Versuchsvögel verwendet; im einzelnen s. Tab. 1 und Abschn. 3. Die handaufgezogenen Vögel stammten aus südwestdeutschen Brutgebieten zwischen Mannheim, Memmingen und dem Bodensee; die Fänglinge wurden in der Fanganlage der Vogelwarte Radolfzell auf der Mettnau-Halbinsel bei Radolfzell am Bodensee gefangen. Aufzucht und Haltung der Vögel bis zu Versuchsbeginn erfolgten wie in früheren Versuchen (Näheres s. BERTHOLD & SCHLENKER 1975, BERTHOLD et al. 1970). Die Verteilung der Versuchsvögel auf die einzelnen Versuche ist in Abschn. 3 den „Kurzbeschreibungen der Versuchsbedingungen“ zu entnehmen; dort sind auch die spezifischen Haltungsbedingungen während einzelner Versuche beschrieben. Die Versuche wurden zum Teil in konstanten, zum Teil in natürlichen Lichtbedingungen durchgeführt, um den Einfluß beider Bedingungen auf die Nahrungswahl zu testen. Bei Haltung im Naturtag schwankte die Raumtemperatur mit den Außenbedingungen, bei Haltung in konstanten Bedingungen betrug sie $20 \pm 1,5^\circ\text{C}$. Näheres über die Haltung der Vögel, die verwendeten Käfige, Lichtintensitäten bei der Haltung und anderes ist BERTHOLD et al. (1970) zu entnehmen.

2.2. Futtermittel

Als animalische Nahrung wurden in den Versuchen *Tenebrio*-Larven („Mehlwürmer“, im folgenden kurz so genannt) der Fa. Eckrich, Waldsee/Pfalz, gefüttert, außerdem von Institutsmitarbeitern gesammelte, tiefgefroren gelagerte vorjährige Ameisenpuppen und in Lichtfallen gefangene Insekten, vor allem Noctuiden (im folgenden Noctuiden; ebenfalls, aber nur kurze Zeit tiefgefroren gelagert). Ferner wurde ein fast rein animalisches Insekten-Trockenfutter der Fa. Eckrich trocken gefüttert, und zwar Aleckwa „Delikat“ mit folgender Zusammensetzung: 35 % Fliegen, 25 % Ameisenpuppen, 15 % Moskitos, 5 % „Weißwurm“ und Seidenraupenschrot, 5 % Garnelen, 5 % Fleisch und 10 % Futterhefe, Honigmilch und Kalk.

Als vegetabilische Nahrung wurden in den Versuchen reife Äpfel (Goldparmäne, Ontario und Bonapfel) und reife frische oder tiefgefroren gelagerte dies- und vorjährige Früchte folgender Pflanzen verwendet: roter und schwarzer Holunder *Sambucus racemosa* und *nigra*, Heckenkirsche *Lonicera xylostema*, Himbeere *Rubus idaeus*, Weißdorn *Crataegus monogyna*, Efeu *Hedera helix*, Faulbaum *Frangula alnus* und Pfaffenhütchen *Evonymus europaeus*. Die Früchte für einzelne Versuche oder zusammenhängende Versuchsserien wurden stets in kurzer Zeit in einem eng begrenzten Gebiet gesammelt, um Unterschiede

zwischen Früchteproben in Inhalts- und Geschmacksstoffen (z.B. SCHUSTER 1930) weitgehend auszuschalten. Insgesamt wurden für die Versuche über vier Zentner Beeren gesammelt.

Die Sperlinge erhielten ein Körnerfutter, das aus 10 verschiedenen Sämereien, wie folgt, zusammengesetzt war: 26 % Glanz, 20 % Sommerrüben, 13 % Hanf, je 10 % Blaumohn und Negersaat, 8 % Leinsaat, 5 % Goldgelbhirse, je 3 % Distel- und Radiessamen und 2 % Salat-samen.

Die Art und Zusammensetzung der in den einzelnen Versuchen gebotenen Nahrung sowie die Art ihrer Darreichung sind im einzelnen den „Kurzbeschreibungen der Versuchsbedingungen“ in Abschn. 3 zu entnehmen.

Alle tiefgefroren gelagerten Futtermittel wurden erst verabreicht, nachdem sie aufgetaut waren.

Als Dauerfutter vor, nach und zwischen Versuchen wurden in der Regel (Ausnahmen s. Abschn. 3) als animalische Nahrung Mehlwürmer und trockenes Trockenfutter (Aleckwa „Delikat“ und Alekwa II der Fa. Eckrich 1:1) *ad lib.* gereicht. Dem Trockenfutter wurden „Vitakalk“ und „Federvit-Mauserpulver“ (handelsüblich, aus der Zoohandlung) in Mengen von 1 bzw. 1/2 Teelöffel/10 l zugesetzt. Als vegetabilische Nahrung wurden Früchte (s. oben) und Sämereien (an die Sperlinge) gefüttert. Trinkwasser wurde, wenn nicht anders angegeben, stets verabreicht und mit 5 Tropfen des Vitaminpräparates Protovita/I angereichert.

2.3. Durchführung der Fütterungsversuche

Die in den Versuchen von den Vögeln verbrauchten Nahrungsmengen wurden auf zweierlei Weise bestimmt:

1) Die Nahrung wurde vor dem Füttern gewogen. Zu Versuchsende wurden die verbliebenen Reste gewogen, und die Differenz wurde ermittelt. Mit Hilfe von Blindproben wurde in jedem Versuch oder in jeder unter identischen Bedingungen durchgeführten Versuchsserie der Gewichtsverlust der Nahrungskomponenten durch Verdunstung ermittelt und bei der Berechnung der Differenz berücksichtigt.

2) Die einzelnen Teile der verabreichten Nahrung (z.B. die einzelnen Beeren, Noctuiden oder Mehlwürmer) wurden vor Versuchsbeginn und nach Versuchsende gezählt, und die Differenzen wurden ermittelt. Für die einzelnen Anteile wurden durchschnittliche Gewichtswerte festgestellt und mit den Differenzwerten multipliziert, wodurch sich die verbrauchten Nahrungsmengen ergaben.

Das zweite Verfahren wurde hauptsächlich dann angewendet, wenn eine sehr genaue Unterscheidung in der Aufnahme verschiedener Komponenten erforderlich war. Gelegentlich wurden beide Verfahren gleichzeitig für verschiedene Nahrungskomponenten angewandt.

Bei allen Fütterungsversuchen wurden die Käfige in mit durchsichtigem Plastik bespannte Auffangbehälter gestellt, so daß keine aus den Käfigen geschleuderte Nahrung verlorengehen konnte.

2.4. Gewinnung weiterer Daten

Die Versuchsvögel wurden regelmäßig ein- bis zweimal wöchentlich auf ihren Mauserzustand hin untersucht und gewogen. Bei manchen Untersuchungen wurden die Vögel täglich gewogen (Näheres s. Abschn. 3.).

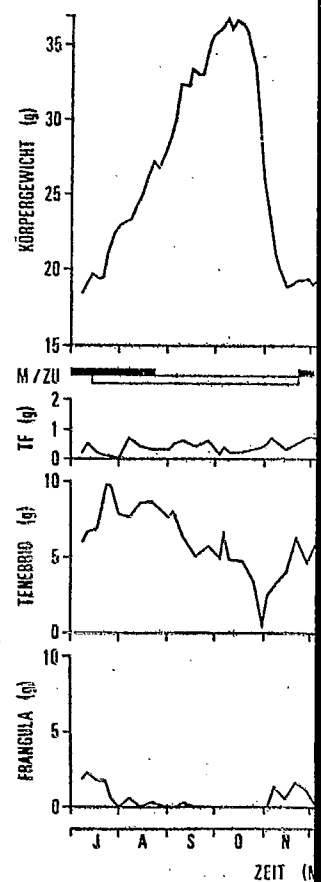
2.5. Prüfung der Ergebnisse

Die Versuchsergebnisse wurden, sofern Mittelwerte berechnet wurden und je nachdem, ob Normalverteilung vorlag oder nicht, mit dem t-Test bzw. U-Test auf statistische Signi-

fikanz geprüft. Unterschiede mit dem Vorzeichentest von I scheinlich signifikant $p < 0,05$.

2.6. Danksagung

Die Untersuchungen waren die große Hilfe, insbesondere Sammeln von Futtermitteln, v BERTHOLD, UTE HÜCKLER, ROS A. BERTHOLD, R. SCHLENKER, Frau ermittelte hauptsächlich Herr Dr. H. BIEBACH bestimmt DRAWERT den Gehalt an Inha ten, zum Teil im Institut erm fang älterer Literatur. Allen G



fikanz geprüft. Unterschiede abhängiger Stichproben innerhalb von Versuchsgruppen wurden mit dem Vorzeichentest von DIXON & MOOD und McNEMAR geprüft. Es bedeuten: wahrscheinlich signifikant $p < 0,05$, signifikant $p < 0,02$ und hochsignifikant $p < 0,001$.

2.6. Danksagung

Die Untersuchungen waren im Hinblick auf Umfang und Zeitraum nur möglich durch die große Hilfe, insbesondere bei der Beschaffung und Aufzucht der Vögel und beim Sammeln von Futtermitteln, vor allem durch folgende Mitarbeiter unseres Instituts: HEIDE BERTHOLD, UTE HÜCKLER, ROSEMARIE KLAUCK, DANIELLE RYSER, INGE VONCKEN, J. BECKERT, A. BERTHOLD, R. SCHLENKER, Pater A. SCHNEIDER, R. SENK und K. WÜSTENBERG. Meine Frau ermittelte hauptsächlich die quantitativen Daten der meisten langfristigen Versuche. Herr Dr. H. BIEBACH bestimmte den Energiegehalt von Futtermitteln, Herr Prof. Dr. F. DRAWERT den Gehalt an Inhaltsstoffen; der Wassergehalt wurde zum Teil von den Genannten, zum Teil im Institut ermittelt. Herr Prof. Dr. H. M. PETERS half mir bei der Beschaffung älterer Literatur. Allen Genannten gilt mein herzlicher Dank für ihre Unterstützung.

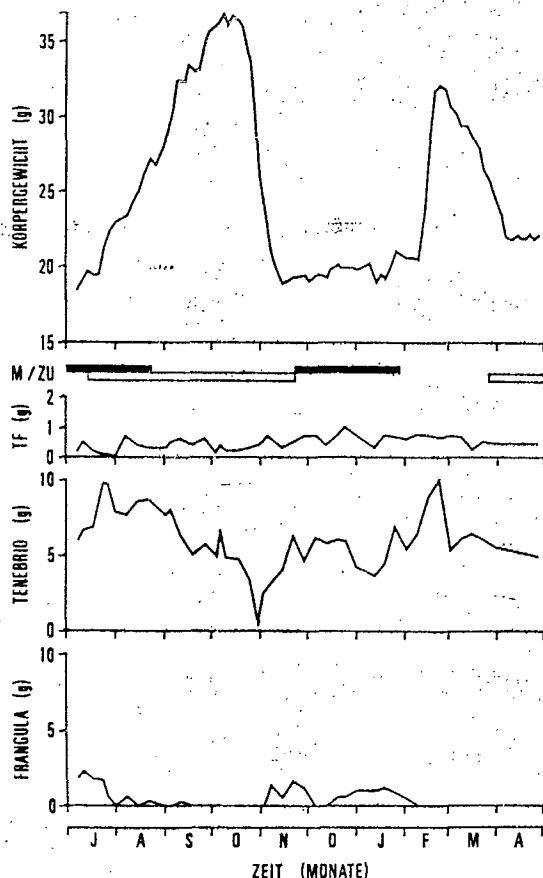


Abb. 1: Körpergewicht, Mauser (M, schwarze Balken), Zugunruhe (ZU, weiße Balken) und Verzehr von Insekten-Trockenfutter (TF), *Tenebrio*-Larven und *Frangula alnus*-Beeren einer *Sylvia borin* (Nr. 7287) im LD 10:14. Die angegebenen Nahrungsmengen bedeuten hier und in den folgenden Abbildungen jeweils Aufnahme innerhalb von 24 Stunden. — Body weight, molt (M, black bars), migratory restlessness (ZU, white bars) and consumption of insect-fodder (TF), *Tenebrio*-larvae and berries of *Frangula alnus* of a *Sylvia borin* (No. 7287) in LD 10:14. Here and in the following figures the nutritional intake of representative 24 hour periods is shown.

3. Ergebnisse

Bei der Untersuchung der Nahrungswahl im Jahresablauf wurden einmal langfristige Prüfungen auf jahreszeitliche Nahrungspräferenz-Änderungen, im wesentlichen an handaufgezogenen Vögeln, durchgeführt. Zum anderen wurden, in Ergänzung dazu, kurzfristige Versuche — vor allem an Fänglingen — durchgeführt, vor allem auch zur Überprüfung der im ersten Verfahren gewonnenen Ergebnisse. Die beiden Gruppen von Untersuchungen sind im folgenden nacheinander behandelt.

3.1. Langfristige Prüfungen auf jahreszeitliche Nahrungspräferenz-Änderungen

3.1.1. Untersuchungen in konstanten Bedingungen

Gartengrasmücke (Abb. 1—4):

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1972 handaufgezogene Vögel, 1972 und 1973 im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel mit 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkel-

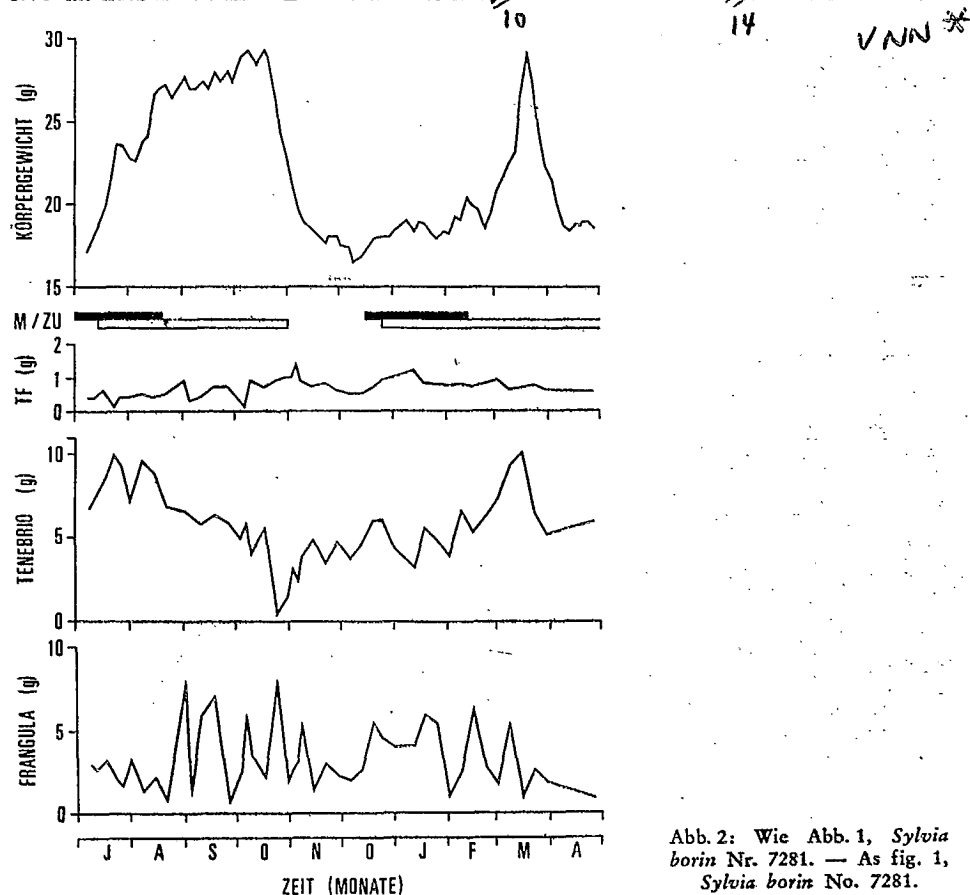
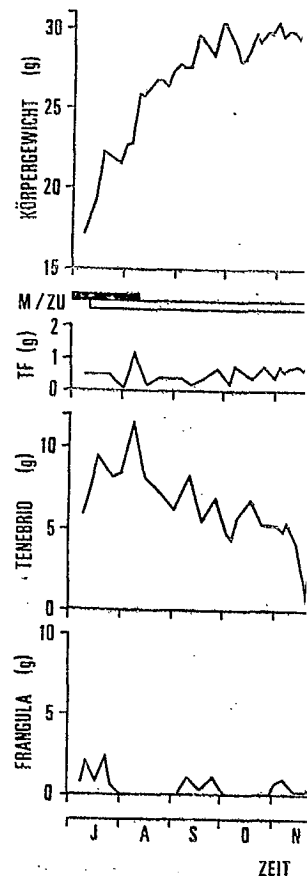


Abb. 2: Wie Abb. 1, *Sylvia borin* Nr. 7281. — As fig. 1, *Sylvia borin* No. 7281.

23. 06. 1978: I have just telephoned Dr. Peter Berthold at his Institute: This is a typographical error! The conditions were 10 hours light and 14 hours darkness. V.N.N.

Translator



heit/Tag (LD 10:14) untersucht und tiefgefrorene Faulbaumbeeren 8,6 mal/Monat; quantitative Nahrung 4,3 mal/Monat (Näheres s. Abb. 1). Mehlwürmer, Insekten-Trocken-

Außerdem wurden in einem Versuch LD 10:14 Mehlwürmer, Insekten-Trocken- und gefrorene Insekten geboten (Näheres s. Abb. 1). Die Ergebnisse und die daraus resultierenden Schlußfolgerungen sind in der Tabelle dargestellt.

Bei den Versuchsvögeln liess sich beobachten:

Typ 1 (Abb. 1) nahm während der Wintermonate auf. Die Menge aufgenommenen Nahrungsmittels und der verzehrten Mehlwürmer oder Insekten-Trocken-

mal lang-
im wesent-
den, in Er-
urchgeführt,
Ergebnisse.
behandelt.

l, 1972 und
den Dunkel-

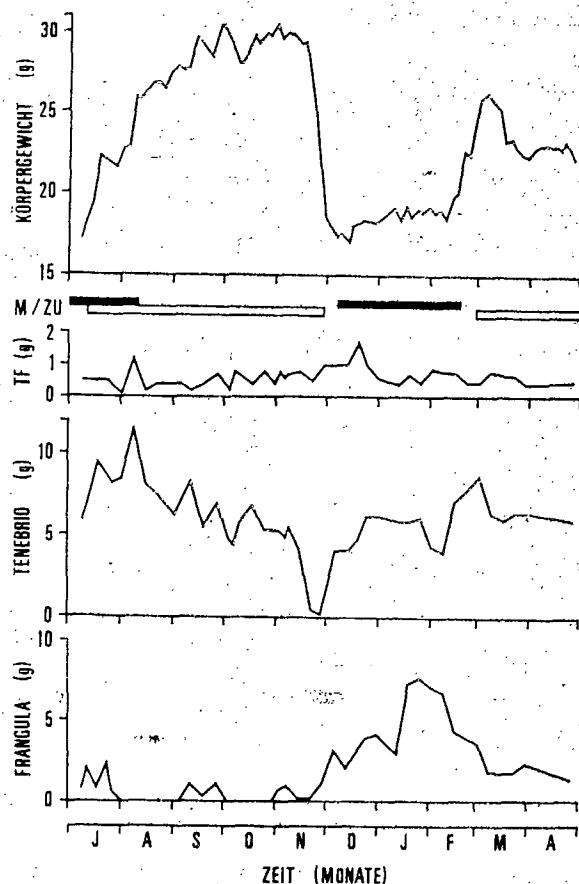


Abb. 3: Wie Abb. 1, *Sylvia borin*
Nr. 7298. — As fig. 1, *Sylvia*
borin. No. 7298.

heit/Tag (LD 10:14) untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und tiefgefrorene Faulbaumbeeren *ad lib.*; Darbietung des Versuchsfutters: durchschnittlich 8,6 mal/Monat; quantitative Bestimmung der aufgenommenen Nahrung: durchschnittlich 4,3 mal/Monat (Näheres s. Abschn. 1—3); Dauerfutter außerhalb der Versuchsfütterung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter, Faulbaumbeeren und Äpfel *ad lib.*

Außerdem wurden in einem Vorversuch 1971 und 1972 9 handaufgezogenen Vögeln im LD 10:14 Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und 5 verschiedene Beerenarten abwechselnd geboten (Näheres s. BERTHOLD & BERTHOLD 1973). Dieser Versuch ist hier in den Schlußfolgerungen und in der Diskussion (Abschn. 4) mit behandelt.

Bei den Versuchsvögeln ließen sich hinsichtlich der Nahrungswahl 3 Typen unterscheiden:

Typ 1 (Abb. 1) nahm während der ganzen Versuchsdauer nur sehr wenig Beeren auf. Die Menge aufgenommener Beeren übertraf an keinem Versuchstag die der verzehrten Mehlwürmer oder die der Mehlwürmer und des Insekten-Trockenfutters

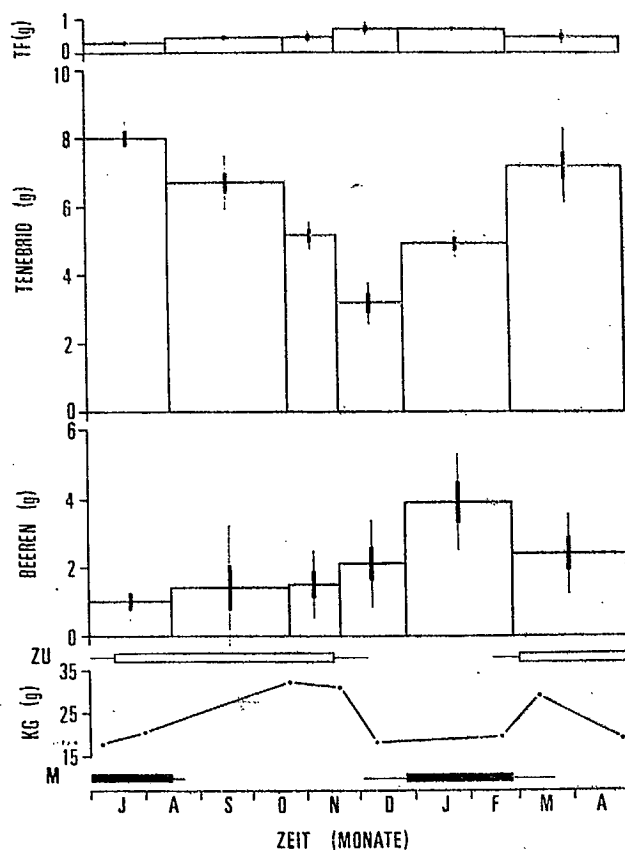


Abb. 4: Wie Abb. 1, Mittelwerte (mit Standardabweichung und z. T. mit mittlerem Fehler des Mittelwertes) von 8 *Sylvia borin*. KG=Körpergewicht. Die einzelnen Zeitabschnitte s. Abschn. 3.1.1. — As fig. 1, mean values (with standard deviation and partly with standard error of the mean) of 8 *Sylvia borin*. KG=body weight. The periods s. sect. 3.1.1.

zusammen. Animalische Nahrung wurde also hochsignifikant bevorzugt. Diesem Typ gehörte 1 Vogel an.

Typ 2 verzehrte zu verschiedenen Zeiten des Versuches wesentlich mehr Beeren als Typ 1. Der hierher gehörige Vogel 7281 z. B. (Abb. 2) verzehrte in 12 von 44 Fällen mehr Beeren als Mehlwürmer und in 2 von 44 Fällen mehr Beeren als Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter zusammen. Sehr wenig Beeren und auffallend viele (hochsignifikant mehr) Mehlwürmer wurden während der Körpergewichtserhöhung während der Zeit des Weg- und Heimzuges gefressen. Zum Typ 2 zählten 2 Vögel.

Typ 3 (Abb. 3) nahm während der Wintermauser viele Beeren auf, an vereinzelten Tagen sogar mehr als Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter, in der übrigen Zeit jedoch sehr wenige. Diesem Typ gehörten 5 Vögel an.

Da die weit überwiegende Mehrzahl der Vögel einem Typ (3) angehörte, wurden für die an den 8 Versuchsvögeln gewonnenen Daten Mittelwerte errechnet (Abb. 4),

und zwar für 6 v
mauser, 2) vom H
gewichtsgipfels wä
gipfel bis zum B
Ende der Zeit des
zum Beginn der V
Zeit des Heimzuge

Aus den Mittelw

1) Beeren wurd
Vorganges vor N

2) Mit Ausnahm
würmer als Bee
hierzu. Rechnet
sekten-Trockenf
lische als vegeta

3) Die Hyperph
auf erhöhter Au

4) Der Beerenve
wieder ab.

5) Insekten-Tro
von allen Komp

6) Der Insekten
und ab.

Diese Ergebnisse
BERTHOLD 1973) :
abwechselnd gebot
grasmücke ändert
angebot ihre Nahr
jedoch Vegetabilien
den Zugzeiten, so
genommen.

Mönchsgrasmücke

Kurzbeschreibung
und 1974 im LD 10
und tiefgefrorene F
7 mal/Monat; quant
mal/Monat (Näheres
würmer, Insekten-T

Bei den Mönchs
den Gartengrasmü

Typ 1 verzehrte
der hierher gehörig

und zwar für 6 verschiedene jahresperiodische Phasen: 1) für die Dauer der Jugendmauser, 2) vom Ende der Jugendmauser bis zum Erreichen des mittleren Körpergewichtsgipfels während der Zeit des Wegzuges, 3) vom mittleren Körpergewichtsgipfel bis zum Beginn des kontinuierlichen raschen Körpergewichtsabfalles gegen Ende der Zeit des Wegzuges, 4) vom Beginn des raschen Körpergewichtsabfalles bis zum Beginn der Wintermauser, 5) für die Dauer der Wintermauser und 6) für die Zeit des Heimzuges.

Aus den Mittelwerten lassen sich vor allem folgende Ergebnisse ableiten:

- 1) Beeren wurden zu keiner Jahreszeit und während keines jahresperiodischen Vorganges vor Mehlwürmern und Insekten-Trockenfutter bevorzugt.
- 2) Mit Ausnahme der Phasen 4 und 5 wurden stets hochsignifikant mehr Mehlwürmer als Beeren verzehrt, und für die Phasen 4 und 5 bestand eine Tendenz hierzu. Rechnet man während der Phasen 4 und 5 zu den Mehlwürmern das Insekten-Trockenfutter hinzu, so wurde auch in dieser Zeit signifikant mehr animalische als vegetabilische Nahrung aufgenommen.
- 3) Die Hyperphagie zur Zeit des Weg- und Heimzuges beruhte im wesentlichen auf erhöhter Aufnahme von Mehlwürmern.
- 4) Der Beerenverbrauch stieg bis zur Wintermauser allmählich an und nahm dann wieder ab.
- 5) Insekten-Trockenfutter wurde zu allen Zeiten hochsignifikant am wenigsten von allen Komponenten verzehrt.
- 6) Der Insekten-Trockenfutterverbrauch nahm parallel zum Beerenverbrauch zu und ab.

Diese Ergebnisse stimmen mit den Befunden des Vorversuchs (BERTHOLD & BERTHOLD 1973) überein, in dem als vegetabilische Kost verschiedene Beerenarten abwechselnd geboten wurden. Insgesamt geht aus den Versuchen hervor: Die Gartengrasmücke ändert auch unter konstanten Bedingungen und bei konstantem Nahrungsangebot ihre Nahrungszusammensetzung jahreszeitlich. Zu keiner Jahreszeit werden jedoch Vegetabilien vor animalischer Kost bevorzugt. Vegetabilien werden nicht zu den Zugzeiten, sondern vor allem während der Wintermauser vermehrt aufgenommen.

Mönchsgrasmücke (Abb. 5—7)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 10 1973 handaufgezogene Versuchsvögel, 1973 und 1974 im LD 10:14 untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und tiefgefrorene Faulbaumbeeren *ad lib.*; Darbietung des Versuchsfutters: durchschnittlich 7 mal Monat; quantitative Bestimmung der aufgenommenen Nahrung: durchschnittlich 3,5 mal Monat (Näheres s. Abb. 5—7); Dauerfutter außerhalb der Versuchsfütterung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter, Faulbaumbeeren und Äpfel *ad lib.*

Bei den Mönchsgrasmücken ließen sich hinsichtlich der Nahrungswahl — wie bei den Gartengrasmücken — ebenfalls 3 Typen unterscheiden:

Typ 1 verzehrte während eines Teiles des ersten Versuchsjahres sehr viele Beeren, der hierher gehörige Vogel 7340 (Abb. 5) z. B. an einer Reihe von Tagen von Juli

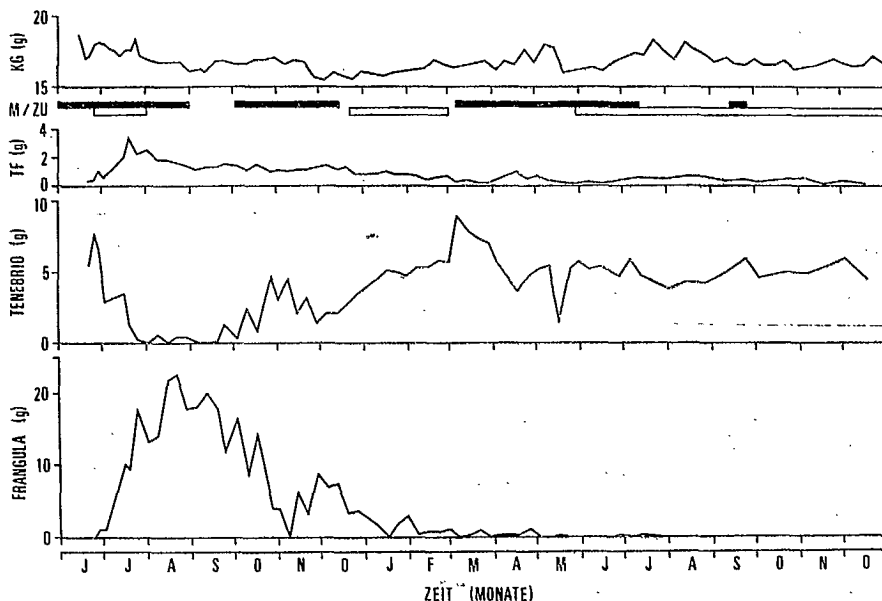


Abb. 5: Wie Abb. 1, *Sylvia atricapilla* Nr. 7340. KG = Körpergewicht. — As fig. 1, *Sylvia atricapilla* No. 7340. KG = body weight.

bis September um 20 g/Tag oder mehr und damit etwa 10 mal mehr als Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter zusammen. Von Juni bis Dezember des ersten Versuchsjahres übertraf die Menge aufgenommener Beeren die von Mehlwürmern und Insekten-Trockenfutter zusammen in 19 von 23 Fällen. Gegen Ende des ersten Versuchsjahres nahm der Beerenverzehr ganz stark ab, dafür stieg der Verbrauch an Mehlwürmern an. Ab Mitte des zweiten Versuchsjahres wurde keine Beere mehr gefressen.

Die befristete starke Beerenaufnahme fiel sowohl mit der Jugendmauser, der Zugruhe des ersten Wegzuges als auch mit der Wintermauser zusammen. Durch Depotfettbildung bedingte starke Körpergewichtserhöhung zeigte der hier besprochene Typ zu keiner Zeit. Während der frühen Jugendentwicklung zu Beginn des Versuches lag der Verbrauch an Mehlwürmern hoch über dem Verzehr von Beeren und fiel dann rasch ab. Diesem Typ gehörten 3 Vögel an.

Typ 2 verzehrte ebenfalls während eines Teiles des ersten Versuchsjahres viel Beeren, aber wesentlich weniger als Typ 1. Vogel 7337 z. B. (Abb. 6) fraß nur im August/September an 5 von 9 Versuchstagen mehr Beeren als Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter zusammen und hier jeweils nur etwa 5 g/Tag. Der starke Verzehr von Beeren nahm hier schon Ende September stark ab und erlosch ebenfalls in der Mitte des zweiten Versuchsjahres völlig. Die starke Aufnahme von Beeren fiel hier erst in die Zeit nach der Jugendmauser, deckte sich mit einem Teil der

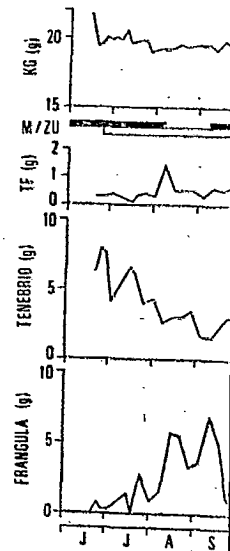


Abb. 6: Wie Abb. 5, *Sylvia atricapilla* No. 7337.

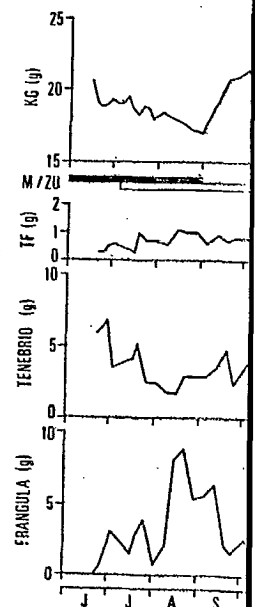


Abb. 7: Wie Abb. 5, *Sylvia atricapilla* No. 7337.

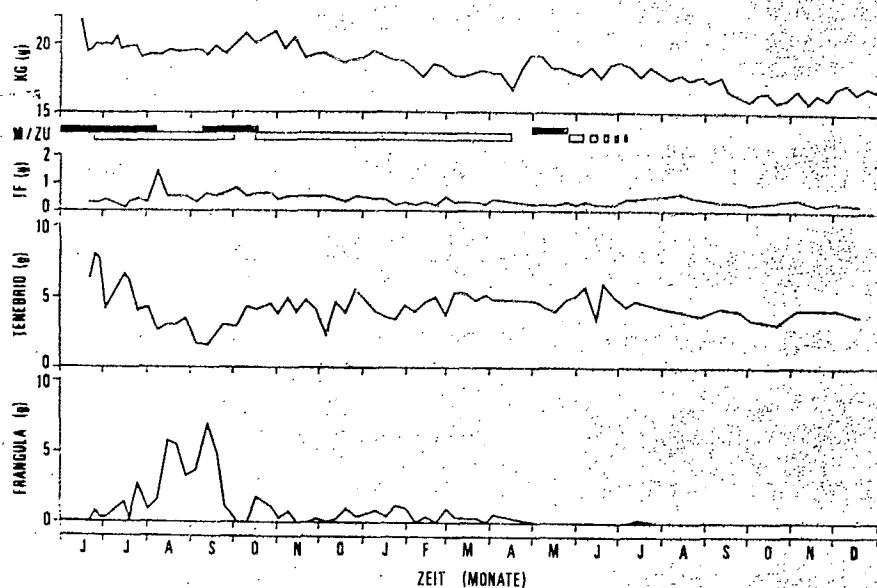


Abb. 6: Wie Abb. 5, *Sylvia atricapilla* Nr. 7337. — As fig. 5, *Sylvia atricapilla* No. 7337.

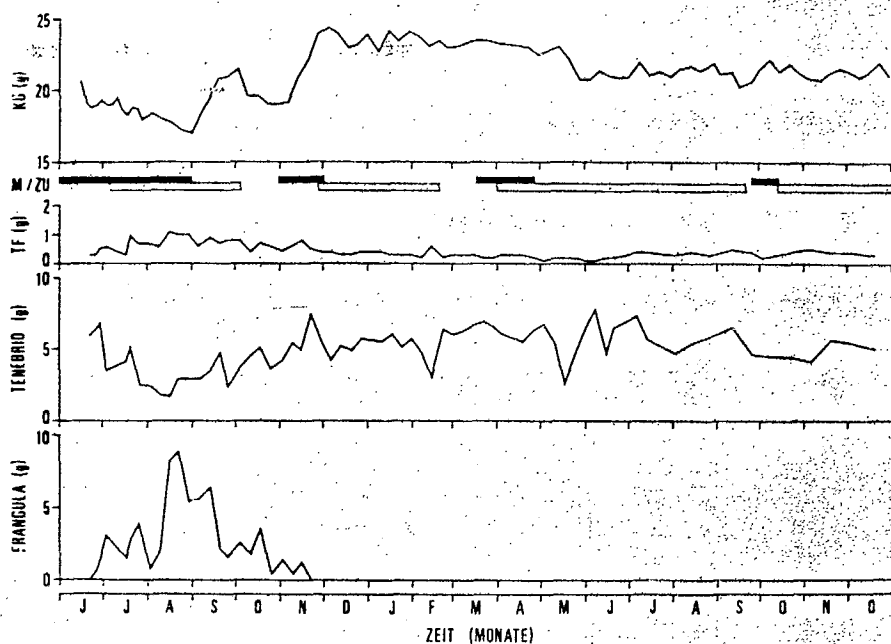


Abb. 7: Wie Abb. 5, *Sylvia atricapilla* Nr. 7342. — As fig. 5, *Sylvia atricapilla* No. 7342.

Zugunruhe des ersten Wegzuges und endete bereits nach dem Beginn der Wintermauser. Auch bei diesem Typ trat keine durch Depotfettbildung bedingte starke Körpergewichtserhöhung auf, und der Verbrauch an Mehlwürmern in der frühen Jugendentwicklung lag ebenfalls hoch über dem Verzehr an Beeren und fiel dann rasch ab. Diesem Typ gehörten 4 Vögel an.

Typ 3 (Abb. 7) verzehrte nur im ersten Versuchsjahr Beeren, und mit Ansteigen des Körpergewichts infolge von Depotfettbildung fiel der kurzzeitig starke Verbrauch an Beeren rasch ab, und der Verzehr von Mehlwürmern stieg dafür an. Der kurzzeitig starke Verzehr von Beeren, der z. B. bei Vogel 7342 (Abb. 7) im August und September die Aufnahme von Mehlwürmern und Insekten-Trockenfutter in 5 von 9 Fällen übertraf, fiel hier nur noch mit dem Ende der Jugendmauser und mit der Zugunruhe des ersten Wegzuges zusammen. Auch hier lag der Verbrauch an Mehlwürmern zu Beginn der Jugendentwicklung hoch über dem Verzehr von Beeren. Zu diesem Typ gehörten 3 Vögel.

Da die Mönchsgrasmücken in ihrer Nahrungswahl individuell sehr stark variierten, wurde auf eine Mittelwertdarstellung der Daten verzichtet.

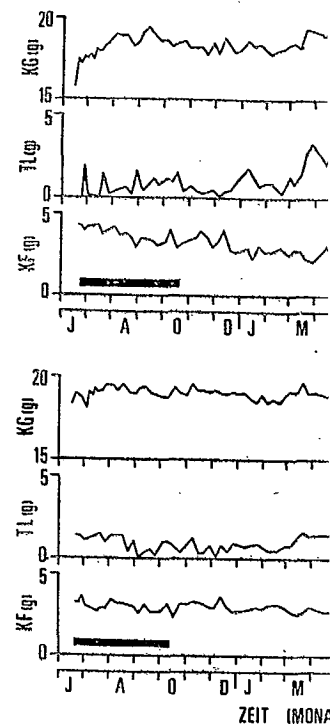
Aus den Daten lassen sich folgende Ergebnisse ableiten:

- 1) Während einer mehr oder weniger langen Zeit im ersten Versuchsjahr wurden Beeren vor Mehlwürmern und Insekten-Trockenfutter bevorzugt.
- 2) Die Bevorzugung von Beeren fiel mit verschiedenen großen Teilen der Jugendmauser, der Zugunruhe des ersten Wegzuges und zum Teil auch mit der Wintermauser zusammen.
- 3) Bei Körpergewichtsanstieg während der Depotfettbildung endete die Bevorzugung von Beeren; die Hyperphagie kam im wesentlichen durch die Aufnahme von Mehlwürmern zustande.
- 4) Insekten-Trockenfutter wurde zu allen Zeiten hochsignifikant am wenigsten von allen Komponenten verzehrt.
- 5) Der Insekten-Trockenfutter-Verbrauch war im ersten Versuchsjahr um den Beginn des starken Beerenverzehr hochsignifikant am größten.

Somit ändert auch die Mönchsgrasmücke unter konstanten Bedingungen und bei konstantem Nahrungsangebot ihre Nahrungszusammensetzung jahreszeitlich. Im Gegensatz zur Gartengrasmücke kommt es zu einer mehr oder weniger lange andauernden Bevorzugung von vegetabilischer Nahrung, die jedoch nicht mit Körpergewichtserhöhungen und der Depotfettbildung zusammenfällt.

Feldsperling (Abb. 8)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 10 1973 handaufgezogene Vögel, ab 1973 im LD 10:14 untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer und Körnerfutter *ad lib.*; Darbietung des Versuchsfutters: ständig; Darreichung neuen Futters 3 mal wöchentlich; quantitative Bestimmung aufgenommener Nahrung: durchschnittlich 3,3 mal/Monat (Näheres s. Abb. 8).



Die im LD 10:14 aufgezogenen Vögel zeigten gegenüber dem Freileben starke Unterschiede (Gonadenentwicklung, etc.). Ein anderer erkrankte zu Beginn der Untersuchung an Nesselallergie, was eine Behandlung notwendig machte. Nahrungsaufnahme mit sich verändernder Intensität — nur aus diesen wegen der genannten Gründe vorerst nur bedingt Schlüsse gezogen werden können.

Die Versuchsvögel fraßen an einzelnen Versuchstagen nur wenig Körnerfutter (z. B. Abb. 8 oben: Mitte des 2. Versuchsjahres). Abb. 8 unten: Mitte des 2. Versuchsjahres, Vögel vereinzelt mit der Mauser zusammen. Die Mauser jedoch ohne verstärkten Futterverbrauch (Abb. 8 unten: 1. Mauser). Häufig war erkennbar ein neuer jahresperiodischer Zyklus im 2. Versuchsjahr, Abb. 8 unten.

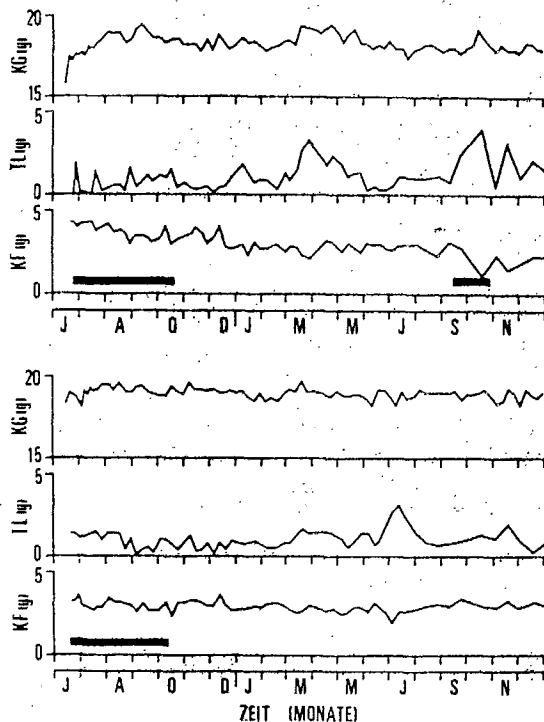


Abb. 8: Körpergewicht (KG), Mauser (schwarze Balken) und Verzehr von *Tenebrio-Larven* (TL) und Körnerfutter (KF) von zwei *Passer montanus* im LD 10:14. — Body weight (KG), molt (black bars) and consumption of *Tenebrio-larvae* (TL) and seeds (KF) of two *Passer montanus* in LD 10:14.

Die im LD 10:14 aufgezogenen und gehaltenen Feldsperlinge zeigten zum einen gegenüber dem Freileben stark verlangsamten Ablauf ihrer jahresperiodischen Prozesse (Gonadenentwicklung, Einsetzen von Mauser; BERTHOLD in Vorbereitung), zum anderen erkrankte zu Beginn des 3. Versuchsjahres ein Teil der Tiere an Salmonellose, was eine Behandlung erforderlich machte und möglicherweise verstärkte Nahrungsaufnahme mit sich brachte. In Abb. 8 sind daher — für zwei repräsentative Einzelbeispiele — nur Daten bis zum Ende des 2. Versuchsjahres dargestellt, aus denen wegen der genannten Verzögerung im Ablauf jahresperiodischer Vorgänge vorerst nur bedingt Schlüsse auf die Nahrungswahl des Feldsperlings gezogen werden können.

Die Versuchsvögel fraßen regelmäßig mehr Körnerfutter als Mehlwürmer. Nur an einzelnen Versuchstagen übertraf die Menge aufgenommener Mehlwürmer die des Körnerfutters (z. B. Abb. 8 oben: zu Anfang und am Ende des 2. Versuchsjahres, Abb. 8 unten: Mitte des 2. Versuchsjahres). Erhöhter Verzehr von Mehlwürmern fiel vereinzelt mit der Mauser zusammen (Abb. 8 oben, 2. Mauser); in der Regel verlief die Mauser jedoch ohne verstärkte Aufnahme von Mehlwürmern (Abb. 8, oben und unten: 1. Mauser). Häufig wurden spontan mehr Mehlwürmer verzehrt, ohne daß erkennbar ein neuer jahresperiodischer Vorgang einsetzte (Abb. 8 oben: Beginn des 2. Versuchsjahres, Abb. 8 unten: Mitte des 2. Versuchsjahres) und auch ohne daß sich

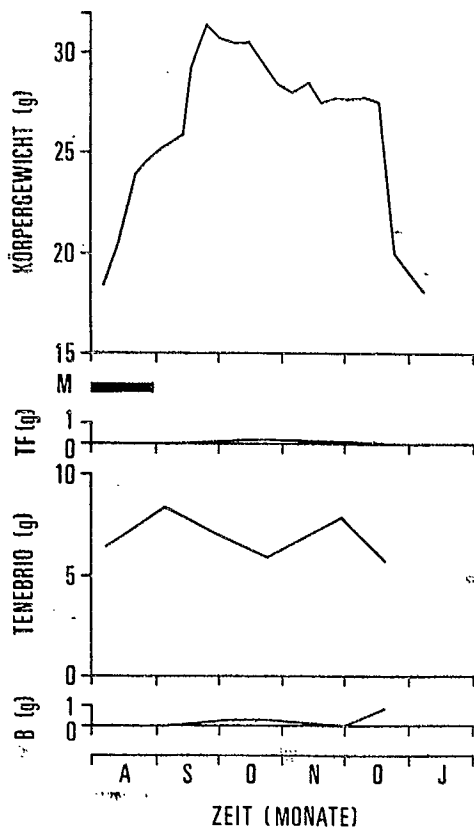


Abb. 9: Körpergewicht, Mauser (M, schwarzer Balken) und Verzehr von Insekten-Trockenfutter (TF), *Tenebrio*-Larven und Beeren (B) einer *Sylvia borin* im Naturtag. — Body weight, molt (M, black bar) and consumption of insect-fodder (TF), *Tenebrio*-larvae and berries (B) of a *Sylvia borin* under natural light conditions.

dabei das Körpergewicht erhöhte (Abb. 8 unten). Aus den bisher vorliegenden Daten lassen sich folgende Ergebnisse ableiten:

- 1) Die Feldsperlinge bevorzugten regelmäßig Körnerfutter vor Mehlwürmern.
- 2) Die Aufnahme beider Nahrungskomponenten zeigte relativ wenig und keine systematischen Schwankungen im Jahresablauf.
- 3) Kurzfristige Bevorzugung von Mehlwürmern trat zu verschiedenen Jahreszeiten auf und ließ sich nicht bestimmten jahresperiodischen Vorgängen regelmäßig zuordnen.

3.1.2. Untersuchungen unter natürlicher Tageslichtdauer

Gartengrasmücke (Abb. 9)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 im August 1974 gefangene Vögel, 1974 und 1975 im Naturtag untersucht. Die Vögel hatten, wie ihr Kot zeigte, (noch) kurz vor dem Fang Faulbaumbeeren im Rastgebiet auf der Mettnau-Halbinsel verzehrt. Versuchs- und Dauerfutter wie in 3.1.1 a; Darbietung des Versuchsfutters: durchschnittlich 6 mal/Monat; quantitative Bestimmung der aufgenommenen Nahrung: 1–2 mal/Monat.

Bei den Versuchsvögeln
Typ 1 fraß während
Typ gehörten 3 Vögel an
Typ 2 (Abb. 9) nahm
Teiles oder mehrerer A
nur sehr wenig Beeren (

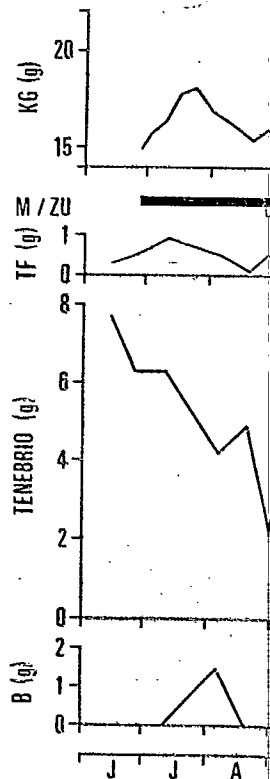
Aus den Daten lassen

1) Beeren wurden zu
untersuchten jahresperi
futter bevorzugt.

2) Die Hyperphagie
Aufnahme von Mehlwür

3) Insekten-Trocken
von allen Komponenten

4) Die aus dem Fre
waren, nahmen signifi
Faulbaumbeeren erst in



Bei den Versuchsvögeln ließen sich 2 Typen unterscheiden:

Typ 1 fraß während der gesamten Versuchsdauer überhaupt keine Beeren; diesem Typ gehörten 3 Vögel an.

Typ 2 (Abb. 9) nahm während der gesamten Versuchszeit oder während eines Teiles oder mehrerer Abschnitte der Versuchsdauer im Vergleich zu Mehlwürmern nur sehr wenig Beeren (maximal 1,2 g/Tag) auf. Zu diesem Typ gehörten 5 Vögel.

Aus den Daten lassen sich vor allem folgende Ergebnisse ableiten:

1) Beeren wurden zu keiner der untersuchten Jahreszeiten und während keines untersuchten jahresperiodischen Vorganges vor Mehlwürmern und Insekten-Trockenfutter bevorzugt.

2) Die Hyperphagie zur Zeit des Wegzugs kam im wesentlichen durch erhöhte Aufnahme von Mehlwürmern zustande.

3) Insekten-Trockenfutter wurde zu allen Zeiten hochsignifikant am wenigsten von allen Komponenten verzehrt.

4) Die aus dem Freiland stammenden Vögel, die an Faulbaumbeeren gewöhnt waren, nahmen signifikant weniger Beeren auf als handaufgezogene Vögel, die Faulbaumbeeren erst im Versuch kennenlernen (3.1.1).

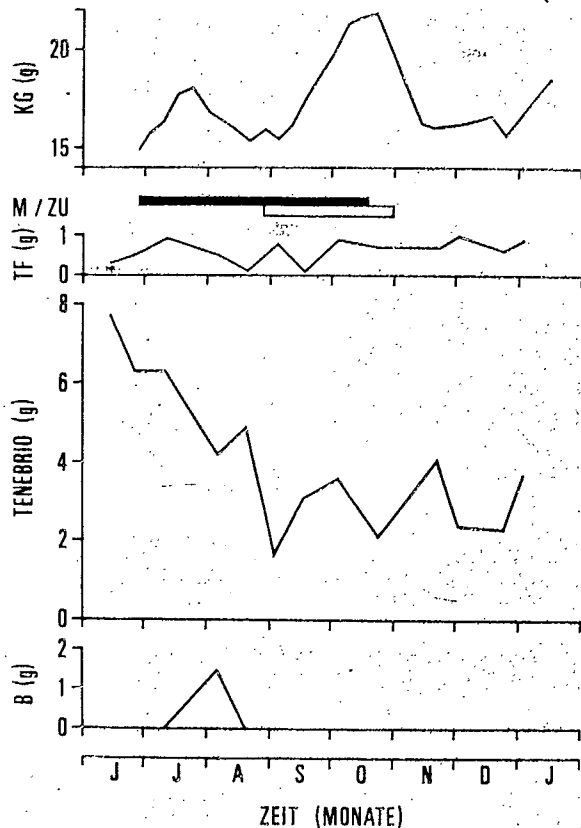


Abb. 10: Körpergewicht (KG), Mauser (M, schwarzer Balken), Zugunruhe (ZU, weißer Balken) und Verzehr von Insekten-Trockenfutter (TF), *Tenebrio*-Larven und Beeren (B) eines *Erithacus rubecula* (Nr. 74 114) im Naturtag. — Body weight (KG), molt (M, black bar), migratory restlessness (ZU, white bar) and consumption of insect-fodder (TF), *Tenebrio*-larvae and berries (B) of an *Erithacus rubecula* (No. 74 114) under natural light conditions.

Grundsätzlich stimmen die an Fänglingen im Naturtag ermittelten Daten mit den an handaufgezogenen Vögeln unter konstanten Bedingungen gewonnenen überein: Vegetabilien wurden zu keiner Zeit vor animalischer Kost bevorzugt.

Rotkehlchen (Abb. 10—12)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 10 1974 handaufgezogene Vögel, 1974 und 1975 im Naturtag untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und frische und tiefgefrorene Früchte von Faulbaum, rotem Holunder und Pfaffenhütchen *ad lib.*; Darbietung des Versuchsfutters: durchschnittlich 6 mal/Monat; quantitative Bestimmung der aufgenommenen Nahrung: durchschnittlich 2 mal/Monat; Dauerfutter außerhalb der Versuchsfütterung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und verschiedene Früchte *ad lib.*

Bei den Versuchsvögeln ließen sich hinsichtlich der Nahrungsaufnahme 2 Typen unterscheiden:

Typ 1 (8 Vögel) nahm während des Versuches nur einmal oder wenige Male Früchte auf (Abb. 10, 11).

Typ 2 (2 Vögel) verzehrte über längere Zeit wenig Früchte (Abb. 12).

Alle Vögel bevorzugten während des gesamten Versuches Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter vor Früchten. Nach Oktober nahm kein Versuchsvogel

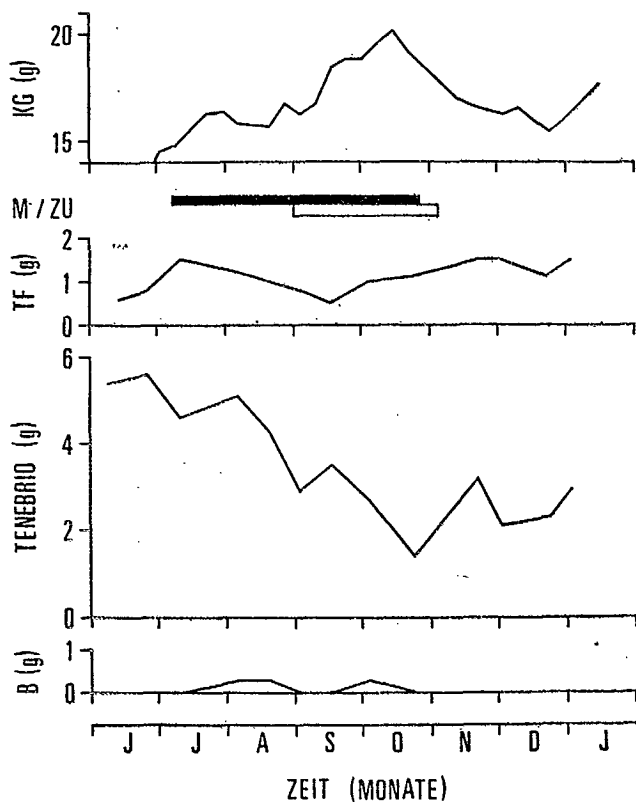
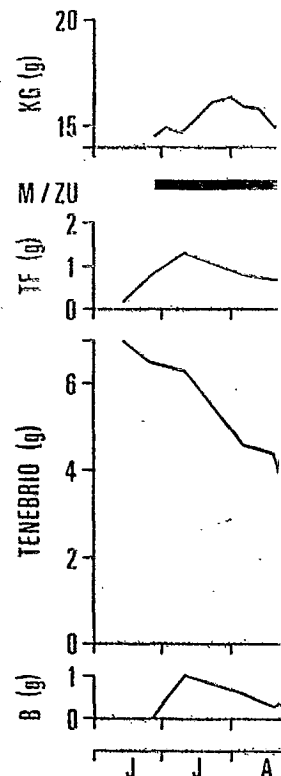


Abb. 11: Wie Abb. 10, *Eriothacus rubecula* Nr. 74111.
— As fig. 10, *Eriothacus rubecula* No. 74111.



mehr Beeren auf. Der Jugendmauser als auch die Hyperphagie bei Kö. Die Aufnahme von Mehlwür. in diesem Versuch nicht

Amsel (Abb. 13—15)

Kurzbeschreibung der V. 1975 im Naturtag unters. frische und tiefgefrorene l. schnittlich 3 mal/Monat; qu. lich 1,6 mal/Monat; Dauer- Trockenfutter, verschiedene

Bei den Versuchsvöge unterscheiden:

Typ 1 (6 Vögel) nahm (Abb. 13, 14).

lten Daten mit
wonnenen über-
ugt.

Vögel, 1974 und
Trockenfutter und
enhütchen *ad lib.*;
Bestimmung der
halb der Versuchs-
ad lib.

nahme 2 Typen

er wenige Male

).

Mehlwürmer und
n Versuchsvogel

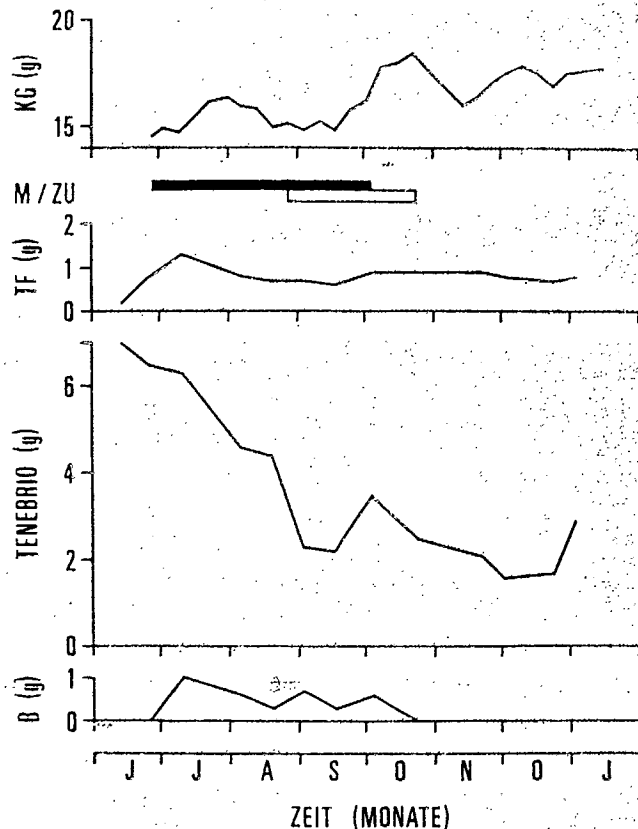


Abb. 12: Wie Abb. 10, *Eriothacus rubecula* Nr. 74 118.
— As fig. 10, *Eriothacus rubecula* No. 74 118.

mehr Beeren auf. Der geringe Verzehr an Früchten fiel sowohl in die Zeit der Jugendmauser als auch der Zugunruhe und des Körpergewichtsanstiegs des Wegzugs. Die Hyperphagie bei Körpergewichtsanstieg beruhte im wesentlichen auf verstärkter Aufnahme von Mehlwürmern. Eine Bevorzugung einer bestimmten Frucht ließ sich in diesem Versuch nicht erkennen (s. auch 3.2.2 Amsel).

Amsel (Abb. 13—15)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1974 handaufgezogene Vögel, 1974 und 1975 im Naturtag untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und frische und tiefgefrorene Faulbaumbeeren *ad lib.*; Darbietung des Versuchsfutters: durchschnittlich 3 mal/Monat; quantitative Bestimmung der aufgenommenen Nahrung: durchschnittlich 1,6 mal/Monat; Dauerfutter außerhalb der Versuchsfütterung: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter, verschiedene Beerenarten oder Apfel *ad lib.*

Bei den Versuchsvögeln ließen sich hinsichtlich der Nahrungsaufnahme 2 Typen unterscheiden:

Typ 1 (6 Vögel) nahm während des Versuchs nur wenige Male wenig Beeren auf (Abb. 13, 14).

Wie Abb. 12, *Eriothacus rubecula* Nr. 74 111.
fig. 10, *Eriothacus rubecula* No. 74 111.

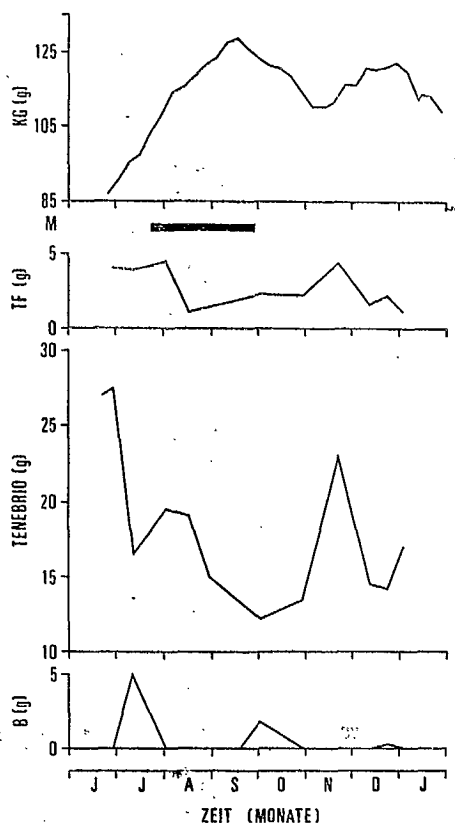


Abb. 13: Körpergewicht (KG), Mauser (M, schwarzer Balken) und Verzehr von Insekten-Trockenfutter (TF), *Tenebrio*-Larven und Beeren (B) einer *Turdus merula* („Grün-Rot“) im Naturtag. — Body weight (KG), molt (M, black bar) and consumption of insect-fodder (TF), *Tenebrio*-larvae and berries (B) of a *Turdus merula* („Grün-Rot“) under natural light conditions.

Typ 2 (2 Vögel) verzehrte zwar während der gesamten Versuchsdauer Beeren, aber ebenfalls wenig (Abb. 15).

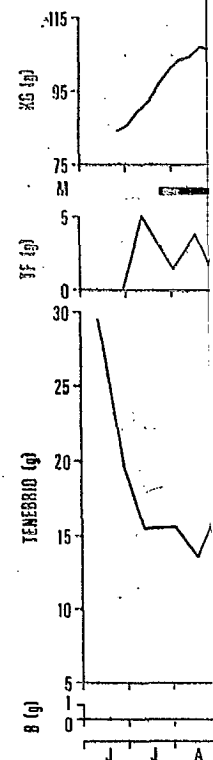
Alle Vögel bevorzugten während des gesamten Versuches Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter vor Beeren. Der geringe Verzehr von Beeren fiel in die Zeit vor, während und nach der Jugendmauser und in Zeiten mit und ohne Körpergewichtserhöhung durch Depotfettanlagerung. Die Hyperphagie bei Körpergewichtsanstieg beruhte im wesentlichen auf starkem Verzehr von Mehlwürmern.

3.2. Kurzfristige Prüfungen auf Nahrungspräferenzen

3.2.1. Prüfung auf Präferenzen zwischen animalischer und vegetabilischer Kost

Gartengrasmücke

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 2 mal 8 (Gruppe 1 und 2) und 1 mal 10 Vögel (Gruppe 3), die 1974 und 1975 in der Zeit des Wegzugs (Ende August und Anfang September) auf der Mettnau-Halbinsel gefangen wurden und die, wie an der Kotfärbung ersichtlich war, Faulbaumbeeren gefressen hatten, erhielten in 3 Versuchen jeweils vom Tag nach dem Fang ab für 1–3 Tage im Naturtag folgendes Futter *ad lib.* zur Auswahl:



Versuch 1, Gruppe 1, Faulbaumbeeren; D

Versuch 2, Gruppe 2, Ameisenpuppen und

Versuch 3, Gruppe 3, Versuches: 3 Tage.

Im Versuch 1 futter und nur 1. Somit nahmen ab. Mittel wurden 5,3 aber nur 0,5 ± 1. Mehlwürmer, wu

Im Versuch 2 f. lich auch Insekto. nahmen mehr a. 2,7 ± 3,08 g Am

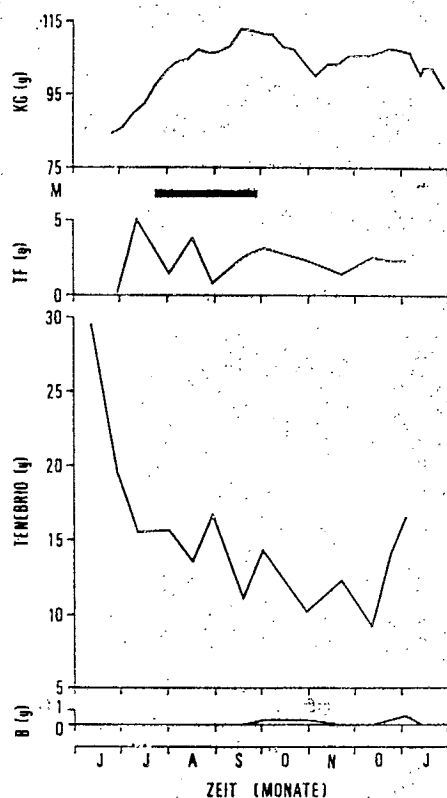


Abb. 14: Wie Abb. 13, *Turdus merula* „Rot-Weiß“. — As fig. 13, *Turdus merula* „Rot-Weiß“.

Versuch 1, Gruppe 1: Mehlwürmer, Insekten-Trockenfutter und frische sowie tiefgefrorene Faulbaumbeeren; Dauer des Versuches: 1 Tag;

Versuch 2, Gruppe 2: Insekten-Trockenfutter, tiefgefrorene Noctuiden, tiefgefrorene Ameisenpuppen und frische und tiefgefrorene Faulbaumbeeren; Dauer des Versuches: 1 Tag;

Versuch 3, Gruppe 3: tiefgefrorene Noctuiden und frische Faulbaumbeeren; Dauer des Versuches: 3 Tage.

Im Versuch 1 fraßen 5 von 8 Vögeln Mehlwürmer, 2 weitere Insekten-Trockenfutter und nur 1 Vogel auch Beeren (4,2 g; zusätzlich jedoch 6,0 g Mehlwürmer). Somit nahmen alle Vögel mehr animalische als vegetabilische Nahrung auf. Im Mittel wurden $5,3 \pm 4,65$ g Mehlwürmer und $0,05 \pm 0,092$ g Insekten-Trockenfutter, aber nur $0,5 \pm 1,48$ g Faulbaumbeeren verzehrt. Animalische Nahrung, vor allem Mehlwürmer, wurden somit signifikant bevorzugt.

Im Versuch 2 fraßen alle 8 Vögel Ameisenpuppen und Noctuiden, 2 Vögel zusätzlich auch Insekten-Trockenfutter, nur 3 Vögel jedoch auch Beeren. Alle 8 Vögel nahmen mehr animalische als vegetabilische Nahrung auf. Im Mittel wurden $2,7 \pm 3,08$ g Ameisenpuppen, $2,1 \pm 1,63$ g Noctuiden und $0,1 \pm 0,31$ g Insekten-

den fraßen ebenfalls wieder 2 (dieselben Vögel wie am 2. Versuchstag) mehr und 2 weniger Beeren als Noctuiden, von allen 10 Vögeln somit 8 mehr Noctuiden als Beeren. Im Mittel wurden $5,5 \pm 6,33$ g Noctuiden, aber nur $4,4 \pm 6,98$ g Beeren aufgenommen.

An allen 3 Versuchstagen wurden im Mittel 13 g Noctuiden, aber nur 9 g Beeren verzehrt. Die Werte für die Aufnahme animalischer und vegetabilischer Nahrung am 2. und 3. Versuchstag sind zwar nicht signifikant verschieden, lassen aber eine klare Tendenz der Bevorzugung animalischer vor vegetabilischer Nahrung erkennen und stimmen damit mit den übrigen signifikanten Versuchsergebnissen prinzipiell überein.

Die Gartengrasmücke bevorzugt somit im Versuch in der Zeit des Wegzugs spontan ungewohnte animalische Kost (Mehlwürmer und Ameisenpuppen) und zum Teil offenbar unbeliebte animalische Nahrung (tiefgefroren aufbewahrte Noctuiden mit Flügeln und Schuppenstaub; s. Abschn. 4) vor vegetabilischer Nahrung, die sie aus dem Freileben kannte und dort zur Zeit des Versuches verzehrte. Vegetabilische Nahrung wird nur von einzelnen Individuen aufgenommen und vereinzelt bevorzugt, in keinem Fall jedoch im Mittel signifikant an erster Stelle gewählt.

Zwischen frischen und tiefgefroren aufbewahrten Faulbaumbeeren ließ sich — wie auch in anderen Versuchen (s. Abschn. 4) — im Hinblick auf die Aufnahme durch die Vögel keinerlei Unterschied feststellen.

Mönchsgrasmücke

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 1 mal 10 und 1 mal 8 Vögel, die 1975 in der Zeit des Wegzugs (Anfang September bzw. Anfang Oktober) auf der Mettnau-Halbinsel gefangen wurden und die, wie an der Kotfärbung ersichtlich war, Faulbaumbeeren gefressen hatten, erhielten in 2 Versuchen am Tag nach dem Fang im Naturtag folgendes Futter *ad lib.* zur Auswahl:

Versuch 1, Gruppe 1: Mehlwürmer und frische sowie tiefgefrorene Faulbaumbeeren; Dauer des Versuches: 1 Tag;

Versuch 2, Gruppe 2: tiefgefrorene Noctuiden und frische sowie tiefgefrorene Faulbaumbeeren; Dauer des Versuches: 1 Tag.

Im Versuch 1 fraßen 9 von 10 Vögeln Mehlwürmer, aber nur 3 Beeren, davon verzehrte 1 Vogel nur Beeren. Die beiden Vögel, die Mehlwürmer und Beeren verzehrten, fraßen mehr Mehlwürmer als Beeren; die Vögel bevorzugten somit signifikant animalische vor vegetabilischer Nahrung. Im Mittel wurden $8,5 \pm 3,24$ g Mehlwürmer, aber nur $2,7 \pm 7,27$ g Faulbaumbeeren verzehrt, d. h., wahrscheinlich signifikant mehr Mehlwürmer als Faulbaumbeeren.

Im Versuch 2 fraßen 5 von 8 Vögeln Noctuiden, aber nur 2 auch Faulbaumbeeren; 3 Vögel fraßen nichts. Von den Vögeln, die Noctuiden und Beeren verzehrten, fraß einer mehr Noctuiden, der andere mehr Faulbaumbeeren. Im Mittel wurden $5,2 \pm 7,16$ g Noctuiden, aber nur $3,4 \pm 6,47$ g Faulbaumbeeren gefressen. Die Unterschiede sind nicht signifikant, zeigen aber eine Tendenz der Bevorzugung animalischer Nahrung.

Die Ergebnisse stimmen mit den an der Gartengrasmücke gewonnenen überein: Die Mönchsgrasmücke bevorzugt in der Zeit des Wegzugs im Versuch spontan ungewohnte animalische Kost (Mehlwürmer und Noctuiden) vor vegetabilischer Nahrung, die sie aus dem Freileben kennt und dort verzehrt oder zeigt zumindest eine Tendenz dazu.

Rotkehlchen

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 1 mal 12 und 1 mal 8 Vögel, die 1975 in der Zeit des Wegzugs (Anfang Oktober) auf der Mettnau-Halbinsel gefangen wurden und die, wie an der Kotfärbung ersichtlich war, Faulbaumbeeren gefressen hatten, erhielten in 2 Versuchen am Tag nach dem Fang im Naturtag das gleiche Futter wie für die Mönchsgrasmücke oben in b) beschrieben.

Im Versuch 1 fraßen alle 12 Vögel Mehlwürmer, aber nur 1 Vogel verzehrte auch Beeren (0,3 g; zusätzlich aber 9,5 g Mehlwürmer). Im Mittel wurden $7,8 \pm 1,96$ g Mehlwürmer, aber nur $0,02 \pm 0,08$ g Faulbaumbeeren verzehrt. Animalische Nahrung wurde somit hochsignifikant vor vegetabilischer bevorzugt.

Im Versuch 2 fraßen 6 von 8 Vögeln Noctuiden, aber nur 1 Vogel davon verzehrte auch Beeren (4,6 g, zusätzlich aber 12,2 g Falter); 2 Vögel fraßen nichts. Im Mittel wurden $2,1 \pm 4,13$ g Noctuiden, aber nur $0,5 \pm 1,62$ g Faulbaumbeeren verzehrt. Die Unterschiede sind nicht signifikant, zeigen aber eine Tendenz der Bevorzugung animalischer Nahrung.

Die Ergebnisse stimmen mit den an Garten- und Mönchsgrasmücken gewonnenen (3.2.1) überein.

3.2.2. Prüfung auf Präferenzen zwischen verschiedener vegetabilischer Kost

Gartengrasmücke

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1973 handaufgezogenen Vögeln, die noch nie Beeren bekommen hatten, und 8 1975 auf der Mettnau-Halbinsel zur Zeit des Wegzugs (Ende August) gefangenen Vögeln, die, wie an der Kotfärbung ersichtlich war, schon Faulbaumbeeren gefressen hatten, wurden 1973 bzw. 1975 im LD 10:14 bzw. im Naturtag durchschnittlich 3 Tage lang bzw. am Tage nach dem Fang frische und tiefgefrorene Faulbaumbeeren, Himbeeren, Heckenkirschen und rote Holunderbeeren *ad lib.* zur Auswahl geboten.

Im Versuch 1 (Ende September, mit handaufgezogenen Vögeln, Gruppe 1) wurden im Mittel über alle Vögel und Versuchstage $36,3 \pm 5,95$ g Faulbaumbeeren, $26,8 \pm 9,75$ g Himbeeren, $22,5 \pm 6,59$ g rote Holunderbeeren und $14,4 \pm 2,27$ g Heckenkirschen verzehrt. Faulbaumbeeren wurden somit hochsignifikant vor Heckenkirschen und rotem Holunder bevorzugt und wahrscheinlich signifikant vor Himbeeren; Himbeeren und roter Holunder signifikant vor Heckenkirschen.

Im Versuch 2 (Gruppe 2) ergab sich, geordnet nach der Menge des Verzehrs, mit $8,6 \pm 8,53$ g Faulbaumbeeren, $4,6 \pm 4,98$ g Himbeeren, $0,7 \pm 0,77$ g roten Holunderbeeren und $0,24 \pm 0,68$ g Heckenkirschen dieselbe Reihenfolge der Beerenarten wie in Versuch 1. Faulbaumbeeren wurden signifikant vor Heckenkirschen und wahr-

scheinlich signifikant vor roten Holunderbeeren.

Die mit Beeren freilebenden Vögel zeigten Bevorzugung Himbeeren.

Mönchsgrasmücke

Kurzbeschreibung ihrer Nestlingsentwicklung 1976 b), wurden 19 Beeren wie den in

Im Versuch 1 ($5,31 \pm 8,13$ g Faulbaumbeeren gefressen.

Im Versuch 2 (Heckenkirschen, 1 sen. Roter Holunder

Die mit Himbeeren klare Bevorzugung Versuch 1 am häufigsten kannten.

Rotkehlchen

Kurzbeschreibung 1974 und 1975 im Naturtag frische und tiefgefrorene

Versuch 1 (29. 1

Versuch 2 (30. 1 Samen und Arillus

Versuch 3 (21. 1

Im Versuch 1 (nur roten Holunder Im Mittel wurde Beeren verzehrt.

Im Versuch 2 (Versuch 1) nichts und Mittel $0,5 \pm 0,67$

Im Versuch 3 (Beeren gefressen, 4 Fäulen wurde

scheinlich signifikant vor rotem Holunder gefressen und Himbeeren wahrscheinlich signifikant vor rotem Holunder und Heckenkirschen.

Die mit Beeren unerfahrenen handaufgezogenen und die mit Beeren erfahrenen freilebenden Vögel stimmten somit in ihrer Beerenauswahl weitgehend überein und zeigten Bevorzugung bestimmter Beeren, und zwar vor allem von Faulbaum- und Himbeeren.

Mönchsgrasmücke

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1974 handaufgezogenen Vögeln, die während ihrer Nestlingsentwicklung als vegetabilische Nahrung Himbeeren erhielten (s. BERTHOLD 1976 b), wurden 1974 und 1975 in 2 Versuchen an je 1 Tag im Naturtag die gleichen Beeren wie den in a) beschriebenen Gartengrasmücken *ad lib.* zur Auswahl geboten.

Im Versuch 1 (am 25. 9. 1974) wurden $8,0 \pm 3,66$ g Beeren vom roten Holunder, $5,31 \pm 8,13$ g Faulbaumbeeren, $3,8 \pm 5,27$ g Himbeeren und $3,7 \pm 4,65$ g Heckenkirschen gefressen. Die Unterschiede sind nicht signifikant.

Im Versuch 2 (am 20. 3. 1975) wurden $8,1 \pm 3,60$ g roter Holunder, $2,8 \pm 3,07$ g Heckenkirschen, $2,7 \pm 3,05$ g Faulbaumbeeren und $2,1 \pm 2,27$ g Himbeeren gefressen. Roter Holunder wurde signifikant vor allen anderen Beeren bevorzugt.

Die mit Himbeeren aufgezogenen Mönchsgrasmücken zeigten im 2. Versuch eine klare Bevorzugung einer Beerenart, nämlich von rotem Holunder, der auch in Versuch 1 am häufigsten gefressen wurde und den sie nicht von der Aufzucht her kannten.

Rorkehlchen

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1974 handaufgezogenen Vögeln wurden 1974 und 1975 im Naturtag in verschiedenen Versuchen an verschiedenen Tagen verschiedene frische und tiefgekühlt aufbewahrte Früchte *ad lib.* zur Auswahl geboten, und zwar im einzelnen in:

Versuch 1 (29. 10. 1974): Faulbaumbeeren und Beeren vom roten Holunder,

Versuch 2 (30. 10. 1974): Faulbaumbeeren, Beeren vom schwarzen Holunder und Samen und Arillus vom Pfaffenhütchen,

Versuch 3 (21.—24. 1. 1975): Faulbaumbeeren und Beeren vom roten Holunder.

Im Versuch 1 fraßen 4 Vögel nichts und nur 4 Vögel Beeren, und zwar 3 Vögel nur roten Holunder, und ein Vogel verzehrte Faulbaumbeeren und roten Holunder. Im Mittel wurden $0,15 \pm 0,17$ g roter Holunder und $0,04 \pm 0,106$ g Faulbaumbeeren verzehrt.

Im Versuch 2 fraßen ebenfalls 4 Vögel (in 2 Fällen dieselben Vögel wie in Versuch 1) nichts und nur 4 Vögel Beeren, und zwar alle nur schwarzen Holunder; im Mittel $0,5 \pm 0,67$ g.

Im Versuch 3 wurden an den 3 Versuchstagen in 8 von insgesamt 24 Fällen keine Beeren gefressen, wobei 3 Vögel an allen 3 Tagen keine Beeren aufnahmen. In 4 Fällen wurde allein roter Holunder aufgenommen, in einem Fall wurden nur

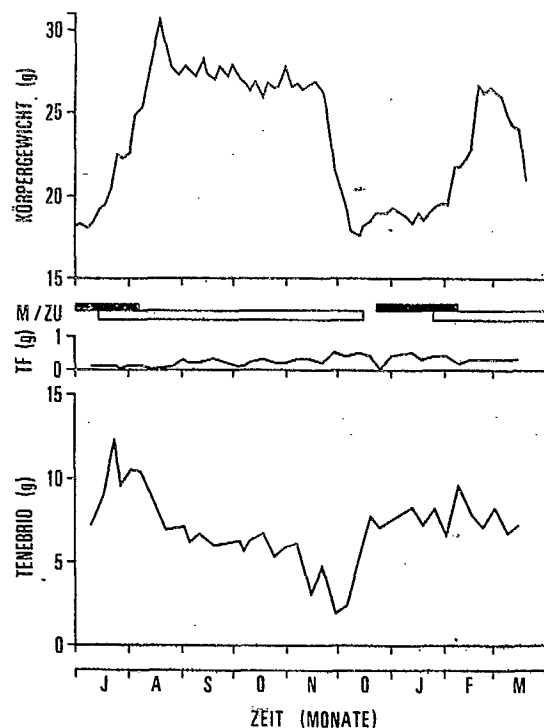


Abb. 16: Körpergewicht, Mauser (M, schwarze Balken), Zugunruhe (ZU, weiße Balken) und Verzehr von Insekten-Trockenfutter (TF) und *Tenebrio*-Larven einer *Sylvia borin* im LD 10:14. — Body weight, molt (M, black bars), migratory restlessness (ZU, white bars) and consumption of insect-fodder (TF) and *Tenebrio*-larvae of a *Sylvia borin* in LD 10:14.

Faulbaumbeeren verzehrt, in den übrigen 11 Fällen roter Holunder und Faulbaumbeeren; davon in 6 Fällen mehr Faulbaumbeeren als roter Holunder und in 4 Fällen mehr roter Holunder als Faulbaumbeeren (in 1 Fall wurde von beiden Beeren gleich viel gefressen). Im Mittel wurden $1,2 \pm 2,81$ g Faulbaumbeeren und $0,5 \pm 0,86$ g roter Holunder verzehrt.

Die Rotkehlchen bevorzugten somit keine bestimmte der dargebotenen Früchte signifikant und nahmen insgesamt sehr wenig vegetabilische Nahrung auf. In einer Reihe von Fällen verzichteten sie bei ausschließlichem Angebot an Früchten — maximal bis zu 3 Tagen — ganz auf Nahrungsaufnahme.

3.3. Lang- und kurzfristige Untersuchungen über die Bedeutung animalischer und vegetabilischer Nahrung

3.3.1. Ausschließliche Fütterung animalischer Kost (Abb. 16)

In dem unten beschriebenen Versuch sollte geprüft werden, ob die Gartengrasmücke, die in den in Abschn. 3.1 beschriebenen Auswahlversuchen vegetabilische Nahrung nur wenig aufnahm und animalische Nahrung bevorzugte, mit animalischer

Nahrung aller jahresperiodis

Kurzbeschre
1973 im LD 1
ad lib.

Die Daten stellt. Die Vö jahresperiodis Hyperphagie bekannt ist (2) beruhte im v Insekten-Troc

Die Garter 5,7 $\pm$ 2,12 g mum (währen (beim Abfall kein Insekten-

3.3.2. Aussch

In den unt omnivoren V vegetabilische bilischer Nah jahresperiodis Vögel und Fä einige Tage n Vegetabilien. Fang und das Die Ergebniss für alle Arten

Kurzbeschreib

Mönchsg Mettnau-Halbi Faulbaumbeeres handaufgezogen folgenden gena

Versuch 1, C 5 Tage; Abb. 1

Versuch 2, C roter Holunder roter Holunder

Versuch 3, C Abb. 17 C,

Nahrung allein über längere Zeit auskommen kann und wie dabei verschiedene jahresperiodische Prozesse ablaufen.

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 6 1972 handaufgezogene Vögel, 1972 und 1973 im LD 10:14 untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer und Insekten-Trockenfutter *ad lib.*

Die Daten eines Vogels sind — als repräsentatives Beispiel — in Abb. 16 dargestellt. Die Vögel zeigten bei ausschließlich animalischer Nahrung in den untersuchten jahresperiodischen Prozessen Mauser, Zugunruhe, Körpergewichtsänderungen und Hyperphagie zur Zugzeit Normalverhalten, wie es aus früheren Untersuchungen bekannt ist (z. B. BERTHOLD 1974 a, BERTHOLD et al. 1970, 1972). Die Hyperphagie beruhte im wesentlichen auf Mehrverzehr von Mehlwürmern; die Aufnahme von Insekten-Trockenfutter änderte sich im Jahresablauf nur wenig.

Die Gartengrasmücken fraßen im Mittel während der gesamten Versuchszeit $5,7 \pm 2,12$ g Mehlwürmer und $0,6 \pm 0,47$ g Insekten-Trockenfutter/Tag, im Maximum (während der Zeit der Hyperphagie des Wegzugs) 12,5 bzw. 2,2 g, im Minimum (beim Abfall des Körpergewichts vor der Wintermauser) 1,0 g Mehlwürmer/Tag und kein Insekten-Trockenfutter.

3.3.2. Ausschließliche Fütterung vegetabilischer Kost (Abb. 17—19)

In den unten beschriebenen Versuchen sollte geprüft werden, ob die untersuchten omnivoren Vogelarten, die in den in Abschn. 3.1 beschriebenen Auswahlversuchen vegetabilische Nahrung nur wenig aufnahmen und kaum bevorzugten, mit vegetabilischer Nahrung allein überhaupt auskommen können, und wenn ja, wie dabei jahresperiodische Prozesse ablaufen. Für die Versuche wurden handaufgezogene Vögel und Fänglinge verwendet. Die Fänglinge wurden jeweils vor Versuchsbeginn einige Tage mit animalischer Kost (Mehlwürmern und Insekten-Trockenfutter) und Vegetabilien *ad lib.* gefüttert, bis sicher war, daß ihr Körpergewicht, durch den Fang und das Käfigen bedingt, nicht etwa einen (stark) abnehmenden Trend zeigte. Die Ergebnisse werden nach den kurzen Beschreibungen der Versuchsbedingungen für alle Arten gemeinsam besprochen.

Kurzbeschreibungen der Versuchsbedingungen:

Mönchsgrasmücke: 8 1973 in der Zeit des Wegzugs (Ende September) auf der Mettnau-Halbinsel gefangene Vögel (Gruppe 1), die, wie an der Kotfärbung ersichtlich war, Faulbaumbeeren gefressen hatten, sowie 8 1974 (Gruppe 2), 6 1973 (Gruppe 3) und 12 1974 handaufgezogene Vögel (Gruppe 4) erhielten in folgenden 4 Versuchen ausschließlich die im folgenden genannten Beeren *ad lib.*:

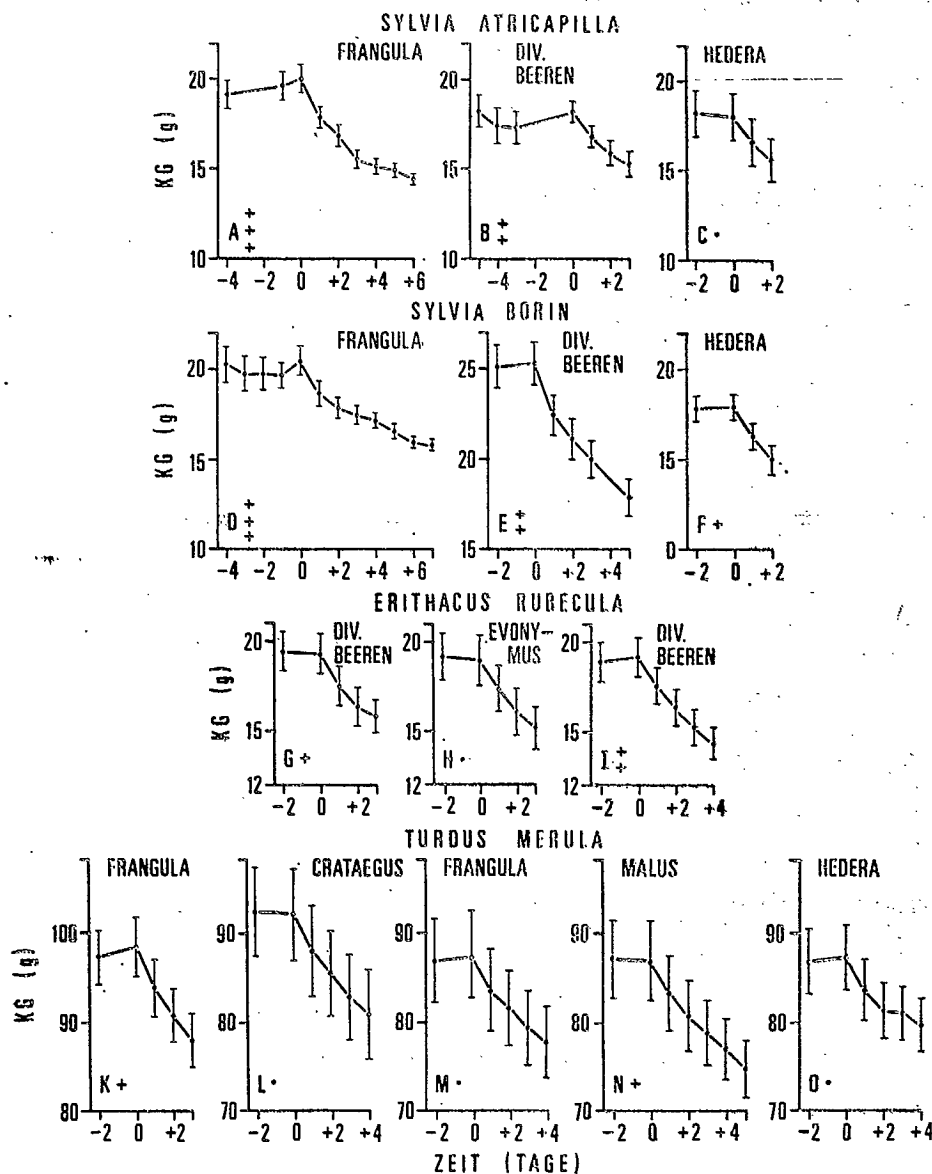
Versuch 1, Gruppe 1: Oktober 1973, Naturtag, frische Faulbaumbeeren, Versuchsdauer: 5 Tage; Abb. 17 A,

Versuch 2, Gruppe 2: September/Oktober 1974, Naturtag; 1. Versuchstag: tiefgefrorener roter Holunder, 2. Versuchstag: frischer schwarzer Holunder, 3. Versuchstag: tiefgefrorener roter Holunder; Abb. 17 B,

Versuch 3, Gruppe 3: April 1974, LD 10:14, frische Efeubeeren, Versuchsdauer: 2 Tage; Abb. 17 C,

Versuch 4, Gruppe 4: August 1974, Naturtag, frische Heckenkirschen; 6 Vögel erhielten zusätzlich Trinkwasser, ohne Vitaminzusatz, 6 Vögel keines; Umgebungstemperatur während des Versuches: $25 \pm 2^\circ\text{C}$, Versuchsdauer: 1 Tag.

Gartengrasmücke: 8 1973 in der Zeit des Wegzugs (Anfang September) auf der Mettnau-Halbinsel gefangene Vögel (Gruppe 1), die, wie an der Kotfärbung ersichtlich war,



Faulbaumbe-
zogene Vögel

Versuch 1
7 Tage; Abb.

Versuch 2
Heckenkirsche
gefrorene H.
17 E.

Versuch 3
Ferner wu-
Vögel im

1. Versuchst-
2.-4. Vers-
Himbeeren,
6. Versuchst-

Rotkehl-
die im folgen-

Versuch 1
roter Holun-
frischen schv-

Versuch 2

Versuch 3
beeren; Abb.

Amsel:
folgenden ge-

Versuch 1
3 Tage; Abb.

Versuch 2

Versuch 3

Versuch 4

Versuch 5

Abb. 17: Dur-
atricapilla, S.
licher (ab Tag
Näheres s. AB

vor, += Tag
wahrscheinlich
abfalls währen-
error of the r
additionally 1
diverse berries
exclusive feed

+ + +
+ + +
+ + +
= difference
and highly si

erhielten
ährendauf der
ch war,

Faulbaumbeeren gefressen hatten, sowie 6 (Gruppe 2) und 8 (Gruppe 3) 1973 handaufgezogene Vögel erhielten in folgenden 3 Versuchen ausschließlich Beeren *ad lib.*:

Versuch 1, Gruppe 1: September 1973, Naturtag, frische Faulbaumbeeren, Versuchsdauer: 7 Tage; Abb. 17 D,

Versuch 2, Gruppe 2: Juni 1974, simulierter Naturtag; 1. Versuchstag: tiefgefrorene Heckenkirschen, 2. Versuchstag: tiefgefrorene rote Holunderbeeren, 3. Versuchstag: tiefgefrorene Himbeeren, 4. Versuchstag: tiefgefrorene Beeren aller 3 genannten Arten; Abb. 17 E,

Versuch 3, Gruppe 3: April 1974, frische Efeubeeren, Versuchsdauer: 2 Tage; Abb. 17 F.

Ferner wurden in einem weiteren Versuch (BERTHOLD 1975 b) 10 1974 handaufgezogenen Vögeln im LD 10:14 vom 1.—6. August 1974 ausschließlich folgende Beeren gefüttert: 1. Versuchstag: frischer roter Holunder und tiefgefrorene Himbeeren und Heckenkirschen, 2.—4. Versuchstag: frischer roter Holunder, frische Heckenkirschen und tiefgefrorene Himbeeren, 5. Versuchstag: frische Himbeeren, Heckenkirschen und roter Holunder, 6. Versuchstag: frische Faulbaumbeeren (Abb. 18).

Rotkehlchen: 8 1974 handaufgezogene Vögel erhielten in 3 Versuchen im Naturtag die im folgenden genannten Früchte *ad lib.*:

Versuch 1: Oktober/November 1974; 1. Versuchstag: tiefgefrorene Faulbaumbeeren und roter Holunder, 2. Versuchstag: tiefgefrorene Faulbaumbeeren und Pfaffenhütchen sowie frischen schwarzen Holunder, 3. Versuchstag: wie 1. Versuchstag; Abb. 17 G,

Versuch 2: Januar 1975, tiefgefrorene Pfaffenhütchen, Versuchsdauer: 3 Tage; Abb. 17 H,

Versuch 3: Januar 1975; 1.—4. Versuchstag: tiefgefrorene Faulbaum- und rote Holunderbeeren; Abb. 17 I.

Amsel: 8 1974 handaufgezogene Vögel erhielten in 5 Versuchen im Naturtag die im folgenden genannten Früchte *ad lib.*:

Versuch 1: Oktober 1974; frische und tiefgefrorene Faulbaumbeeren, Versuchsdauer: 3 Tage; Abb. 17 K,

Versuch 2: Januar 1975, tiefgefrorene Weißdornbeeren, Versuchsdauer: 4 Tage; Abb. 17 L,

Versuch 3: Januar 1975, tiefgefrorene Faulbaumbeeren, Versuchsdauer: 4 Tage; Abb. 17 M,

Versuch 4: Februar 1975, frische Äpfel, Versuchsdauer: 4 Tage; Abb. 17 N,

Versuch 5: März 1975, frische Efeubeeren, Versuchsdauer: 4 Tage; Abb. 17 O.

Abb. 17: Durchschnittliches Körpergewicht (KG, mit mittlerem Fehler des Mittelwertes) von je 8 *Sylvia atricapilla*, *S. borin*, *Erithacus rubecula* und *Turdus merula* bei zusätzlicher (bis Tag 0) und ausschließlicher (ab Tag 0) Fütterung verschiedener Früchte (*Frangula alnus*, diverse Beeren, *Hedera helix* usw., Näheres s. Abschn. 3.3.2 und 2.2). 0 = Versuchsbeginn: ausschließliche Fütterung von Früchten, — = Tage

vor, + = Tage nach Versuchsbeginn. , +, + = Gewichts-differenz zwischen Versuchsbeginn und -ende wahrscheinlich signifikant, signifikant bzw. hochsignifikant. * = Regressionskoeffizient des Gewichtsabfalls während des Versuches (wahrscheinlich) signifikant. — Mean body weight (KG, with standard error of the mean) of each 8 *Sylvia atricapilla*, *S. borin*, *Erithacus rubecula* and *Turdus merula* while additionally (until day 0) or exclusively (from day 0) feeding on various fruits (*Frangula alnus*, diverse berries, *Hedera helix*, etc., for details s. sect. 3.3.2 and 2.2). 0 = onset of the experiment: exclusive feeding of fruits, — = days before, + = days after the onset of the experiment.

+ + +
+ + +
+ + +

= difference in body weight between onset and end of experiment probably significant, significant and highly significant, resp. * = coefficient of regression of weight loss during the experiment (probably) significant.

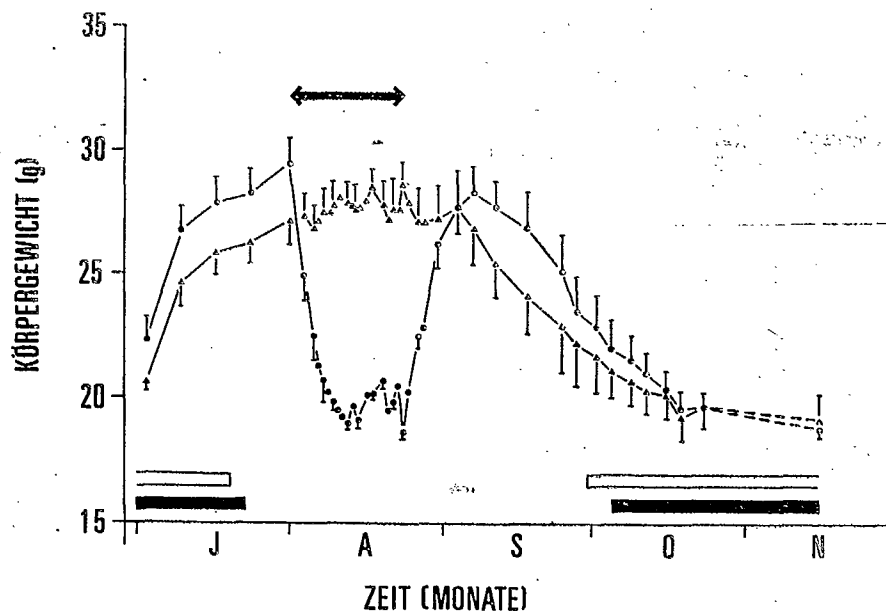


Abb. 18: Durchschnittliches Körpergewicht (mit mittlerem Fehler des Mittelwertes) und Mauser (schwarze und weiße Balken) von zwei Gruppen von je 10 *Sylvia borin* im LD 10 : 14. $\longleftrightarrow$ = ausschließliche Fütterung von Früchten bei der Versuchsgruppe (schwarze Punkte, schwarze Balken; Kontrollgruppe: schwarze Dreiecke, weiße Balken). — Mean body weight (with standard error of the mean) and molt (black and white bars) of two groups of each 10 *Sylvia borin* in LD 10 : 14. $\longleftrightarrow$ = exclusive feeding of fruits in the experimental group (black dots, black bars; control group: black triangles, white bars).

Ergebnisse:

Alle Versuchsgruppen aller untersuchten Arten, denen nur Früchte gefüttert wurden, nahmen schon innerhalb weniger Tage beträchtlich an Körpergewicht ab (Abb. 17, 18). Eine Körpergewichtsabnahme oder eine Tendenz dazu zeigte sich stets schon am 1. Versuchstag. Zum Teil schon vom 2. Versuchstag ab waren in den einzelnen Gruppen Vögel stark aufgeplustert, saßen viel still im Käfig und machten einen kränklichen Eindruck. Bei den ersten Versuchen mit Mönchs- und Gartengrasmücken waren die Vögel am letzten Versuchstag zum Teil so geschwächt, daß 1 starb bzw. 2 eingingen. Die späteren Versuche wurden daher, nachdem Vögel stärker aufgeplustert waren, zu einem früheren Zeitpunkt beendet.

Die Geschwindigkeit der Körpergewichtsabnahme war zwischen verschiedenen Versuchsgruppen und innerhalb derselben Versuchsgruppe bei Fütterung verschiedener Früchte oder gleicher Früchte, zu verschiedener Jahreszeit verabreicht, nicht verschieden.

Die beiden Gruppen von Mönchsgrasmücken, die Heckenkirschen mit und ohne Trinkwasser erhielten, verzehrten im Mittel $13,9 \pm 10,07$ g bzw. $8,4 \pm 8,10$ g

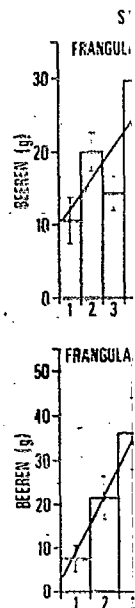


Abb. 19: Durchschnittliche Abnahme des Körpergewichts (mit mittlerem Fehler des Mittelwertes) von zwei Gruppen von je 10 *Sylvia borin* im LD 10 : 14. $\longleftrightarrow$ = ausschließliche Fütterung von Früchten bei der Versuchsgruppe (schwarze Punkte, schwarze Balken; Kontrollgruppe: schwarze Dreiecke, weiße Balken). — Mean body weight (with standard error of the mean) and molt (black and white bars) of two groups of each 10 *Sylvia borin* in LD 10 : 14. $\longleftrightarrow$ = exclusive feeding of fruits in the experimental group (black dots, black bars; control group: black triangles, white bars).

Beeren; zwischen
nommener Beeren

Bei ausschließli
Tagen gleich vie
die Versuchszeit
Der Verzehr von
signifikant stark
lich 10 g Faulbau
Aufgrund der ers
das Körpergewicht

Im Maximum
80,1 g Früchte/Ta

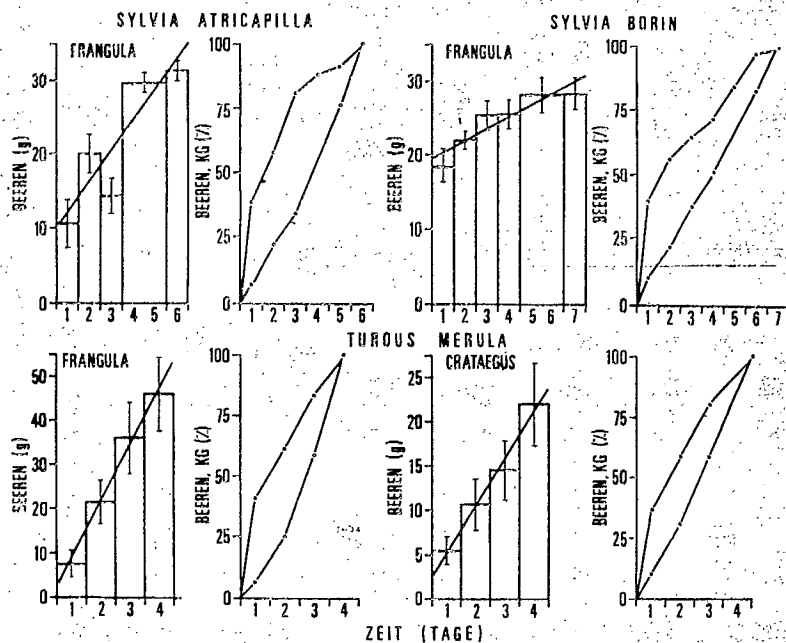


Abb. 19: Durchschnittlicher Verzehr von Beeren (*Frangula alnus*, *Crataegus monogyna*) und durchschnittliche Abnahme des Körpergewichtes (KG) von je 8 *Sylvia atricapilla*, *S. borin* und *Turdus merula* bei ausschließlicher Fütterung von Beeren. Histogramme: Beerenverzehr an den Versuchstagen mit mittlerem Fehler des Mittelwertes und Regressionsgerade. Prozentsummen-Darstellungen: linke Kurve: Abnahme des Körpergewichtes während des Versuches, rechte Kurve: Beerenverzehr während des Versuches wie im Histogramm. — Mean consumption of berries (*Frangula alnus*, *Crataegus monogyna*) and mean decline of body weight (KG) of each 8 *Sylvia atricapilla*, *S. borin* and *Turdus merula* while exclusively feeding on berries. Histograms: consumption of berries at the experimental days with standard error of the mean and regression line. Summed-up percentages: left curve: decline of the body weight during the experiment, right curve: consumption of berries during the experiment as in the histogram.

Beeren; zwischen ihnen bestand kein signifikanter Unterschied in der Menge aufgenommener Beeren.

Bei ausschließlicher Fütterung von Vegetabilien verzehrten die Vögel nicht an allen Tagen gleich viel Nahrung, und das Körpergewicht nahm nicht gleichförmig über die Versuchszeit ab, sondern es ließ sich folgende Beziehung erkennen (Abb. 19): Der Verzehr von Vegetabilien stieg, zumindest während der ersten Versuchstage, signifikant stark an, z. B. bei der Mönchsgrasmücke (Abb. 19 oben links) von reichlich 10 g Faulbaumbeeren am 1. Versuchstag auf über 30 g am letzten Versuchstag. Aufgrund der erst geringeren und später stärkeren Aufnahme von Vegetabilien zeigte das Körpergewicht die Tendenz, erst rascher und dann langsamer abzufallen.

Im Maximum verzehrte *Sylvia atricapilla* 36,0, *S. borin* 36,2 und *Turdus merula* 80,1 g Früchte/Tag.

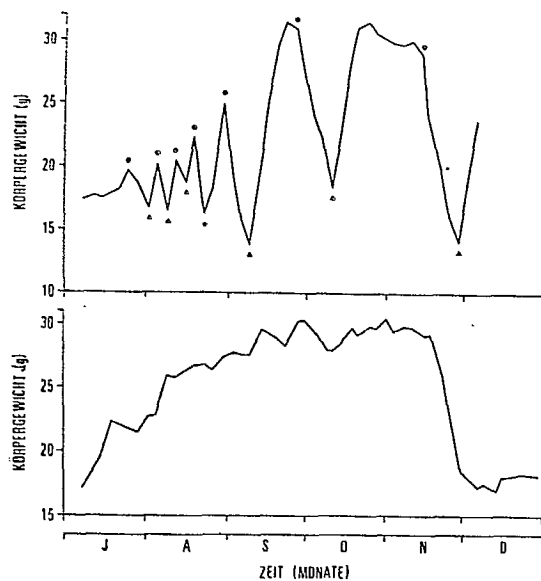


Abb. 20: Körpergewicht von zwei *Sylvia borin*. Oben: Werte eines Versuchsvogels, der abwechselnd ausschließlich mit Beeren (Beginne der Zeitabschnitte mit schwarzen Punkten gekennzeichnet) oder mit *Tenebrio*-Larven (Beginne der Zeitabschnitte mit schwarzen Dreiecken gekennzeichnet) gefüttert wurde. Unten: Werte eines Kontrollvogels. — Body weight of two *Sylvia borin*. Above: data of an experimental bird, alternating exclusively feeding on berries (onsets of periods marked with black dots) or on *Tenebrio*-larvae (onsets of periods marked with black triangles). Below: data of a control bird.

3.3.3. Abwechselnde Fütterung animalischer und vegetabilischer Nahrung:

Nachdem einerseits Gartengrasmücken bei rein animalischer Ernährung Normalverhalten und normalen Ablauf jahresperiodischer Prozesse zeigten (Abschn. 3.3.1) und andererseits alle Versuchsgruppen aller untersuchten Arten bei rein vegetabilischer Nahrung nicht einmal kurzfristig ihr Körpergewicht halten konnten, wurde in weiteren Versuchen geprüft, wie sich abwechselnde Fütterung animalischer und vegetabilischer Nahrung auf Verhalten und Körpergewicht auswirkt.

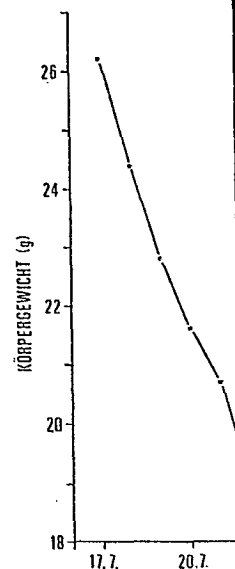
Gartengrasmücke (Abb. 20)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 6 1973 handaufgezogene Vögel, 1973 im LD 10:14 untersucht; Versuchsnahrung: Mehlwürmer und frische sowie tiefgefrorene Faulbaumbeeren, jeweils abwechselnd für eine Reihe von Tagen verabreicht (Näheres s. Abb. 20).

Wie das in Abb. 20 oben dargestellte repräsentative Beispiel zeigt, fiel bei ausschließlicher Fütterung von Faulbaumbeeren das Körpergewicht jeweils rasch ab. Es erreichte, wenn der Versuch entsprechend lange durchgeführt wurde, extrem niedrige Werte (in Abb. 20 z. B. im September und November mit 13 und 14 g starke Untergewichte, bei denen die rein vegetabilische Nahrung abgesetzt wurde). Bei anschließender Fütterung von Mehlwürmern erholte sich das Körpergewicht rasch wieder und erreichte alsbald Werte, wie sie den einzelnen Phasen der Zugzeit entsprechend zu erwarten waren.

Mönchsgrasmücke

34 nestjungen Mönchsgrasmücken wurden während der Nestlingsentwicklung außer animalischer Nahrung (vor allem Ameisenpuppen) zum Teil Himbeeren gefüttert. Hierüber wird in einer gesonderten Arbeit berichtet werden (BERTHOLD 1976 b). Die Ergebnisse dieses Versuches werden, soweit sie hierher gehören, in Abschn. 4 mit behandelt.



3.3.4. Bestimmung

Aus den bisher ge-
voren Vogelarten au-
leben und sich dabe-
(3.3.2). In den im fo-
liche Nahrung bei g-
haltung des Körperge-

Gartengrasmücke (A)

Kurzbeschreibung d-
Beginn der Zugzeit E-
zunächst für 5 Tage
Beeren vom roten Hol-
fettfreien Körper, dan-
15 Tagen tägliche Zug-
mittags gefüttert wurde

Die Versuchsvögel
ad lib. Fütterung von
bei 2 g Mehlwürmern
abnehmende und 2 m-
pergewichts erforder-
baumbeeren lag somi-
Außer den Mehlwür-
ren/Tag auf, also me-

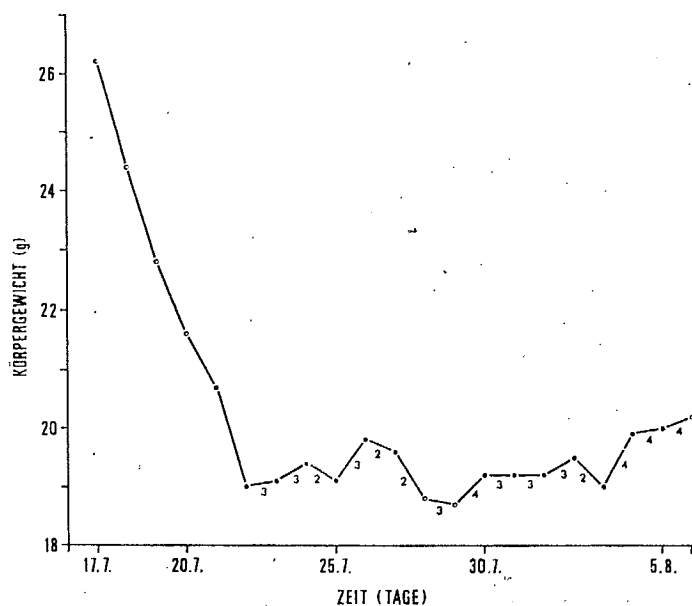


Abb. 21: Durchschnittliches Körpergewicht von 8 *Sylvia borin*, denen zu *ad lib.* Fütterung von Beeren ab 22. 7. zusätzlich 2—4 g *Tenebrio*-Larven / Tag verabreicht wurden. Näheres s. Abschn. 3.3.4. — Mean body weight of 8 *Sylvia borin* feeding on berries *ad lib.* and from 22. 7. additionally on 2—4 g *Tenebrio*-larvae/day. For details s. sect. 3.3.4.

3.3.4. Bestimmung der lebensnotwendigen Menge an animalischer Nahrung:

Aus den bisher geschilderten Versuchen geht hervor, daß die untersuchten omnivoren Vogelarten ausschließlich mit animalischer Nahrung (Gartengrasmücke, 3.3.1) leben und sich dabei normal verhalten können, nicht aber mit Vegetabilien allein (3.3.2). In den im folgenden beschriebenen Versuchen wurde geprüft, wieviel animalische Nahrung bei gleichzeitiger *ad lib.* Fütterung von Vegetabilien zur Konstanthaltung des Körpergewichts erforderlich ist.

Gartengrasmücke (Abb. 21)

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1973 handaufgezogene Vögel, 1973 zu Beginn der Zugzeit Ende Juli/Anfang August im LD 10:14 untersucht; Versuchsnahrung: zunächst für 5 Tage nur frische und tiefgefrorene Faulbaumbeeren, Heckenkirschen und Beeren vom roten Holunder *ad lib.* zur Reduzierung des Körpergewichts auf im wesentlichen fettfreien Körper, danach neben *ad lib.* Fütterung von tiefgefrorenen Faulbaumbeeren an 15 Tagen tägliche Zugaben von 2—4 g Mehlwürmern, die zur Hälfte morgens, zur Hälfte mittags gefüttert wurden (Näheres s. Abb. 21).

Die Versuchsvögel zeigten bei einer Zufütterung von 4 g Mehlwürmern/Tag zur *ad lib.* Fütterung von Faulbaumbeeren stets zunehmende Tendenz im Körpergewicht, bei 2 g Mehlwürmern/Tag stets abnehmende und bei 3 g/Tag 4 mal zu-, 1 mal abnehmende und 2 mal gleichbleibende Tendenz. Die zum Konstanthalten des Körpergewichts erforderliche Menge an Mehlwürmern bei *ad lib.* Fütterung von Faulbaumbeeren lag somit für die untersuchte Gruppe zwischen 2 und 4 bei etwa 3 g/Tag. Außer den Mehlwürmern nahmen die Vögel im Mittel $24,9 \pm 9,90$ g Faulbaumbeeren/Tag auf, also mehr, als ihr Körpergewicht in der Versuchszeit betrug.

Rotkehlchen

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1974 handaufgezogene Vögel, 1975 im Februar 3 Tage lang im Naturtag untersucht; Versuchsnahrung: tiefgefrorene Faulbaum- und rote Holunderbeeren *ad lib.*, dazu tägliche Zugaben von 1–3 g Mehlwürmern, die zur Hälfte morgens, zur Hälfte mittags gefüttert wurden.

Bei Zufütterung von 1 und 2 g Mehlwürmern/Tag nahmen jeweils 7 von 8 Vögeln (im Mittel 0,4 g bzw. 0,1 g) ab. Bei Zugabe von 3 g Mehlwürmern/Tag nahmen nur 3 Vögel ab, 1 Vogel nahm zu, und bei 4 Vögeln blieb das Körpergewicht unverändert. Demnach lag beim Rotkehlchen die zum Konstanthalten des Körpergewichts erforderliche Menge an Mehlwürmern bei *ad lib.* Beerenfütterung ebenfalls bei etwa 3 g wie bei der Gartengrasmücke (oben a).

Amsel

Kurzbeschreibung der Versuchsbedingungen: 8 1974 handaufgezogene Vögel, 1975 im Februar 6 Tage lang im Naturtag untersucht; Versuchsnahrung: gefrorene und frische Äpfel (Ontario) *ad lib.*, dazu tägliche Zugaben von 1–3 g Mehlwürmern, die zur Hälfte morgens, zur Hälfte mittags gefüttert wurden.

Bei Zufütterung von 1 g Mehlwürmern/Tag nahmen 7 von 8 Vögeln (im Mittel 1,4 g) ab. Bei Zugabe von 3 g Mehlwürmern/Tag nahmen in einem Fall 5 Vögel zu und 3 ab, im anderen Fall 7 zu und 1 Vogel nahm ab. Bei Zufütterung von 2 g Mehlwürmern/Tag nahmen einmal 5 Vögel zu und 3 ab und einmal 2 zu und 6 ab. Demnach lag bei den Amseln die zum Konstanthalten des Körpergewichts erforderliche Menge an Mehlwürmern bei *ad lib.* Fütterung von Äpfeln zwischen 2 und 3 g.

Bei der Amsel betrug damit der zum Konstanthalten des Körpergewichts erforderliche Anteil an Mehlwürmern bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von reichlich 74 g nur etwa 3–4%, bei Gartengrasmücke und Rotkehlchen hingegen etwa 16 bzw. 19% des Körpergewichtes. Bei einer täglichen Menge an Mehlwürmern von 2–3 g verzehrten die Amseln im Mittel $56,9 \pm 19,24$ g Apfel/Tag, also etwa 77% ihres Körpergewichtes.

3.4. Energie- und Inhaltsstoffgehalte verwendeter Futtermittel (Tab. 2)

Zur Beurteilung der verschiedenen als Futtermittel verwendeten animalischen und vegetabilischen Stoffe hinsichtlich ihres Nährwertes und der aufgenommenen Menge wurden von einer Reihe von Stoffen Energie- (Joule-, Kalorien-) und Inhaltsstoffgehalte bestimmt, die in Tab. 2 (S. 191 u. 196) angegeben sind. Zusätzlich sind dort Werte anderer Autoren zusammengestellt. Die Bestimmungen an eigenem Material (s. Abschn. 2) wurden jeweils an 1–5 Stichproben vorgenommen.

4. Schlußfolgerungen und Diskussion der Ergebnisse

4.1. Jahreszeitliche Änderungen der Nahrungspräferenz

Aus den in Abschn. 3. behandelten Versuchen geht hervor, daß die untersuchten Arten auch unter konstanten Bedingungen ihre Nahrungspräferenz jahreszeitlich

ändern können: Bei d... wechselten animalische jahreszeitlich regelhaft jahreszeitliche Nahrungspräferenz bei om... RAHANDRAHA 1973 a... auch bisher in keinem... rungen und damit der... stanten Bedingungen... unter konstanten Bed... einer endogenen Period... Nahrungspräferenz-Än... periodischen Prozesse... wiesen ist (z. B. BERTH... dungen aufgezogene

Gartengrasmücke, A... Vegetabilien, sondern... die vegetabilische Nah... Mönchsgrasmücke beve... jahresperiodischen Vor... Linie regelmäßig veget... Körpergewichtserhöhung... Hyperphagie stets im v... vegetabilische Kost tri... ganz allgemein währen... die Tendenz dazu. Nur... tabilien in die Zeit der... das Körpergewicht nie... gegen die in Abschn. 1... zur Zugzeit (kohlehydr... ausreichend Ausgangsst... Verfügung zu haben. E... prüfen und zu diskutie... bestimmten Zeiten bes... werden.

4.2. Die Bedeutung der Nahrungspräferenz für den Energiehaushalt

Die in Abschn. 3 be... mit animalischer Nahr... rend einer Versuchsdau... ähnlichen Befunden; un...

ändern können: Bei den lange genug untersuchten Garten- und Mönchsgrasmücken wechselten animalische und vegetabilische Anteile in der aufgenommenen Nahrung jahreszeitlich regelhaft. Damit sind spontane, vom Nahrungsangebot unabhängige, jahreszeitliche Nahrungspräferenz-Änderungen zwischen animalischer und vegetabilischer Kost bei omnivoren Arten nicht nur für Säuger (ANDRIANTSIFERANA & RAHANDRAHA 1973 a, b), sondern nunmehr auch für Vögel sicher nachgewiesen. Wenn auch bisher in keinem Falle eine circannuale Periodik der Nahrungspräferenz-Änderungen und damit der absolut sichere Nachweis für ihre endogene Natur unter konstanten Bedingungen erbracht wurde, sprechen doch zwei Befunde dafür, daß die unter konstanten Bedingungen beobachteten Nahrungspräferenz-Änderungen auf einer endogenen Periodik beruhen: 1) Bei der Gartengrasmücke sind die beobachteten Nahrungspräferenz-Änderungen streng mit dem Ablauf der untersuchten jahresperiodischen Prozesse korreliert, für die endogene Jahresperiodik sicher nachgewiesen ist (z. B. BERTHOLD 1974 a), und 2) treten sie auch bei unter konstanten Bedingungen aufgezogenen unerfahrenen Jungvögeln auf.

Gartengrasmücke, Amsel und Rotkehlchen bevorzugten im Versuch zu keiner Zeit Vegetabilien, sondern stets unter allen Versuchsbedingungen animalische Nahrung; die vegetabilische Nahrungskomponente wurde nur zeitweilig relativ erhöht. Die Mönchsgrasmücke bevorzugte vegetabilische Kost vorübergehend, mit wechselnden jahresperiodischen Vorgängen zusammenfallend. Die Feldsperlinge wählten in erster Linie regelmäßig vegetabilische Nahrung. Für alle untersuchten Arten gilt, daß bei Körpergewichtserhöhungen, bedingt durch Depotfettbildung, die zugrundeliegende Hyperphagie stets im wesentlichen auf der Aufnahme animalischer Nahrung beruht; vegetabilische Kost tritt dabei deutlich zurück. Die ziehenden Arten bevorzugten ganz allgemein während der Zugzeit animalische Nahrung oder zeigen zumindest die Tendenz dazu. Nur bei der Mönchsgrasmücke kann die Bevorzugung von Vegetabilien in die Zeit der Zugenruhe fallen — dann allerdings nur, wenn oder solange das Körpergewicht nicht erhöht wird. Diese Beobachtungen sprechen eindeutig gegen die in Abschn. 1 besprochenen Hypothesen, nach denen omnivore Zugvögel zur Zugzeit (kohlehydratreiche) Vegetabilien bevorzugen sollen, um auf diese Weise ausreichend Ausgangsstoffe (vor allem Kohlehydrate) für die Depotfettbildung zur Verfügung zu haben. Es wird deshalb in den folgenden Abschnitten ausführlich zu prüfen und zu diskutieren sein, weshalb von einzelnen Arten überhaupt — und zu bestimmten Zeiten besonders — selbst relativ energiearme Vegetabilien verzehrt werden.

4.2. Die Bedeutung animalischer und vegetabilischer Kost für omnivore Vögel

Die in Abschn. 3 behandelten Versuche ergaben, daß omnivore Singvogelarten mit animalischer Nahrung allein leben können, Gartengrasmücken mindestens während einer Versuchsdauer, die auf 9 Monate angesetzt war. RÖRIG (1903) kam zu ähnlichen Befunden; und HOPPE (1968 a) hielt 8 verschiedene Arten „ohne sichtbare

Schädigung“ 20 Monate lang bei ausschließlicher Fütterung mit Mehlwürmern (mit Vitaminzugabe, s. Abschn. 4.4). Die Gartengrasmücken zeigten bei 9monatiger ausschließlicher animalischer Fütterung normales Verhalten und normalen Ablauf ihrer jahresperiodischen Vorgänge, woraus zu schließen ist, daß für sie rein animalische Ernährung offenbar allgemein ausreichende Ernährung sein kann.

Was rein vegetabilische Ernährung angeht, so ist bekannt, daß zum Beispiel außer den unter anderem auf Zelluloseverdauung spezialisierten Hühnervögeln (z. B. STRESEMANN 1934, PENDERGAST & BÖAG 1971, INMANN 1973, POTAPOV 1974, LEZNICKA et al. 1975) auch omnivore Körnerfresser mit Sämereien allein auskommen können (*Passer domesticus* und *Spizella arborea* im Versuch mit Sämereien, THYBUSCH 1957/1958, MAXWELL & DICAPRIO 1972; *Passer montanus* offenbar im Freiland mit Sämereien, DECKERT 1968, KEIL 1973; *P. pyrrhula* etwa ab Ende Februar mit Knospen, NEWTON 1966). Wurden Grasmücken, Amsel und Rotkehlchen zu verschiedenen Zeiten verschiedene Früchte (verschiedene Beeren, Apfel und Pfaffenhütchenfrüchte), die sie im Freileben in mehr oder weniger großer Menge und mehr oder weniger regelmäßig verzehren (Abschn. 1), ausschließlich geboten, so ging trotz starkem Verzehr von Früchten ihr Körpergewicht stets sofort und kontinuierlich zurück und erreichte, wenn nicht animalische Nahrung zugefüttert wurde, rasch letal niedrige Werte. Für diese Arten ist die verabreichte vegetabilische Nahrung, die sie vom Freileben gewöhnt sind, keine Existenzgrundlage. Zu ihr müßte entweder zusätzlich lebensnotwendig andere — „bessere“ — vegetabilische Nahrung, was jedoch in der Regel nicht der Fall ist (z. B. NAUMANN 1897—1905, SCHUSTER 1930, NIETHAMMER 1937, MÖHRING 1957 a), oder animalische Nahrung aufgenommen werden, was häufig der Fall ist (s. unten). Nach diesen Feststellungen wird verständlich, warum omnivore Singvogelarten Beeren und andere fleischige Früchte zur Zugzeit nicht ausschließlich oder in sehr hohem Maße bevorzugen: Sie würden, anstatt zur Körpergewichtserhöhung und Depotfettbildung beizutragen, das Gegenteil — nämlich Gewichtsreduktion — bewirken.

Es stellt sich nun hier die Frage: Warum fressen dann omnivore Singvögel überhaupt Beeren und andere fleischige Früchte? Meine Antwort — zunächst als Arbeitshypothese gedacht — lautet: *In erster Linie als sekundäre oder als Zusatznahrung aus ökonomischen Gründen*, und zwar besonders — exogen bedingt — 1) in (Not-) Zeiten, in denen animalische Nahrung relativ knapp ist und 2) in Zeiten besonders hohen Nahrungsbedarfs, wenn animalische Nahrung in ausreichendem Maße nur mit übermäßig großem Aufwand zu beschaffen wäre. Ähnliches vermuteten bereits andere Autoren, ohne sich jedoch auf experimentelle Befunde stützen zu können: BERNDT & MEISE (1959) bezeichnen Beeren und weiche Früchte für omnivore Arten „wenigstens als Zusatznahrung“. HAVLIN & FOLK (1965) nehmen für den Star aufgrund umfangreicher Mageninhaltsanalysen, bei denen sie in 90 % aller Fälle auch animalische Nahrung und von April bis August eine etwa gleichbleibende Menge an animalischer Nahrung fanden, an, daß die Vögel fleischige Früchte nur zusätzlich zu animalischer Nahrung fressen. Nach NEWTON (1966) sind Knospen

für den Gimpel *P.* vermutete in Äpfeln und nur für Drosse „plant-eating habit“. thesized that temper fruit during the breed stellten — zwar nie *colchicus* und Truth bei Fütterung von f fest; ERRINGTON spr

Für die von mir fe tungen, Daten und U

1. Regelmäß es stimmt, daß omni bilien in Form von Zusatznahrung aufn animalische Kost na EBLE (1963) zum Bei Star ganzjährig anir 1965, CVITANIC & N animalische Nahrung jahr, wenn sie regelm bot an diesen Beeren während der Zugze Nahrung auf: Amsel suchung etwa 60 % 1971), Gartengrasmü Mägen auf Helgolan auf dem Herbstzug am Bodensee darauf Auch bei Feldsperlin nahme animalischer Samenverzehr nachw rung extrem speziali Nahrung auf (z. B. F die wohl zum Teil 1971, STILES 1973, viele sogenannte frug ausschließlich frugivo

Ferner spricht die animalischer Nahrung Winter Fleischreste

für den Gimpel *P. pyrrhula* wohl vor allem Ausweichnahrung. WODNER (1967) vermutete in Äpfeln für die „meisten Arten“ nur „Nor- oder Gelegenheitsnahrung“ und nur für Drosseln „gern genommene Winternahrung“. Nach KEAR (1972) ist „plant-eating habit ... probable secondary nature“ und MORTON (1972) „hypothesized that temperate-zone species would 'chose', evolutionary, animal food over fruit during the breeding season ...“. ERRINGTON (1937) und HOLDER et al. (1975) stellten — zwar nicht bei omnivoren Singvögeln, sondern bei Fasanen *Phasianus colchicus* und Truthühnern — Gewichtsverluste bzw. reduzierte Gewichtszunahme bei Fütterung von fleischigen Früchten, schwer verdaulichen Samen bzw. Luzerne fest; ERRINGTON sprach daher von inadäquater Winter-Notnahrung.

Für die von mir formulierte Hypothese sprechen ferner 5 Kategorien von Beobachtungen, Daten und Überlegungen, die im folgenden besprochen werden sollen.

1. **Regelmäßige Aufnahme animalischer Nahrung:** Wenn es stimmt, daß omnivore Singvögel der in Rede stehenden Hypothese nach Vegetabilien in Form von Beeren und anderen fleischigen Früchten in erster Linie als Zusatznahrung aufnehmen, dann müßte sich in ihrer Nahrung ganz regelmäßige animalische Kost nachweisen lassen. Das scheint auch tatsächlich der Fall zu sein: EBLE (1963) zum Beispiel stellte fest, daß Amsel, Singdrossel *Turdus philomelos* und Star ganzjährig animalische Nahrung aufnehmen (s. hierzu auch HAVLIN & FOLK 1965, CVITANIC & NOVAK 1966, s. oben). GROMADZKI (1969) bezeichnet beim Star animalische Nahrung sogar als „basic food“. Mönchsgrasmücken fangen im Frühjahr, wenn sie regelmäßig Efeubeeren verzehren (s. unten 2)) trotz reichlichem Angebot an diesen Beeren zwischendurch eifrig Insekten (eigene Beobachtungen). Auch während der Zugzeit nehmen omnivore Singvögel ganz regelmäßig animalische Nahrung auf: Amseln auf dem Frühjahrszug (auf Helgoland während einer Untersuchung etwa 60 % gegenüber nur 40 % pflanzlicher Nahrung; VAUK & WITTIG 1971), Gartengrasmücken auf dem Herbstzug (animalische Nahrung in 82,5 % aller Mägen auf Helgoland gefunden; KROLL 1972), Dorngrasmücken *Sylvia communis* auf dem Herbstzug (Übersicht: EMMRICH 1975) und 35 auf der Mettnau-Halbinsel am Bodensee daraufhin systematisch untersuchte Arten (BRENSING 1976 u. unten 4). Auch bei Feldsperling und Bartmeise, die viel von Sämereien leben, ließ sich Aufnahme animalischer Nahrung verschiedentlich auch im Winter bei hauptsächlichem Samenverzehr nachweisen (SPITZER 1972, GRÜN 1975). Selbst die auf Pflanzennahrung extrem spezialisierten Tetraoniden nehmen wenigstens zeitweilig animalische Nahrung auf (z. B. PAULI 1974, ZWICKEL et al. 1974), ebenso nektarfressende Vögel, die wohl zum Teil sogar auf animalische Nahrung angewiesen sind (z. B. YOUNG 1971, STILES 1973, POLEY 1974, WOLF 1975, s. aber auch GROEBBELS 1932); und viele sogenannte frugivore Arten erweisen sich bei genauerer Untersuchung als nicht ausschließlich frugivor (z. B. MORTON 1973).

Ferner spricht die in Notzeiten zu beobachtende außergewöhnliche Aufnahme von animalischer Nahrung für meine Hypothese. Buchfinken zum Beispiel picken im Winter Fleischreste von Knochen und fressen tierische Fette (BODENSTEIN 1953),

Tannen- und Kohlmeisen *Parus ater* und *major* verzehren im Winter Zuckmücken und legen davon sogar Vorräte an (BÜRKLI 1973), Rotkehlchen suchen im Winter im von Schweinen aufgewühlten Boden und Laub nach Nahrung (CUGNASSE 1973), Stare „schmarotzen“ im Winter Ameisen beim Futter suchenden Grünspecht *Picus viridis*, Bachstelzen *Motacilla alba* fangen im Winter im Lampenschein Fliegen (KING & KING 1973, 1974), und Teichrallen *Gallinula chloropus* sammeln tierische Nahrung von Maulwurfshaufen (BECKER 1975). Die Amsel kann im Winter menschlichen Kot aufnehmen (STRAWINSKI 1967), und Singdrossel und Teichralle wurden im Winter beim Fressen von Vogelkot beobachtet (BOYLE 1970, ENGLER 1973). Auch dabei kann es sich — ebenso wie beim häufigen Fressen des Kotes von Jungvögeln durch die Eltern — um ein außergewöhnliches, aber gezieltes Aufnehmen animalischer Nahrung handeln. Nicht nur der Kot vor allem von Jungvögeln (z. B. HOPPE 1970, BLEM 1973), sondern auch der von Altvögeln enthält noch in so beträchtlichem Umfang in verwertbarer Form Energie — so sind zum Beispiel 30–45 % Protein in trockenem Hühnerkot enthalten — ferner Kalzium und Phosphor, daß zum Beispiel aufbereiteter Geflügelkot in der Tierproduktion in gewissem Umfang mit Erfolg zu Futterzwecken für Geflügel und Vieh verwendet wird (z. B. BLAIR 1974, SMITH 1974, CUNNINGHAM & LILICH 1975, TRAKULCHANG & BALLOUN 1975 a, b). Schließlich sprechen unter Umständen auch die Beobachtungen, daß die Versuchsvögel bei ausschließlicher Fütterung von Früchten zum Teil bis zu drei Tagen keine Nahrung aufnahmen und Rotkehlchen sogar die Aufnahme von Pfaffenhütchen, sogenanntem „Rotkehlchenbrot“ (SUNKEL 1950), verweigerten (Abschn. 3.2), für die in Rede stehende Hypothese.

2. Regelmäßige Aufnahme vegetabilischer Nahrung: Wenn es stimmt, daß Vegetabilien in Form von Beeren und anderen fleischigen Früchten für omnivore Singvögel nach der obengenannten Hypothese in erster Linie Zusatznahrung sind, dann sollten sie nicht nur zu bestimmten Zeiten, sondern allgemein bei Mangel an animalischer Nahrung, also stets in Notzeiten, regelmäßig gefressen werden. Das scheint auch tatsächlich der Fall zu sein: Grasmücken, Drosseln und Stare zum Beispiel fressen praktisch das ganze Jahr über auch Vegetabilien (z. B. MÖHRING 1957 a, EBLE 1963), Grasmücken und Drosseln das ganze Jahr über sogar Beeren: Nach der Ankunft im Brutgebiet Efeubeeren bis in die Brutzeit hinein (z. B. MÖHRING 1957 a und eigene Beobachtungen), mit denen Drosseln auch ihre Jungen füttern (z. B. HEINROTH & HEINROTH 1929, SNOW 1971), ab der Brutzeit die verschiedensten Beeren (Abschn. 1), mit denen häufig auch teilweise die Jungen gefüttert werden (z. B. Übersicht: SCHUSTER 1930, ferner WAHN 1950, MÖHRING 1957 a, EMMERICH 1973 u. unten), während des Zuges ebenfalls verschiedenste Beeren und ebenso im Winter(-quartier) (Abschn. 1 und z. B. WINSTANLEY et al. 1974). Drosseln zum Beispiel verzehren, wie man regelmäßig beobachten kann, im Winter Äpfel und Beeren von Ziersträuchern verstärkt dann, wenn (stärkerer) Frost einsetzt oder Schnee fällt. Nach SCHNEIDER (1957) fressen Amseln Efeubeeren besonders in schneereichen Wintern. BIRD & SMITH (1964) stellten fest, daß *Agelaius phoeniceus* im Juni und Juli in Feuchtgebieten mit im

allgemeinen großen Ackerbaugebieten z. B. in Ungarn das Angebot zur Zugzeit miteinander zu teilen, andere „In“ Zeiten und besonders in der Zugzeit (SCHÜTZ 1943, DELEPPE 1975) (SUMMERS 1975), Blauschneeleier (z. B. GRÖNIG 1975) aufnehmen (z. B. GRÖNIG 1975). Pilze und Flechten (z. B. GRÖNIG 1975) und eigene Beobachtungen (z. B. GRÖNIG 1975) allgemeine Übersicht.

Auch für andere Vögel, die ein außergewöhnliches Verhalten zeigen, wie Bienenfresser vor dem Zug (z. B. GREIFVÖGEL 1970, STRESEMANN 1934), Falke *Falco tinnunculus*.

Viele omnivore Singvögel fressen auch andere Arten, wie z. B. Beeren und andere Früchte (z. B. Übersicht: SCHUSTER 1930, MÖHRING 1957 a, v. MACKRODT 1973, K.

In einer Reihe von Vögeln, die mehr fleischigen Nahrung bevorzugen, wie an animalischer Nahrung (z. B. TUTMAN 1969, PRIEST 1975) füttern Feldsperlinge, Gimpel fressen Knospen (z. B. GRÖNIG 1975) sind. Mindestens im Winter wurden auch Beeren gefressen (MEITZ 1972).

Amseln fraßen vor dem Zug Möggingen, als sie in Ebereschen, Holunder (z. B. GRÖNIG 1975) Beobachtungen). Nach GRÖNIG (1975) Ebereschen unbeachtet, teilweise auch oder in der Zugzeit Wasseraufnahme können. lange vor der Zugzeit (z. B. GRÖNIG 1975) daß Mönchsgrasmin.

allgemeinen großem Angebot an Insekten ausschließlich von Insekten lebten, in Ackerbaugebieten zur gleichen Zeit nur zu 70 %. SCHMIDT (1964) fand, daß in Ungarn das Angebot an Holunderbeeren und die Anzahl anwesender Vögel zur Zugzeit miteinander korreliert sind. Ferner ist bekannt, daß zum Beispiel Grasmücken, andere „Insektenfresser“ und andere omnivore Singvögel zu verschiedenen Zeiten und besonders in Notzeiten zum Teil Blätter verzehren (Phyllovorie, z. B. SCHÜZ 1943, DELEUIL 1952, BAIRLEIN 1975, PEIRTER 1975), Samen aufnehmen (SUMMERS 1975), Blüten fressen (HAENSCHKE 1970), Nektar und andere Pflanzensäfte aufnehmen (z. B. GROEBBELS 1932, MÖHRING 1957 b, PRINZINGER 1972, PETTET 1975), Pilze und Flechten verzehren (z. B. NORDBERG 1942, RADFORD 1968, FUCHS 1973 und eigene Beobachtungen) und Knospen auspicken können (z. B. STRAWINSKI 1967; allgemeine Übersichten: z. B. GROEBBELS 1932, BERNDT & MEISE 1959, KEAR 1972).

Auch für andere Vogelgruppen wird zum Teil für verschiedene Zeiten über außergewöhnliches Fressen von Vegetabilien berichtet: Nach FRY (1967) verzehren Bienenfresser vor dem Zug Teile von Ölpalmenfrüchten, ebenso fressen verschiedene Greifvögel davon (PETTET 1968), die auch Beeren aufnehmen können (z. B. STRESEMANN 1934). Im kalten Jahrhundertwinter 1962/1963 verzehrte ein Turmfalke *Falco tinnunculus* sogar Äpfel (SCHNEBEL 1968).

Viele omnivore Singvogelarten wie zum Beispiel Grasmücken und Drosseln, aber auch andere Arten, füttern auch ihren Jungen häufig Vegetabilien, und zwar meist Beeren und andere fleischige Früchte, vielfach besonders bei späten Bruten (z. B. Übersicht: SCHUSTER 1930, ferner NIETHAMMER 1937, WAHN 1950, LÖHRL 1957, MÖHRING 1957 a, VOLKMAN 1957, HAVLIN & FOLK 1965, SNOW 1971, MEITZ 1972, MACKRODT 1973, RADFORD 1974, WARREN 1974, BUTLIN 1975, SCHÖNN 1975).

In einer Reihe von Fällen wird betont, daß der Verzehr und das Füttern von mehr fleischigen Vegetabilien wie Beeren bei mehr oder weniger großem Mangel an animalischer Nahrung zu beobachten ist (z. B. MÖHRING 1957 a, SCHNEBEL 1968, TUTMAN 1969, PRINZINGER 1972, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973). Nach GRÜN (1975) füttern Feldsperlinge mehr Sämereien, wenn das Insektenangebot unzureichend ist. Gimpel fressen Knospen nach NEWTON (1966) vor allem, wenn Sämereien knapp sind. Mindestens in einem Falle — beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* — wurden auch Beeren verfüttert, als Insekten reichlich vorhanden gewesen sein sollen (MEITZ 1972).

Amseln fraßen während einer Hitze- und Trockenperiode im August 1975 in Möggingen, als sie den harten Boden nicht mehr bearbeiten konnten, sogar unreife Ebereschen, Holunderbeeren und Tomaten (THIELCKE und LÖHRL mündl. und eigene Beobachtungen). Nach dem Einsetzen von Regenfällen ließen sie dann selbst reife Ebereschen unbeachtet hängen. Hier erhebt sich die Frage, ob die Früchte möglicherweise auch oder in erster Linie zur Wasserversorgung aufgenommen wurden. Zur Wasseraufnahme könnten auch Mönchsgrasmücken schon bald nach dem Ausfliegen, lange vor der Zugzeit, Beeren fressen und bevorzugen (Abschn. 3.1). Dafür spricht, daß Mönchsgrasmücken unserem Augenschein nach im nassen Sommer 1973 in

Möggingen im Institutsgelände Heckenkirschen weit weniger schnell verzehrten als in mehr trockenen Jahren. Die mit der Jugendmauser zusammenfallende Bevorzugung von Beeren bei der Mönchsgrasmücke könnte mit dem hohen Wasserbedarf des Körpers während der Mauser (z. B. NEWTON 1968, MYRCHA & PINOWSKI 1970) zusammenhängen.

3. Aufnahme animalischer Nahrung bei reichlichem Vorhandensein von vegetabilischer Nahrung: Von Staren, deren Verzehr von Vegetabilien in Form von Kirschen, Weinbeeren, Oliven und anderem infolge der entstehenden wirtschaftlichen Schäden zu umfangreichen Untersuchungen führte, ist bekannt (wie schon in Abschn. 1 erwähnt), daß sie „Insektennahrung den Kirschen vorziehen können“ (Übersicht: BRUNS & HABERKORN 1960). Regelmäßig läßt sich auch beobachten, daß Stare trotz im Überfluß vorhandener und leicht erreichbarer Weinbeeren neben diesen regelmäßig Insekten aufnehmen, zum Beispiel auf Weinbaugebieten benachbarten Wiesen oder bei ausgiebiger Insektenjagd in der Luft (z. B. BRACKBILL 1952), zum Teil direkt über den Weinpflanzungen. Entsprechendes läßt sich bei anderen Arten, zum Beispiel Drosseln, in Bezug auf Obst und animalische Nahrung regelmäßig beobachten: Im Winter verwenden zum Beispiel Amseln selbst angesichts noch stark mit Früchten behangener Obstbäume viel Zeit darauf, sogar verschneites Laub zu wenden und darin nach Schnecken, Spinnen und anderer animalischer Nahrung zu suchen, die sich auch im Winter in ihren Mägen nachweisen läßt (z. B. EBLE 1963). Diese Beobachtungen charakterisieren vegetabilische Nahrung deutlich als eine sekundäre Nahrung, die selbst bei überreichlichem Angebot nicht ausschließlich gefressen wird.

4. Ausschließlich animalische Ernährung von omnivoren Zugvögeln in Rastgebieten während des Zuges: Bei systematischen Untersuchungen der Zusammensetzung der Nahrung von Zugvögeln in einem Rastgebiet auf der Mettnau-Halbinsel am Bodensee, wo an vegetabilischer Nahrung vor allem Faulbaumbeeren unbegrenzt zur Verfügung stehen (BERTHOLD & SCHLENKER 1975), konnte bei 19 von 35 Arten keine Aufnahme von Vegetabilien nachgewiesen werden (BRENSING 1976). Unter den 19 Arten befanden sich eine Reihe, bei denen wenigstens gelegentlich Verzehr vegetabilischer Kost festgestellt wird (z. B. Laubsänger, Rohrsänger, Gelbspötter *Hippolais icterina*, z. B. NAUMANN 1897—1905, HOFMANN 1970, ORR 1970). Diese Beobachtungen an Arten, die auf der Mettnau-Halbinsel Depotfett bilden und ihr Körpergewicht erhöhen (unveröffentlicht), zeigen in hervorragender Weise, daß omnivore Singvogelarten in der Zugzeit in einem Rastgebiet mit reichlichem Angebot an animalischer Nahrung auf vegetabilische Kost verzichten können, die damit deutlich als mögliche aber nicht notwendige Nahrung — also als Zusatznahrung — charakterisiert wird. Andere ziehende Arten, die überhaupt oder fast keine Vegetabilien aufnehmen, mußten sich unter Umständen deshalb auf relativ frühen Wegzug einstellen, solange animalische Nahrung noch reichlich vorhanden ist (wie z. B. der Fitis *Phylloscopus trochilus*) oder konnten unter Umständen deshalb nur Anlagen für relativ geringe Fettdepots entwickeln (wie z. B. der Zilpzalp *Phylloscopus collybita*; unveröffentlicht).

5. Unzureichender Nährstoffgehalt vegetabilischer Nahrung: Alle Versuchsgruppen der untersuchten Arten verloren bei ausschließlicher Fütterung von Früchten, selbst wenn außergewöhnlich große Mengen an Früchten verzehrt wurden, rasch und kontinuierlich an Körpergewicht, das bald letal niedrige Werte erreichte (Abschn. 3.3). Die Ursache dafür könnte zum einen darin bestehen, daß die Früchte Stoffe enthalten, die den Organismus schädigen, oder zum anderen, daß den Früchten lebensnotwendige Stoffe fehlen oder in ihnen in zu geringer Menge enthalten sind. (Dabei kann es sich sowohl um Nährstoffe als auch um „conutrients“ handeln. Conutrients sind in der Ernährung zu Nährstoffen zusätzlich hinzutretende günstig oder ungünstig wirkende Stoffe; Übersicht: FISHER 1972).

Vögel sind, mit wenigen Ausnahmen — wie zum Beispiel Truthuhnküken, auf die Beeren von *Phytolacca americana* toxisch wirken (BARNETT 1975) — gegenüber pflanzlichen Giftstoffen wie Alkaloiden, Glykosiden und selbst Strychnin außergewöhnlich unempfindlich (z. B. GROEBBELS 1932, STRESEMAN 1934, KEAR 1972). Die Amsel zum Beispiel hat gegenüber Atropin im Vergleich zum Menschen eine Toleranz von $10^3 : 1$ (SEUTER 1970). Die Versuchsvögel reagierten nicht nur auf bestimmte Früchte wie zum Beispiel die Beeren des Faulbaumes mit seiner bekannten abführenden Wirkung (z. B. HÜCKEL 1954), sondern auch auf alle anderen Früchte mit Körpergewichtsabnahme, zum Beispiel auch auf Apfel, die selbst für den Menschen kaum Giftstoffe enthalten. Es liegt daher nahe anzunehmen, daß für die beobachtete Körpergewichtsabnahme eher fehlende als toxische Stoffe verantwortlich sind. Außerdem war die Abnahme des Körpergewichtes bei allen gefütterten Früchten etwa gleich groß. Betrachtet man die Inhaltsstoffe der von uns als Futtermittel verwendeten animalischen und vegetabilischen Stoffe (Tab. 2), so fällt vor allem der geringe Proteingehalt (bezogen auf das Frischgewicht) vegetabilischer Stoffe mit 0,3—5,3 % gegenüber 12,4—21 % in animalischen Stoffen auf. Von einer Reihe von Untersuchungen ist bekannt, daß für Stabilhaltung des Körpergewichtes, optimales Wachstum und gute Legeleistung, vor allem bei Geflügel, Proteingehalte der Nahrung von etwa 13—30% erforderlich sind. Liegen die Proteingehalte darunter, kommt es unter anderem zu verringertem Wachstum und zu Abnahme des Körpergewichtes (z. B. ZUCKER et al. 1967, JOHNSON 1971, KEAR 1972, CILLEY et al. 1973, SCOTT 1973, VOITTE et al. 1974). GROEBBELS (1932) stellte bei Buchfink, Stieglitz *C. carduelis* und Rotkehlchen einen Eiweißbedarf von 4,1—4,5, 5,7 bzw. 9,2 % in der Nahrung fest. Nach ELDEN (1965) waren 4 % Protein in der Nahrung bei *Spizella arborea* das Existenzminimum bei bereits reduziertem Körpergewicht. Nach diesen Daten liegen die in den verschiedenen von uns als Futtermittel verwendeten und untersuchten Früchten enthaltenen Proteingehalte mit Ausnahme des Efeus (Tab. 2) zum Teil weit unter dem allgemein erforderlichen Minimum.

Ich schlage deshalb als Arbeitshypothese vor: Die beobachtete Körpergewichtsreduktion bei den untersuchten omnivoren Singvögeln bei ausschließlicher Früchteverzehr wird in erster Linie durch zu niedrigen Proteingehalt der Früchte bewirkt (s. auch Abschn. 4.5). Für diese Hypothese sprechen sehr folgende Be-

Pigeonberry
Poke (man)
Saw ke

obachtungen von PULLIAINEN et al. (1968): Beim Verzehr von *Vaccinium myrtillus*-Stengeln wiesen Schneehühner *L. lagopus* eine Stickstoffbilanz von ± 0 , bei Aufnahme von Preiselbeeren *V. vitis-idaea* jedoch eine negative Stickstoffbilanz auf. Nach PENDERGAST & BOAG (1971) haben Preiselbeeren einen Proteingehalt von 5,1 %, der etwa dem von Efeubeeren entspricht (Tab. 2). Bei reinem Früchteverzehr sind omnivore Singvogelarten wie die untersuchten mit den weit über ihrem Körpergewicht liegenden aufgenommenen Mengen pro Tag (Abschn. 3.3) sicherlich an der Grenze ihrer Verdauungsfähigkeit angelangt, so daß sich nicht einfach durch Mehrverzehr der Proteingehalt doch noch decken ließe. Daß omnivore Körnerfresser im Gegensatz zu den untersuchten Früchte fressenden Arten zum Teil mit Sämereien allein leben können (s. oben), könnte gut auf deren im allgemeinen wesentlich höheren Eiweißgehalt — bis über 30 % (z. B. GROEBBELS 1932, WILLSON & HARMESON 1973) — zurückzuführen sein. Es ist außerdem möglich, daß der ohnehin geringe Proteingehalt von Früchten zumindest von bestimmten Vögeln (so vor allem von *Passeres*, die keine Zellulose verdauen können, z. B. HAVLIN & FOLK 1965) nicht einmal voll ausgenutzt werden kann, da bei rohfaserreichen Futterstoffen wie Früchten beim Nichtwiederkäuer die Verdaulichkeit der Rohnährstoffe relativ schlecht ist (z. B. BERGNER 1970). Das mag unter anderem auch Ursache dafür sein, daß Körnerfresser mit bestimmten Sämereien allein ihr Körpergewicht zu halten vermögen, mit anderen jedoch nicht (z. B. MAXWELL & DICAPRIO 1972). Unterschiede in der Verdauungsfähigkeit von Gerüstsubstanzen und in der Ausnützung der Rohnährstoffe verschiedener Futtermittel sind bei Vögeln bekannt; sie bestehen zum Beispiel zwischen Hühnern und Perlhühnern und zwischen Roggen und einer Kreuzung aus Roggen und Weizen als Futtermittel bei Geflügel (VOGT & STUTE 1974, McNAB & SHANNON 1975). Von der biologischen Wertigkeit her (z. B. BÄSSLER et al. 1975) sind Pflanzenproteine durchaus hochwertig und zum Beispiel Fischmehl gleichwertig oder überlegen (z. B. PHILLIPSON 1966, WOODHAM 1971, DEBRY et al. 1975) und dürften von daher für Früchte fressende omnivore Singvögel keinen Engpaß darstellen. Deshalb können auch zum Beispiel Wiederkäuer unter den Säugern, denen aufgrund ihres hohen Ausnutzungsgrades der Nahrung der Proteingehalt von Pflanzen ausreicht (z. B. EISFELD 1975), und ganz speziell an pflanzliche Nahrung angepaßte Vogelformen wie Tetraoniden zumindest längere Zeit ausschließlich von Vegetabilien leben (z. B. PENDERGAST & BOAG 1973).

4.3. Strategie der Nahrungsaufnahme omnivorer Singvögel

In den vorangehenden Abschnitten wurde gezeigt, daß die untersuchten Arten und darüber hinaus sicherlich auch andere omnivore Singvögel sich mit fleischigen Vegetabilien wie Beeren und anderen Früchten, zum Teil auch mit Sämereien, wahrscheinlich infolge zu niedrigen Proteingehaltes dieser Stoffe, nicht ausreichend ernähren können und zusätzlich animalische Nahrung lebensnotwendig brauchen. Die Tatsache, daß Vegetabilien trotzdem und zeitweilig sogar in beträchtlichem Umfang verzehrt werden, interpretiere ich als ökonomisch bedingte Anpassung an

bestimmte Ernährungssituationen (Abschn. 4.2). Im folgenden soll diese ökonomische Strategie näher untersucht werden.

Omnivore Singvögel können, wie die durchgeführten Versuche zeigen, gut mit animalischer Nahrung allein leben (Abschn. 3.3). Sie bevorzugten — mit Ausnahme der Feldsperlinge — animalische Nahrung regelmäßig (Abschn. 3.1, 3.2) und/oder fressen sie im Freileben wohl häufig praktisch das ganze Jahr über (Abschn. 4.2). Nach MORTON (1973) „choose, evolutionary ... temperate-zone species ... animal food“ — wenigstens zur Brutzeit. Diese Feststellungen sprechen dafür, daß zumindest viele omnivore Singvögel wohl das ganze Jahr über ausschließlich mit animalischer Nahrung leben könnten und den Versuchsergebnissen nach zum Teil eigentlich — wenn sie verfügbar wäre — sogar sollten. Dem stehen jedoch häufig zeitweilig zwei Schwierigkeiten entgegen: 1) Temporärer Mangel an animalischer Nahrung und 2) zeitweilig stark erhöhter Nahrungsbedarf.

Ersteres tritt in gemäßigten Breiten vor allem im Winter ein, aber möglicherweise auch im Sommer, wenn die Insekten stark abnehmen und infolge der vielen ausgeflogenen Jungvögel die größte Vogeldichte besteht (z. B. LACK 1954). Neben Winterruhe, Wegziehen oder Umstellung in der Erwerbstechnik animalischer Kost bleibt omnivoren Singvögeln im Winter vor allem die Möglichkeit einer Umstellung in der Art der zu wählenden Nahrung (z. B. MORSE 1971): (verstärkte zusätzliche) Aufnahme vegetabilischer Nahrung. Wie unsere Versuche zeigten, können zum Beispiel Amseln im Winter, wenn sie große Mengen an Früchten (ca. 75 % ihres Körpergewichts/Tag) leicht erreichbar zur Verfügung haben, mit wenigen Gramm animalischer Kost pro Tag auskommen (Abschn. 3.3). Diese geringe Menge an animalischer Nahrung werden sie in der Regel — wenn auch bisweilen nur mit Mühe — beschaffen können. Ganz von animalischer Nahrung zu leben, würde im Winter Schutzanpassungen wie stark verminderte lokomotorische Aktivität (z. B. BIEBACH 1974) infolge hohen Aufwands vielfach nicht möglich machen. Ist der minimale erforderliche Anteil animalischer Nahrung kurzfristig, zum Beispiel infolge hohen Schnees, nicht aufzutreiben, so besteht theoretisch die Möglichkeit, daß die Vögel dann eine Zeitlang von ihrem Reservefett zehren (z. B. BIEBACH 1974), wie es zum Beispiel Fasane in erstaunlichem Umfang vermögen (LEHTONEN 1975), oder aber auf mögliche körpereigene Eiweißreserven in den Muskeln zurückzugreifen (z. B. KENDALL et al. 1973). Voraussetzung für die Strategie der Aufnahme großer Mengen von Vegetabilien bei geringem Verzehr von animalischer Kost im Winter ist das reichliche Vorhandensein vegetabilischer Nahrung. So ist bezeichnend, daß zum Beispiel der Verbleib des Bergfinken *Fringilla montifringilla* im Winter in Norwegen und der der Wacholderdrossel *Turdus pilaris* im Winter in Finnland vom Angebot an Beeren der Eberesche (*Sorbus*) abhängt (ERIKSSON 1970, TYRVÄINEN 1975). Wer als omnivorer Singvogel fähig ist, in Notzeiten zu geringen Mengen vorhandener animalischer Nahrung große Mengen vegetabilischer Kost aufzunehmen, hat unter anderem die Möglichkeit, in gemäßigten Breiten zu überwintern und im Frühjahr dort zeitig Brutplätze zu besetzen, was Vorteile im Hinblick auf die Fortpflanzung bringen kann (z. B. VON HAARTMAN 1968).

Brambling
Fieldfare
with berries
(mountain ash)

Das zweite — zeitweilig stark erhöhter Nahrungsbedarf — tritt besonders zu den Zugzeiten ein. Vor allem ausgeprägte Zugvögel müssen in der Zeit der Hyperphagie für die Depotfettbildung erheblich — zum Teil um über 30 % — mehr Nahrung aufnehmen als außerhalb der Zugzeit. Häufig ist das Angebot an animalischer Nahrung zur Zugzeit schon wieder relativ gering — beim Wegzug — oder noch relativ gering — beim Heimzug. Ferner ist die von nachts ziehenden Zugvögeln bei Tageslicht geleistete lokomotorische Aktivität in der Zugzeit zumindest zum Teil reduziert (Übersicht: z. B. BERTHOLD 1971, 1975 a). Bei ausschließlich animalischer Ernährung würde die von omnivoren Vögeln in der Zugzeit während der Hyperphagie zu lösende Aufgabe vielfach heißen: Bei schlechterem Nahrungsangebot mit weniger Aufwand mehr Nahrung zu beschaffen als zu anderen Zeiten. Diese unlösbare Aufgabe wird lösbar, wenn zu der normalerweise beschafften oder zu einer sogar mehr oder weniger reduzierten Menge an animalischer Nahrung sehr viel vegetabilische Nahrung zusätzlich gefressen wird, die — wie zum Beispiel Beeren in reichlich fruchtenden Sträuchern — oft nahezu „in den Schnabel wächst“. Für Stare ist nachgewiesen, daß sie fleischige Früchte in großen Mengen im wesentlichen zusätzlich zu animalischer Nahrung fressen (HAVLIN & FOLK 1965).

Viele omnivore Singvögel füttern ihren Jungen, vor allem in späten Bruten, zum Teil in beträchtlicher Menge Beeren und andere fleischige Früchte, wie zum Beispiel Stare Kirschen (Abschn. 4.2). Versuche mit Mönchsgrasmücken, die Himbeeren erhielten, ergaben, daß die Beerenfütterung die Nestlingsentwicklung beträchtlich hemmt, daß die Jungen aber später ihren Rückstand aufholen können (BERTHOLD 1976 b). So erscheint es zunächst wenig sinnvoll, wenn omnivore Singvögel ihre Jungen mit Beeren füttern. Wenn jedoch das Angebot an animalischer Nahrung gering ist (zum Beispiel bei schlechter Witterung, wenn Altvögel zum Teil bis zu 50 % weniger Insekten füttern, z. B. PFEIFER & KEIL 1959, oder bei späten Bruten relativ spät im Jahr), oder wenn sich Altvögel bei späten Bruten physiologisch bereits auf Mauser oder Wegzug vorbereiten müssen, läßt sich zusätzliches Verfüttern leicht erreichbarer Vegetabilien an Jungvögel plausibel als ein Notbehelf im Sinne von „besser als nichts“ interpretieren. Und späte Bruten sind wohl ohnehin, nicht nur von der Fütterung her, sondern auch im Hinblick auf die Anforderungen an die Jungvögel durch stark beschleunigte Jugendentwicklung (z. B. BERTHOLD et al. 1970) vielfach ein Versuch „auf gut Glück“.

In allen drei geschilderten, ökologisch vergleichbaren Situationen — während der spätbrutzeitlichen und winterlichen Futterknappheit und dem während des Zuges und zur Brutzeit erhöhten Nahrungsbedarf — kann bei omnivoren Singvögeln das Zurückgreifen auf zusätzliche zwar wenig gehaltvolle, aber in der Regel in großer Menge erreichbare vegetabilische Nahrung entscheidend dazu beitragen, die Situation zu meistern. WOLF et al. (1975) schrieben kürzlich: „The general concept of foraging efficiency, or profitability, seems to be an important component of theories dealing with prey selection ...“. Die hier geschilderte ökonomische Strategie omnivorer Singvögel ist ein gutes Beispiel dafür, zeigt aber dazuhin: Bei starkem Verzehr an relativ wenig gehaltvollen Vegetabilien ist bei omnivoren

Singvögeln auf einer bestimmten animalischen Nahrung

Im Hinblick vegetabilische interessante An — ähnlich wie Muskelmagen Tetraoniden, die angepaßt sind haben können

4.4. Beurteilung

In diesem Fehlerquellen zur Vermeidung

Um die möglichen in freier Natur womöglich vermeiden bei einiger Versuche sowie Diese Versuche angenommen v zu entsprechen Lichtbedingungen mitteln durchgeführt wurden mit f Ernährung fest

Bei Untersuchung ob und wie werden darf. entsprechende zogene Vögel Laboruntersuchung 3) für die Sch

Gartengrasvegetabilien zur Z Fettdepots ab volle Nahrung ven zu erleicht als freilebend aufbrauchen

tritt besonders zu den
der Zeit der Hyper-
er 30 % — mehr Nah-
angebot an animalischer
Wegzug — oder noch
henden Zugvögeln bei
zumindest zum Teil
schließlich animalischer
während der Hyper-
Nahrungsangebot mit
an Zeiten. Diese unlös-
schafften oder zu einer
Nahrung sehr viel
zum Beispiel Beeren
„schnabel wächst“. Für
längen im wesentlichen
(1965).

em in späten Bruten,
Früchte, wie zum
Grasmücken, die Him-
atlingsentwicklung be-
and anholen können
wenn omnivore Sing-
angebot an animalischer
wenn Altvögel zum
KEIL 1959, oder bei
Vögel bei späten Bruten
müssen, läßt sich
Zugvögel plausibel als
an. Und späte Bruten
auch im Hinblick auf
Jugendentwicklung
s.“.

onen — während der
während des Zuges
voren Singvögeln das
der Regel in großer
beitragen, die Situa-
the general concept of
important component of
ökonomische Stra-
t aber dazuhin: Bei
ist bei omnivoren

Singvögeln außer einer hohen Einträglichkeit bei der Futtersuche das Sicherstellen einer bestimmten Nahrungskomponente, nämlich eines minimalen Anteils an animalischer Nahrung, lebenswichtig.

Im Hinblick auf Nahrungsumstellungen von mehr animalischer auf mehr vegetabilische Nahrung und umgekehrt seien hier abschließend noch einige weitere interessante Anpassungen an die Art der Ernährung erwähnt: Die Bartmeise paßt — ähnlich wie Winterschläfer unter den Säugern (VINOGRADOVA 1972) — ihren Muskelmagen jahreszeitlich an die jeweilige Hauptnahrung an (SPITZER 1972). Für Tetraoniden, die ohnehin schon stark an die Verdauung vegetabilischer Nahrung angepaßt sind (Abschn. 4.2), ist nachgewiesen, daß sie im Winter längere Därme haben können als im Sommer (PENDERGAST & BOAG 1973).

4.4. Beurteilung der Versuchsergebnisse

In diesem Abschnitt sollen mögliche Mängel in der Versuchsanordnung und Fehlerquellen für die Beurteilung der Ergebnisse sowie getroffene Vorkehrungen zur Vermeidung von Fehlern besprochen werden.

Um die möglicherweise unterschiedliche Reaktion von handaufgezogenen und in freier Natur aufgewachsenen Vögeln auf bestimmte Futtermittel und damit womöglich verbundene Fehlinterpretationen von Ergebnissen auszuschließen, wurden bei einigen Arten (Grasmücken, Rotkehlchen, s. Abschn. 3) Nahrungspräferenz-Versuche sowohl an handaufgezogenen Vögeln als auch an Wildfängen durchgeführt. Diese Versuche erbrachten stets prinzipiell übereinstimmende Ergebnisse, so daß angenommen werden kann, daß Versuche mit beiden Gruppen von Vögeln allgemein zu entsprechenden Ergebnissen führten. Auch bei im Naturtag oder in konstanten Lichtbedingungen sowie mit frischen oder mit tiefgefroren aufbewahrten Futtermitteln durchgeführten Versuchen ergaben sich keine Unterschiede. Bei Schafen wurden mit frischem und tiefgefrorenem Gras ebenfalls keine Unterschiede in der Ernährung festgestellt (BEEVER et al. 1974).

Bei Untersuchungen wie den hier behandelten erhebt sich grundsätzlich die Frage, ob und wie weit von Laboruntersuchungen auf Verhältnisse im Freiland geschlossen werden darf. Meiner Meinung nach sind die in der vorliegenden Arbeit gezogenen entsprechenden Schlüsse gerechtfertigt, da 1) für Versuche nicht nur handaufgezogene Vögel, sondern auch frisch gefangene Tiere verwendet wurden, da 2) den Laboruntersuchungen umfangreiche Freilanduntersuchungen parallel liefen, und da 3) für die Schlussfolgerungen Freilanddaten aus der Literatur herangezogen wurden.

Gartengrasmücken fraßen zum Teil besonders viel relativ wenig gehaltvolle Vegetabilien zur Zeit des starken Körpergewichtsabfalls zu Ende des Zuges, wenn große Fettdepots abgebaut wurden. Es könnte sein, daß in dieser Zeit eine wenig gehaltvolle Nahrung in gewissem Umfang bevorzugt wird, um den Abbau von Fettreserven zu erleichtern. Da Käfigvögel zum Teil größere Zugfett-Depots anlegen können als freilebende und ihre Fettdepots während der Zugzeit unter Umständen weniger aufbrauchen (z. B. BERTHOLD 1971, 1975 a), könnte bei ihnen auch die Aufnahme

weniger gehaltvoller Vegetabilien gegen Ende der Zugzeit relativ höher sein als bei freilebenden. Freilebende Vögel kommen zum Teil jedoch auch gegen Ende des Zuges mit noch großen Fettdepots im Winterquartier an (z. B. BERTHOLD 1975 a), und bei ihnen dürften sich dann ähnliche Probleme des Abbaues der Fettreserven stellen wie bei gekäfigten Vögeln.

Als Methode zur Bestimmung der Nahrungsmengen wurden Wägung und Gewichtvergleich angewandt (Abschn. 2.3). Als weitere adäquate Methode wäre volumetrische Bestimmung der aufgenommenen Nahrung in Frage gekommen, die jedoch für uns nicht durchführbar war, da sie sehr unpraktisch ist. (Näheres über Methodik der Nahrungsmengenbestimmung s. z. B. GROEBBELS 1932, HARTLEY 1948, CREUTZ 1968.)

Die Versuchsvögel variierten hinsichtlich ihrer Nahrungswahl häufig beträchtlich von Tier zu Tier. Derartige, sich zum Teil mit der Zeit verändernde Variabilität wurde auch von anderen Untersuchern im Freiland und im Labor, und zwar sowohl bei Vögeln als auch bei anderen Tiergruppen, festgestellt und ist anscheinend für die Nahrungswahl kennzeichnend (z. B. LACK 1954, v. NEUENSTEIN 1957, ALLEN & CLARKE 1968, BROWN 1969, KEAR 1972, PINOWSKI et al. 1973, EMMRICH 1974, POWELL 1974, WESTOBY 1974, BROCKHUSEN & CURIO 1975: „Etho-Typen“). Im Hinblick auf diese beträchtliche individuelle und interindividuelle Variabilität wurden allgemein für die einzelnen Fragestellungen eine Reihe oder viele Versuchsvögel verwendet, und zum Teil wurde auf Mittelwerte-Bildung verzichtet.

Die als Futtermittel verwendeten Früchte stammten stets von Pflanzen, von denen freilebende Vögel auch Früchte verzehrten. Auf diese Weise wurde der Möglichkeit vorgebeugt, Früchte von unter Umständen von Vögeln gemiedenen Pflanzen zu verwenden (z. B. WATSON 1973). Weitere Vorkehrungen bei der Wahl der Futtermittel s. Abschn. 2.2.

Frühere Nahrungswahl kann bekanntlich spätere Nahrungswahl beeinflussen (z. B. CAPRETTA 1969, RABINOWITCH 1969, PINOWSKI et al. 1973). Um solche Beeinflussungen auszuschließen, wurden, wenn Bedenken bestanden, für Nahrungspräferenz-Versuche mit neuer Fragestellung grundsätzlich entweder neue oder mehrere Versuchsgruppen verwendet oder Versuche (in gewissem Abstand) mehrfach durchgeführt.

Der Umfang der Nahrungsaufnahme kann, wie aus verschiedenen Untersuchungen hervorgeht (z. B. KATZ 1948, GOFORTH & BASKETT 1971), von der Färbung und Beschaffenheit des Untergrundes sowie von der Beleuchtung der Umgebung abhängen. Um unterschiedliche Einflüsse dieser Art auf die Versuchsvögel auszuschalten, wurden alle Nahrungspräferenz-Versuche mit weißem Einlegepapier auf den Käfigböden, das sich auch außerhalb der Versuche in den Käfigen befand, und mit weißen Porzellanschälchen oder Plastiknapfchen, in denen Mehlwürmer, Vegetabilien und Noctuiden gereicht wurden, sowie mit durchsichtigen Plastik-Badewännchen, in denen Insekten-Trockenfutter geboten wurde, durchgeführt. Ferner standen die Käfige bei allen Versuchen in durchsichtigen Plastik-Auffangbehältern (s.

Tab. 2a. Energiegehalt in Joule (Kalorien) und Inhaltsstoffgehalt verschiedener als Futtermittel verwendeter animalischer Stoffe.
TG = vom Trockengewicht, sonst vom Frischgewicht. — = nicht untersucht.

	Joule (Kalorien)/g	Wasser-	Protein-	Fett-	Kohlen-	Mineral-
		stoffgehalt	stoffgehalt	stoffgehalt	stoffgehalt	stoffgehalt

Tab. 2a. Energiegehalt in Joule (Kalorien) und Inhaltsstoffgehalt verschiedener als Futtermittel verwendeter animalischer Stoffe.
TG = vom Trockengewicht, sonst vom Frischgewicht. — = nicht untersucht.

Stoff	Untersucher	Joule-(Kcal-)gehalt/g Trockensubstanz		Wasser- gehalt in %	Protein- gehalt in %	Fett- gehalt in %	Kohle- hydrat- gehalt in %	Mineral- stoffgehalt in %
<i>Tenebrio</i> -Larven	Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	28,29	(6,76)	59,6; 63,9	—	—	2,4	—
	Groebbels 1932	—	—	59,7	19,9	14,5	—	—
	Sabel 1969	22,39	(5,35)	61,9	20,8	12,0	1,86	—
	Eiff 1972	—	—	—	21	15,5	6,3	4
	Blem 1973	27,62	(6,60)	—	49 (TG)	—	—	—
	Taitt 1973	25,95	(6,20)	—	—	—	—	—
Ameisenpuppen	Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	26,70	(6,38)	76,0	12,4	—	6,16	—
	Groebbels 1932 (TG)	—	—	14,0	45,9	8,6	—	—
	Eiff 1972	—	—	—	13	3,5	2,5	2
Noctuiden	Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	27,46	(6,56)	63,2	—	—	—	—
andere <i>Lepidoptera</i>	Singh & Yadava 1973	30,39; 25,24	(7,26; 6,03)	—	—	—	—	—
Insekten-Trockenfutter	Eigene Bestimmungen (s. Abschn. 2)	25,24	(6,03)	11,0	48,0	—	4,89	—
	Eiff 1972	—	—	—	47	13	—	6

Abschn. 2.3). Innerhalb eines Versuches oder einer Versuchsserie wurde das Futter immer in gleicher Weise dargeboten.

Als animalische Nahrung wurden neben Ameisenpuppen und Insekten-Trockenfutter vor allem Mehlwürmer und Noctuiden verfüttert. CUMMINGS (1967) zum Beispiel hielt den Nährstoffgehalt von Mehlwürmern nicht für ausreichend, um damit regelmäßig insektenfressende Vögel aufziehen zu können. Nach HOPPE (1968 a, b, 1969) gehen Fuß- und Beindeformationen und Verhaltensstörungen bei reiner Mehlwurm-Fütterung auf Vitaminmangel zurück. Wie Tab. 2 a und vor allem zum Teil umfangreiche Untersuchungen über Inhaltsstoffe von Insekten von z. B. GROEBBELS (1932), SABEL (1969), DOLNIK (1972), EIFF (1972), MORTON (1973), SINGH & YADAVA (1973) und MCCAULEY & TSUMURA (1974) zeigen, stimmen der Energie- und Inhaltsstoffgehalt von Mehlwürmern mit dem anderer Insekten weitgehend überein und werden zum Teil sogar von anderen Insektenarten (Coleopteren, Lepidopteren, Orthopteren; z. B. MORTON 1973, SINGH & YADAVA 1973) übertroffen. Die als Futtermittel verwendeten Noctuiden, Ameisenpuppen und das Insekten-Trockenfutter lagen in ihrem Energie- und Inhaltsstoffgehalt ebenfalls in der gleichen Größenordnung wie bei anderen Insektenarten (Tab. 2 a u. oben). Die verwendeten animalischen Futtermittel sind somit ihrem Energie- und Nährstoffgehalt nach als adäquate und repräsentative Nahrungsstoffe zu betrachten. Mögliche Avitaminosen bei reiner Fütterung von Mehlwürmern wurden durch Vitamingaben ausgeschlossen (Abschn. 2.2). Obwohl omnivore Singvogelarten in sehr hohem Maße Lepidopteren, vor allem deren Larven, fressen (z. B. PFEIFER & KEIL 1959, HOPPE-RAPP 1969), fraßen die Versuchsvögel die beflügelt und mit Schuppenstaub behafteten und tiefgefroren aufbewahrten Noctuiden unserem Eindruck nach nur widerwillig und erst nach langem Klopfen und Bearbeiten. Daß sie ihnen in Auswahlversuchen dennoch — selbst gewohnte — Vegetabilien wie Faulbaumbeeren nicht vorzogen, ist deshalb besonders hoch zu bewerten (Abschn. 3.2).

Bei Verabreichung rationierter Mengen an animalischer Nahrung (Abschn. 3.3) wurde diese Nahrung morgens und mittags gereicht, um Störungen des tagesperiodischen Verhaltens weitgehend zu vermeiden (z. B. REINBERG 1974, NELSON et al. 1975).

In längeren Versuchsserien wurde die Aufnahme animalischer und vegetabilischer Nahrungskomponenten zum Teil nur in mehr oder weniger großen Abständen quantitativ bestimmt. In den dazwischen liegenden Zeiten wurde jedoch vor allem an der Kotfärbung verfolgt, ob Änderungen in der Nahrungswahl auftraten, so daß übersehene Nahrungspräferenz-Änderungen ausgeschlossen werden können.

Bei manchen Versuchsgruppen wurde zwischenzeitlich das Körpergewicht durch ausschließliche Fütterung von Vegetabilien mehr oder weniger stark reduziert. Hier stellt sich die Frage, ob derartig behandelte Versuchsvögel geschädigt worden und für weitere Versuche vorbelastet gewesen sein könnten. FAZZINI & LYONS (1974) stellten an Tauben fest, daß um 30 % im Körpergewicht reduzierte Tiere bei Nahrungsentzug sogar länger überlebten als normalgewichtige Tiere. Dieser Befund

rie wurde das Futter

und Insekten-Trocken-

EMMINGS (1967) zum

für ausreichend, um

Nach HOPPE (1968

störungen bei reiner

und vor allem zum

Insekten von z. B.

(1972), MORTON (1973),

(1974) zeigen, stimmen

dem anderer Insekten

Insektenarten (Coleop-

TH & YADAVA 1973)

seisenpuppen und das

ffgehalt ebenfalls in

ab. 2 a u. oben). Die

gie- und Nährstoff-

betrachten. Mögliche

durch tamingaben

ten in sehr hohem

HEIFER & KEIL 1959,

mit Schuppenstaub

Eindruck nach nur

ß sie ihnen in Aus-

wie Faulbaumbeeren

3.2).

ahrung (Absch. 3.3)

gen des tagesperiodi-

1974, NELSON et al.

und vegetabilischer

großen Abständen

de jedoch vor allem

swahl auftraten, so

werden können.

Körpergewicht durch

stark reduziert. Hier

hädigt worden und

si & LYONS (1974)

erte Tiere bei Nah-

ere. Dieser Befund

spricht gegen eine Schädigung unserer Versuchsvögel durch die im allgemeinen begrenzte Gewichtsreduzierung. Für eine solche Schädigung gab es auch keine Anhaltspunkte.

Bei den Versuchen mit ausschließlicher Fütterung von Vegetabilien starben einige wenige Vögel nach sehr starkem Körpergewichtsabfall (Abschn. 3.3). Es wäre nicht sinnvoll gewesen, die Versuche vor dem möglichen, aber ungewissen Tod der Tiere abubrechen, da dann nicht sicher gewesen wäre, daß die untersuchten omnivoren Singvögel mit den als Futtermittel verwendeten Früchten allein tatsächlich nicht leben können. Den somit bei den durchgeführten Versuchen einkalkulierten Tod der wenigen gestorbenen Versuchsvögel halte ich für vertretbar, da die auf diese Weise erzielten gesicherten Ergebnisse bereits einer großen Zahl von freilebenden Vögeln zugute kamen und künftig sicher vielen weiteren Vögeln nützen werden (Abschn. 4.5).

4.5. Bedeutung der Versuchsergebnisse

Die durchgeführten Versuche ergaben, daß die untersuchten omnivoren Singvögel und damit sicherlich viele weitere Arten mit relativ wenig gehaltvollen Vegetabilien wie Beeren und anderen fleischigen Früchten allein nicht leben können; sie benötigen vielmehr ständig lebensnotwendig animalische Nahrung. Omnivore Zugvögel können demnach, entgegen bisherigen Annahmen, ihr Depotfett nicht allgemein ausschließlich mit womöglich gar bevorzugten Vegetabilien wie Beeren und anderen fleischigen Früchten aufbauen, sondern benötigen ebenfalls, schon zum Konstanthalten des Körpergewichtes, unbedingt animalische Kost. Aus diesen Gründen ist ein möglichst reichhaltiges Angebot an animalischer Nahrung, vor allem an den von Vögeln bevorzugt aufgenommenen Insekten, für omnivore Singvögel unbedingt erforderlich. Damit werden Insektenvernichtungsaktionen aller Art, und zwar nicht nur wegen entstehender Rückstandsprobleme durch unter Umständen verwendete Chemikalien (z. B. BERTHOLD 1973), sondern vor allem auch im Hinblick auf den Entzug lebensnotwendiger Nahrung für Singvögel fragwürdig und müssen neu überdacht werden. Insbesondere großflächige Insektenvernichtungsaktionen in Naturschutzgebieten und wichtigen Rastgebieten für viele Zugvögel, in denen Depotfettbildung stattfinden soll, sind gefährlich, können unter Umständen Zugvögel in großem Umfang schädigen und sollten, wie etwa die geplante „Entmückung der Mittelmeerküste“, unbedingt eingestellt werden (Übersicht: BERTHOLD 1974 b). Die vorliegenden Versuchsergebnisse können als Handhabe zur Einstellung derartiger Aktionen verwendet werden. Das geschah zum Beispiel mit Erfolg in Radolfzell, wo die Stadtverwaltung aufgrund der von uns vorgetragenen Erkenntnisse Mückenbekämpfungsaktionen im Naturschutzgebiet „Vogelfreistätte Mettnau“ gänzlich einstellte, sogar in den an Mücken extrem reichen Jahren 1974 und 1975 (BERTHOLD et al. 1974).

Die durchgeführten Versuche zeigen weiter, daß omnivore Singvögel in Zeiten, in denen animalische Nahrung knapp ist — zum Beispiel im Winterhalbjahr — oder zu Zeiten stark erhöhten Nahrungsbedarfs — zum Beispiel während des Zuges —,

wenn animalische Kost in ausreichender Menge schwer zu beschaffen ist, gut existieren und auch hohe physiologische Leistungen vollbringen können, wenn neben einem erforderlichen minimalen Anteil an animalischer Nahrung geeignete vegetabilische Kost in großem Umfang zur Verfügung steht. Deshalb sollten in Rastgebieten für omnivore Zugvögel und in bevorzugten Überwinterungsgebieten geeignete Pflanzungen mit bei Vögeln beliebten und für Vögel nützlichen Früchten, die im einzelnen noch zu ermitteln sind, in viel stärkerem Maße als bisher angelegt werden, wie das auch schon früher gefordert wurde (z. B. PFEIFER 1973, SZLIVKA & TOPOLA 1975). Ganz besondere Bedeutung kommt hier dem Efeu zu. Wie schon SNOW (1971) betonte, haben Efeubeeren einen besonders hohen Nährwert, der dem animalischer Nahrung ähnelt (Tab. 2), wenngleich auch die untersuchten Versuchsvögel mit Efeubeeren ausschließlich nicht leben konnten (Abschn. 3.3). Ferner stehen die Efeubeeren als fast einzige Frucht im zeitigen Frühjahr zur Verfügung, wenn heimkehrende omnivore Zugvögel oft durch Nachwinterenbrüche schwer gefährdet sind. Efeubeeren werden dann selbst von kleinen Singvögeln wie Mönchsgrasmücken, wie wir im Park von Schloß Möggingen regelmäßig beobachten können, ganz verschluckt (die auch Oliven verschlucken können, z. B. TUTMAN 1969) und dienen Drosseln bis in die Brutzeit hinein als Nahrung, sogar als Nestlingsnahrung (Abschn. 4.2). Efeu sollte daher als hervorragender Nahrungsspender für omnivore Singvögel, vor allem in nachwinterlichen Notzeiten, grundsätzlich in unseren Wäldern und Gehölzen geschützt und durch besondere Vorkehrungen wieder regelmäßig bis zur Fruchtreife gefördert werden.

Für in gemäßigten Breiten überwinternde omnivore Singvögel kann nach den durchgeführten Untersuchungen zum Beispiel bei hoher Schneedecke ein Engpaß in der Versorgung entstehen, wenn ein minimaler Anteil animalischer Nahrung nicht mehr zu beschaffen ist. In solchen Notzeiten kann Schilf als ungemein vielseitiger Überwinterungsplatz von Insekten für viele Vögel zu einer ergiebigen und vielgenutzten Nahrungsquelle werden (z. B. TISCHLER 1943). Zudem sind die im Schilf überwinternden Insekten Grundlage der sich nach dem Winter entwickelnden lebensnotwendigen Nahrung für Insektenfresser und omnivore Arten — zumindest in Feuchtgebieten. Daher sollten Schilfbrände und Schilfmahd entweder gar nicht oder nur nach sorgfältiger Prüfung, wie groß der beim Entfernen von Schilf entstehende Schaden vor allem für die Insekten- und Vogelfauna ist, in entsprechend beschränktem Umfang durchgeführt werden.

4.6. Offene Fragen

Vögel sind — wie andere Tiere auch (z. B. McHUGH et al. 1975) — im allgemeinen offenbar in der Lage, bei geeignetem Angebot ihre Nahrungsaufnahme den physiologischen Erfordernissen („der herrschenden chemischen Stimmung des Organismus“) anzupassen (z. B. KATZ 1948, BROWN 1969). So wird bei relativ schlechter Nahrung entsprechend mehr gefressen (z. B. THOMPSON & GRANT 1968, BARRETT & BAILEY 1972, FISHER 1972, OWEN 1972, TAITT 1973, KENDEIGH 1974). Nach KENDEIGH et al. (1969) ist die Nahrungsaufnahme dem nächtlichen Körpergewichtsverlust propor-

beschaffen ist, gut
n können, wenn
Nahrung geeignete
Deshalb sollten in
Winterungsgebieten
zlichen Früchten,
ls bisher angelegt
1973, SZLIVKA &
u zu. Wie schon
ährwert, der dem
uchten Versuchs-
nn. 3.3). Ferner
zur Verfügung,
einbrüche schwer
geln wie Mönchs-
bachten können,
ETMAN 1969) und
Nestlingsnahrung
er für omnivore
lich in unseren
gen wieder regel-

kann, nach den
cke ein Engpaß
er Nahrung nicht
mein vielseitiger
ügen und vielge-
ad die im Schilf
entwickelnden
en — zumindest
weder gar nicht
von Schilf ent-
in entsprechend

im allgemeinen
ne den physiolo-
es Organismus")
echter Nahrung
RETT & BAILEY
KENDEIGH et al.
verlust propor-

tional. Für die Tannenmeise ist nachgewiesen, daß von verschiedener Nahrung stets soviel aufgenommen wird, daß sich die Energieaufnahme jeweils entspricht (GIBB 1957). Ferner können Vögel aus ähnlicher Nahrung besonders gehaltvolle auswählen (Abschn. 1). Offen ist, ob sie im einzelnen Spezialhunger nach den etwa 40 essenziellen Nahrungsfaktoren (z. B. URICH 1970, SCOTT 1973) entwickeln und dann, wie zum Beispiel Ratten, danach gezielt bestimmte Nahrungsmittel auswählen können, die ihnen in bestimmten Situationen besonders dienlich sind (z. B. KATZ 1948, Aviditätstheorie). Hier ist auch von besonderem Interesse, ob omnivore Vogelarten zum Beispiel animalische und vegetabilische Kost in gewissem Umfang bestimmter Vitamine wegen auswählen (z. B. GROEBBELS 1932, KEAR 1972), zum Beispiel Nachtzieher besonders an Vitamin A reiche Beeren zur Verbesserung der Sehleistung (SUOMALAINEN 1945) und einzelne Pflanzen oder Früchte ganz bestimmter Stoffe wegen aussuchen.

Offen ist ferner, inwieweit physiologisch gesteuerte Nahrungsaufnahme durch besondere Geschmacks- und Farbpräferenzen überlagert werden kann (s. z. B. SCHUSTER 1930, STRESEMANN 1934, KATZ 1948, HAVLIN & FOLK 1965, HARRIMAN 1968, MUELLER 1968, MUELLER & BERGER 1970, 1975, RADFORD 1970, WIEHE 1971, DIESELHORST 1972, KEAR 1972) oder inwieweit Geschmacks- und Farbpräferenzen vor allem Ausdruck bestimmter physiologischer Erfordernisse sind. So ist zum Beispiel vorläufig auch völlig offen, warum in Auswahlversuchen Gartengrasmücken mehr Faulbaumbeeren und Himbeeren, Mönchsgrasmücken aber mehr roten Holunder bevorzugten, letztere selbst dann, wenn sie mit Himbeeren aufgezogen worden waren (Abschn. 3.2).

Ebenso ist unklar, aus welchen Gründen Vögel bestimmte Fettarten bevorzugen (CREUTZ 1968), inwieweit (in der Regel) physiologische Erfordernisse zur Aufnahme von Harn und Kot und zum Fressen von Jungtieren führen (z. B. KATZ 1948, STRAWSKI 1967, CREUTZ 1968) und ob zum Beispiel sehr energiereiche Beeren wie süße Weinbeeren (z. B. WIRTHS 1974) besondere Anziehungskraft auf Vögel haben.

Dann ist zu prüfen, ob die in der vorliegenden Arbeit vorgetragenen Hauptergebnisse, nämlich 1), daß relativ wenig gehaltvolle vegetabilische Nahrung für omnivore Singvögel nur Zusatznahrung ist und 2), daß vor allem Proteinmangel dieser Nahrung zusätzliche animalische Nahrung erforderlich macht, auch für andere Singvogelarten außer den untersuchten und außerdem auch für andere Vogelgruppen Gültigkeit haben. Besonders naheliegend zu untersuchen ist zum Beispiel, ob sich Früchtenahrung für omnivore Singvögel durch Proteinzugaben zu vollwertiger Nahrung aufbessern läßt, ob omnivore Arten an Tagen mit schlechter Witterung und dementsprechend geringem Insektenangebot mehr Vegetabilien fressen oder an ihre Jungen verfüttern als bei gutem Wetter, ob *Bombycilla* mit relativ langem Darm (z. B. CVITANIC 1970) als häufiger Früchtefresser wie Tetraoniden zumindest zeitweilig mit Vegetabilien allein leben kann, ob an Jungvögel immer nur soviel Früchte verfüttert werden, wie diesen zuträglich ist, warum Papageiarten, die für vegetarisch gehalten werden, in Gefangenschaft Fleisch lieben (RISDON 1973), und ob das Erschließen neuer Nahrungsquellen, wie zum Beispiel das bekannte Öffnen von

Tab. 2b. Wie Tab. 2a, jedoch für vegetabilische Stoffe. Die Energiewerte der eigenen Untersuchungen beziehen sich auf das Fruchtfleisch ohne die Samen (Ausnahme: Himbeere).

Stoff	Untersucher	Joule-(Kcal-)gehalt/g Trockensubstanz	Wasser- gehalt in %	Protein- gehalt in %	Fett- gehalt in %	Kohle- hydrat- gehalt in %	Mineral- stoffgehalt in %
Apfel: Bonapfel Ontario	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	17,74 (4,24)	83,7	—	—	—	—
	Eiff 1972	17,7 (4,23)	84,2	—	—	—	—
	Wirths 1974	20,9 (5)	—	0,3 0,3	—	12,6 12	0,4
Efeubeeren <i>Hedera helix</i>	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	29,51 (7,05)	58,3	—	—	—	—
	Snow 1971 (nur Perikarp!)	—	73	5,3	3,4	—	—
Faulbaumbeeren <i>Frangula alnus</i>	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2) (oben: August, unten: Oktober gesammelt)	18,37 (4,39)	76,8; 74,9 64,4	2,3	—	7,0	—
	—	—	—	—	—	—	—
Heckenkirsche <i>Lonicera xylostea</i>	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	17,49 (4,18)	86,6; 86,2	1,1	—	4,9	—
Himbeere <i>Rubus idaeus</i>	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	23,44 (5,60)	84,0; 83,0	1,2	—	5,8	—
	Snow 1971	—	85	2,5	1,4	—	—
	Wirths 1974	16,7 (4)	—	1,3	—	8	—
	Souci et al. 1975	10,79 (2,58)	84,5	1,3	0,3	8,07	—
Holunder: schwarzer <i>Sambucus nigra</i>	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	—	79,8	2,3	—	6,1	—
	Snow 1971	—	90	—	—	—	—
	Souci et al. 1975	10,04 (2,40)	80,9	2,53	0	9,1	—
	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	19,13 (4,57)	86,2; 83,0	1,2	—	1,6	—
roter <i>S. racemosa</i>	—	—	—	—	—	—	—
Weißdorn <i>Crataegus monogyna</i>	Eigene Untersuchungen (s. Abschn. 2)	18,12 (4,33)	65,8	—	—	—	—
	Snow 1971	—	73	1,2	1,0	—	—

Heft 2
1976]

Milchflaschen durch
versorgung, dient.
ren Proteinbedarf
scheint (Abschn. 3
Nahrung verschie
Ferner ist zu unt
zum Beispiel der
der Wasserversorg

Interessante Zus
der Nordhemisphä
südlichen Gebieten
nach Süden (z. B.
ten und Samen in
südlichen Rast- un
1971), zwischen d
genden Energiege
Vögeln (z. B. Sal
jahreszeitlich ände
SHORT et al. 1966,

Wenig untersuc
in der Art der Au
Nahrung mehr K
Fett aufnehmen)
verschiedener Vog

Offen ist, ob
Beispiel durch Sta
eventuell durch e
tungsaktionen ho
werden können.
omnivoren Vogeln
quartier den größ
Schutzzwecken fü
stimmt werden. E
nur anpflanzen, oh
An sich jahresze
und umgekehrt u
sollte versucht w
selbständigen end
schließlich sollten
ten Nahrungsbed
von erhöhter lok
WOOD-GUSH 1973

roter <i>S. racheata</i>	Snow 1971	—	—	90	—	—	—
	Snow et al. 1975	10,04	(2,40)	80,9	2,53	0	9,1
Weißdorn <i>Crataegus monogyna</i>	Eigene Untersuchungen	19,13	(4,57)	86,2; 83,0	1,2	—	1,6
	(s. Abschn. 2)	—	—	—	—	—	—
Weißdorn <i>Crataegus monogyna</i>	Eigene Untersuchungen	18,12	(4,35)	65,8	—	—	—
	(s. Abschn. 2)	—	—	—	—	—	—
	Snow 1971	—	—	73	1,2	1,0	—

Milchflaschen durch Meisen, der Überbrückung von Engpässen, etwa in der Proteinversorgung, dient. Nach GROEBBELS (1932) haben größere Vogelarten einen geringeren Proteinbedarf als kleinere, was sich bei den hier untersuchten Arten zu bestätigen scheint (Abschn. 3.3). In diesem Zusammenhang ist zu prüfen, wieviel animalische Nahrung verschieden große omnivore Singvogelarten lebensnotwendig brauchen. Ferner ist zu untersuchen, ob der Früchteverzehr von omnivoren Vogelarten, wie zum Beispiel der Mönchsgrasmücke, vor allem in Trockenperioden unter Umständen der Wasserversorgung dient (Abschn. 4.2).

Interessante Zusammenhänge bestehen sehr wahrscheinlich in gemäßigten Breiten der Nordhemisphäre zwischen früher Fruchtreife in nördlichen und späterer in mehr südlichen Gebieten und dem allmählichen Vorrücken von Zugvögeln von Norden nach Süden (z. B. SNOW 1971), zwischen relativ geringem Energiegehalt von Früchten und Samen in nördlichen Aufbruchgebieten und höherem Energiegehalt in mehr südlichen Rast- und Überwinterungsgebieten von Zugvögeln (SNOW 1971, PULLIAINEN 1971), zwischen dem mit fortschreitender Jahreszeit abnehmenden Wasser- und steigenden Energiegehalt von Früchten und dem höher werdenden Nahrungsbedarf von Vögeln (z. B. SALO 1973, Tab. 2 b: Faulbaumbeeren) sowie zwischen dem sich jahreszeitlich ändernden Gehalt an Inhaltsstoffen von Pflanzen und Vögeln (z. B. SNOW *et al.* 1966, SZYMOWSKI 1969).

Wenig untersucht sind bisher auch Unterschiede in der Ausnützungsfähigkeit und in der Art der Ausnützung bestimmter Nahrung (wie etwa zwischen Staren, die der Nahrung mehr Kohlehydrate entnehmen, und Hühnern, die aus der Nahrung mehr Fett aufnehmen) und sich daraus ergebenden Konsequenzen in der Nahrungswahl verschiedener Vogelarten (z. B. THOMPSON & GRANT 1968, KENDRICK 1973).

Offen ist, ob wirtschaftliche Schäden durch omnivore Vogelarten wie zum Beispiel durch Stare in Anbaugebieten von Nutzpflanzen (z. B. in Weinbaugebieten) eventuell durch ein hohes (oder zum Beispiel durch Verzicht auf Insektenvernichtungsaktionen hoch gehaltenes) Angebot an animalischer Kost niedrig(er) gehalten werden können. Unbekannt ist noch, welche fruchtenden Sträucher und Bäume omnivoren Vogelarten im Brutgebiet, in Rastgebieten auf dem Zuge und im Winterquartier den größten Nutzen bringen (Abschn. 4.5). Sie sollten, vor allem auch zu Schutzzwecken für Zugvögel, in gründlichen und umfassenden Versuchsserien bestimmt werden. Ebenso ist zu prüfen, welche Vogelarten unter Umständen Früchte nur annippen, ohne sie ganz zu fressen (z. B. RADFORD 1967).

An sich jahreszeitlich sehr stark von animalischer auf vegetabilische Hauptnahrung und umgekehrt umstellenden Arten wie zum Beispiel der Bartmeise (SPITZER 1972) sollte versucht werden zu prüfen, ob Nahrungspräferenz-Änderungen auf einer selbständigen endogenen Periodik, auf circannualer Periodik, beruhen können. Und schließlich sollten weitere geeignete Methoden zur Feststellung physiologisch bedingten Nahrungsbedarfs, möglicherweise zum Beispiel mit Hilfe von Registrierungen von erhöhter lokomotorischer Aktivität bei Mangelerscheinungen (z. B. HUGHES & WOOD-GUSH 1973) entwickelt werden.

Zusammenfassung

1. Für die vorliegende Arbeit über die animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten wurden folgende Fragen untersucht:
 - 1) Gibt es vom Nahrungsangebot unabhängige, also endogen bedingte jahreszeitlich wechselnde Präferenzen für animalische und vegetabilische Nahrung?
 - 2) Wenn ja, stehen derartige Präferenzen in Beziehung zu bestimmten jahresperiodischen Vorgängen, insbesondere zu Hyperphagie und Depotfettbildung?
 - 3) Bestehen in den Präferenzen Unterschiede zwischen ausgeprägten und weniger ausgeprägten Zugvögeln sowie Standvögeln?
 - 4) Welche Nahrungskomponenten werden im einzelnen bevorzugt?
 - 5) Welche physiologische und ökologische Bedeutung haben solche Präferenzen?
 - 6) Was geschieht, wenn nur animalische oder vegetabilische Nahrung zur Verfügung steht?
2. Die Versuche wurden von 1971—1975 an insgesamt 233 zum Teil handaufgezogenen, zum Teil gefangenen Vögeln durchgeführt, und zwar an ausgeprägten Zugvögeln (*Sylvia borin*, n = 87), weniger ausgeprägten Zugvögeln (*S. atricapilla*, n = 98), an Teilziehern (*Erethacus rubecula*, n = 30, *Turdus merula*, n = 8) und Standvögeln (*Passer montanus*, n = 10) (Abschn. 2.1).
3. Als Futtermittel wurden an animalischer Nahrung *Tenebrio*-Larven, Ameisenpuppen, Noctuiden und ein Insekten-Trockenfutter verwendet, an vegetabilischer Nahrung eine Reihe von verschiedenen Früchten und Samereien (Abschn. 2.2). Das Futter wurde zum Teil frisch, zum Teil nach Tiefkühlung verwendet. Die Nahrungskomponenten wurden für die Versuche ausgewogen oder/und ausgezählt (Abschn. 2.3). Von den verschiedenen Futtermitteln wurden Energie- und Inhaltsstoffe bestimmt und aus der Literatur zusammengestellt (Abschn. 3.4), und ihre Eignung für die Versuche wurde ausführlich geprüft (Abschn. 4.4).
4. Die gestellten Fragen wurden in langfristigen Prüfungen, im wesentlichen an handaufgezogenen Vögeln, und in kurzfristigen Versuchen, vor allem an Fänglingen, bearbeitet. Die Versuche wurden zum Teil unter natürlichen, zum Teil unter konstanten Lichtbedingungen durchgeführt.
5. Ergebnisse
 - 5.1. Nachweis von Jahresperiodik der Nahrungswahl (Abschn. 3.1)
 - 1) Bei *Sylvia borin* und *S. atricapilla* konnte — erstmals bei Vögeln — unter konstanten Bedingungen bei gleichbleibendem Nahrungsangebot ein spontaner regelmäßiger Wechsel in den Anteilen aufgenommener animalischer und vegetabilischer Nahrung nachgewiesen werden. Diesem Wechsel dürfte eine endogene Periodik zugrundeliegen. Offen ist, ob dafür eine eigene circannuale Periodik verantwortlich ist.
 - 5.2. Auswahl zwischen animalischer und vegetabilischer Nahrung (Abschn. 3.1, 3.2)
 - 1) *Sylvia borin*, *Erethacus rubecula* und *Turdus merula* bevorzugten in keinem Versuch und zu keiner Jahreszeit vegetabilische vor animalischer Nahrung.
 - 2) *Sylvia atricapilla* bevorzugte regelmäßig in einem Zeitabschnitt, der mit Teilen der Jugendmauser, der Zugruhe des ersten Wegzugs und zum Teil mit der Wintermauser zusammenfiel, Vegetabilien. Die Bedeutung dieser Präferenz ist offen. Bei der am eingehendsten untersuchten *S. borin* fiel der relativ stärkste Verzehr von Vegetabilien in die Zeit der Wintermauser.

- 3) *Passer m...*
in den a
und keine
- 4) Hyperph...
im wesentl
nahme an
- 5) Frisch ge...
bevorzugt
Larven, a
sche Na
zeigten T
- 5.3. Auswahl zw...
- 1) *Sylvia b...*
Faulbaum
hingegen
wenn die
- 2) *Erethacus...*
kehlichen
- 5.4. Fütterung v...
- 1) *Sylvia b...*
selbst be
Ablauf j
- 5.5. Fütterung v...
- 1) Bei Füt...
S. atricapilla
Versuch
niedrige
wenn ni
- 2) Die Ges...
chieden
- 3) Bei aus...
gefressen
und die
- 4) Angebo...
Einfluss
- 5.6. Ergebnisse
tabilisch
- 1) Bei Zus...
von Ve
- 2) Die Un...
von Fr
- 3) Bei Sy...
Zufütter...
wichts,
E. rubecula

- 3) *Passer montanus* bevorzugte regelmäßig Sämereien vor *Tenebrio*-Larven und zeigte in den aufgenommenen Anteilen animalischer und vegetabilischer Nahrung wenig und keine systematischen Änderungen im Jahresablauf.
- 4) Hyperphagie bei Depotfettbildung — auch während der Zugzeit — beruhte stets im wesentlichen auf verstärkter Aufnahme von animalischer Kost, und die Aufnahme an vegetabilischer Nahrung ging zu dieser Zeit regelmäßig zurück.
- 5) Frisch gefangene Vögel von *Sylvia borin*, *S. atricapilla* und *Erithacus rubecula* bevorzugten spontan ungewohnte animalische Kost (je nach Versuch *Tenebrio*-Larven, Ameisenpuppen, Insekten-Trockenfutter) und zum Teil unbeliebte animalische Nahrung (Noctuiden) vor bekannter vegetabilischer Früchtenahrung oder zeigten Tendenzen hierzu.

5.3. Auswahl zwischen verschiedener vegetabilischer Nahrung (Abschn. 3.2.2)

- 1) *Sylvia borin* bevorzugte von verschiedenen angebotenen Früchten die Beeren vom Faulbaum *Frangula alnus* und von der Himbeere *Rubus idaeus*, *Sylvia atricapilla* hingegen mehr die Beeren vom roten Holunder *Sambucus racemosa*; letztere auch, wenn die Vögel teilweise mit Früchten von *Rubus idaeus* aufgezogen wurden.
- 2) *Erithacus rubecula* präferierte keine bestimmte Frucht, auch nicht sogenanntes „Rotkehlchenbrot“ — die Frucht von *Evonymus europaeus*.

5.4. Fütterung von rein animalischer Nahrung (Abschn. 3.3.1)

- 1) *Sylvia borin* zeigte bei rein animalischer Ernährung (unter Zugabe von Vitaminen) selbst bei einer Versuchsdauer von neun Monaten Normalverhalten und normalen Ablauf jahresperiodischer Vorgänge.

5.5. Fütterung von rein vegetabilischer Nahrung (Abschn. 3.3.2)

- 1) Bei Fütterung von Beeren und anderen fleischigen Früchten ging bei *Sylvia borin*, *S. atricapilla*, *Erithacus rubecula* und *Turdus merula* das Körpergewicht vom ersten Versuchstag an kontinuierlich und stark zurück und erreichte sehr bald so abnorm niedrige Werte, daß die Vögel einen kranken Eindruck machten und gestorben wären, wenn nicht animalische Nahrung zugefüttert worden wäre.
- 2) Die Geschwindigkeit der Abnahme des Körpergewichts war bei Fütterung von verschiedenen Früchten nicht verschieden.
- 3) Bei ausschließlicher Fütterung von Vegetabilien wurde zunächst allgemein wenig gefressen, und das Gewicht fiel relativ rasch ab, dann stieg die Nahrungsaufnahme, und die Gewichtsabnahme verlangsamte sich.
- 4) Angebot oder Entzug von Trinkwasser hatte (bei *Sylvia atricapilla* getestet) keinen Einfluß auf die Menge aufgenommener Früchte.

5.6. Ergebnisse über die physiologische und ökologische Bedeutung animalischer und vegetabilischer Nahrung (Abschn. 3.3, 4)

- 1) Bei Zufütterung von animalischer Nahrung nahm das bei ausschließlicher Fütterung von Vegetabilien reduzierte Körpergewicht stets sogleich wieder zu.
- 2) Die Ursache für die beobachtete Gewichtsabnahme bei ausschließlicher Fütterung von Früchten ist wahrscheinlich der zu geringe Proteingehalt der Früchte.
- 3) Bei *Sylvia borin* und *Erithacus rubecula* reichte bei *ad lib.* Früchtfütterung eine Zufütterung von ca. 3 g *Tenebrio*-Larven/Tag zur Konstanthaltung des Körpergewichts, bei *Turdus merula* von etwa 2–3 g, die bei *S. borin* etwa 16%, bei *E. rubecula* etwa 19% und bei *T. merula* 3–4% des Körpergewichts ausmachten.

- 4) Die untersuchten ziehenden Arten bevorzugten zur Zugzeit im Versuch ganz allgemein animalische Nahrung, und vegetabilische Nahrung trat bei ihnen zumindest zu dieser Zeit stark zurück. Diese Befunde und die Beobachtung, daß die untersuchten omnivoren Singvogelarten mit Beeren und anderen fleischigen Früchten nicht einmal ihr Körpergewicht halten können (s. oben 5.5), geschweige denn Depotfett bilden können, entkräften die Hypothese, nach der sich Singvögel zur Zugzeit auf Früchtenahrung umstellen sollen, um auf diese Weise die Depotfettbildung zu ermöglichen oder zu beschleunigen.
- 5) Es wird gefolgert 1), daß die untersuchten Beeren und fleischige Früchte fressenden omnivoren Singvogelarten lebensnotwendig auf animalische Nahrung angewiesen sind und 2), daß die vegetabilische Nahrung für sie vor allem sekundäre oder Zusatznahrung aus ökonomischen Gründen ist. Die Zusatznahrung wird — exogen bedingt — einmal erforderlich, wenn animalische Nahrung (in Notzeiten) knapp ist, und zum anderen in Zeiten besonders hohen Nahrungsbedarfs, wenn animalische Nahrung in ausreichendem Maße nur mit übermäßigem Aufwand zu beschaffen wäre. Diese Folgerungen werden durch eine Vielzahl von Beobachtungen und Daten aus dem Freiland und aus dem Labor überzeugend gestützt, die in 1)–5) auf S. 181–186 aufgeführt sind.
- 6) Zusätzliche Aufnahme von Vegetabilien ermöglicht es omnivoren Singvögeln — wenigstens bei reichlichem Angebot an Vegetabilien — unter anderem in gemäßigten Breiten zu überwintern und somit frühzeitig am Brutplatz zu sein, sich auch bei nicht übermäßigem Angebot an animalischer Nahrung auf weitführenden Zug vorzubereiten und Junge in späten Bruten aufzuziehen.

5.7. Allgemeine Bedeutung der Ergebnisse und Hinweise (Abschn. 4)

- 1) Die gewonnenen Ergebnisse machen es erforderlich, Insektenvernichtungsaktionen grundsätzlich neu zu überdenken, da sie bei der nunmehr bekannten primären Bedeutung der animalischen Nahrung zu gefährlichen Nahrungsverknappungen für omnivore Singvögel führen können.
- 2) Für omnivore Singvögel kann das Nichterreichen von animalischer Nahrung vor allem im Winter zu einem gefährlichen Engpaß in der Ernährung werden. Deshalb sollte vor allem Schilf als hervorragende Quelle für Insektennahrung für viele omnivore (und insektivore) Arten grundsätzlich geschont werden.
- 3) In Rast- und Überwinterungsgebieten omnivorer Zugvögel sollten in stärkerem Umfang als bisher geeignete fruchtende Sträucher angepflanzt werden, deren Früchte wichtige Zusatznahrung bieten. Zunächst sind geeignete Pflanzen zu bestimmen.
- 4) Vor allem Efeu *Hedera helix* sollte wegen seiner Beeren, die eine besonders wertvolle Zusatznahrung für omnivore Arten in Notzeiten darstellen, geschützt, wieder mehr verbreitet und seine Fruchtreife sollte wieder mehr ermöglicht werden.
- 5) In Abschn. 4.4 werden mögliche Fehlerquellen bei der Durchführung der Versuche und die Möglichkeit der Verallgemeinerung der erzielten Ergebnisse ausführlich erörtert.
- 6) In Abschn. 4.6 werden sich aus den vorliegenden Ergebnissen ergebende offene Fragen zusammengestellt. Hier ist unter anderem vor allem zu prüfen, inwieweit wirtschaftliche Schäden durch omnivore Singvögel in Pflanzungen durch ein nicht reduziertes oder erhöhtes Angebot an animalischer Nahrung vermindert werden könnten.

Animal and annual perio

1. In the paper pr
investigated:
 - 1) Are there sec
independent o
 - 2) If so, are such
especially to h
 - 3) Are there diff
and non-migra
 - 4) Which compo
 - 5) What is the ph
 - 6) What happens.
2. The experiments
and trapped expa
migrants (*S. atric*
and 10 non-migra
3. The types of food
insect-fodder as a
foodstuffs (sect. 2
The individual co
counted (sect. 2.3)
determined and c
ments was tested
4. The questions rai
birds, and in the
under natural and
5. Results
- 5.1. Proof of annual p
 - 1) *Sylvia borin* a
supply showed
vegetable food
an endogenous
- 5.2. Preferences for an
 - 1) *Sylvia borin*,
to animal food
 - 2) *Sylvia atricap*
parts of the ju
and partly wi
In the most ca
tables coincide
 - 3) *Passer montan*
no systematic
during the seas

2) With support by th

Summary

Animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds: annual periodicity, food preferences, physiological and ecological significance^{*)}

1. In the paper presented the following questions about omnivorous songbirds were investigated:
 - 1) Are there seasonally changing preferences in animal and vegetable foodstuffs, independent of food supply, i. e., endogenously controlled?
 - 2) If so, are such preferences related to special seasonal changes in the birds' physiology, especially to hyperphagia or fat deposition?
 - 3) Are there differences in the preferences between typical and less typical migrants and non-migrating birds?
 - 4) Which components of nutrition were preferred?
 - 5) What is the physiological and ecological significance of such preferences?
 - 6) What happens, if only animal or vegetable food is available?
2. The experiments were carried out from 1971—1975 with a total of 233 handraised and trapped experimental birds: 87 typical migrants (*Sylvia borin*), 98 less typical migrants (*S. atricapilla*), 38 partial migrants (30 *Erithacus rubecula*, 8 *Turdus merula*) and 10 non-migrating birds (*Passer montanus*) (sect. 2.1).
3. The types of food used were: *Tenebrio*-larvae, ant pupae, *Noctuidae* and a commercial insect-fodder as animal foodstuffs; and a series of different fruits and seeds as vegetable foodstuffs (sect. 2.2). Some of the feed was used fresh and some after deep freezing. The individual components of the diets in the experiments were weighed out or/and counted (sect. 2.3). The caloric values and ingredients of the different materials were determined and compiled from literature (sect. 3.4) and their suitability for the experiments was tested (sect. 4.4).
4. The questions raised were investigated in the long-term experiments with hand-raised birds, and in the short-term experiments with trapped birds. They were carried out under natural and constant light conditions.
5. Results
 - 5.1. Proof of annual periodicities of food preferences (sect. 3.1)
 - 1) *Sylvia borin* and *S. atricapilla*, under constant conditions and with a constant food supply showed regular spontaneous changes in the ingested amounts of animal and vegetable foodstuffs — for the first time in birds. These changes might be based on an endogenous periodicity. Perhaps, a circannual periodicity may be responsible.
 - 5.2. Preferences for animal and vegetable food (sect. 3.1, 3.2)
 - 1) *Sylvia borin*, *Erithacus rubecula* and *Turdus merula* did not prefer vegetable food to animal food in any experiment or at any season.
 - 2) *Sylvia atricapilla* regularly favoured vegetables in a period which coincided with parts of the juvenile molt, the migratory restlessness of the first autumn migration and partly with the winter molt. The significance of this preference is not certain. In the most carefully investigated species, *Sylvia borin*, the highest intake of vegetables coincided with the winter molt.
 - 3) *Passer montanus* regularly preferred seeds to *Tenebrio*-larvae and showed few and no systematic changes in the ingested amounts of animal and vegetable foodstuffs during the seasons.

^{*)} With support by the DFG (SPP „Biologie der Zeitmessung“)

- 4) Hyperphagia during fat deposition and migratory periods was accompanied by an intensified intake of animal food whereas the intake of vegetables regularly decreased at that time.
- 5) Freshly trapped specimen of *Sylvia borin*, *S. atricapilla* and *Erithacus rubecula* immediately developed preferences for unfamiliar animal foods (depending on the experiment *Tenebrio*-larvae, ant pupae, commercial insect-fodder) and even unpopular animal food (*Noctuidae*) was to a certain extent preferred to well known fruits.

5.3. Preference of different vegetable food (sect. 3.2.2)

- 1) *Sylvia borin* preferred berries of *Frangula alnus* and *Rubus idaeus*. *S. atricapilla* favoured berries of *Sambucus racemosa* more, even when the birds had been hand-raised with fruits of *Rubus idaeus*.
- 2) *Erithacus rubecula* did not prefer any special fruit, not even the so-called „bread of the robin“ — the fruits of *Evonymus europaeus*.

5.4. Exclusive feeding of animal food (sect. 3.3.1)

- 1) When fed exclusively with animal foodstuffs (and vitamins), *Sylvia borin* showed no alterations in behavior or the course of annual processes in a nine month experiment.

5.5. Exclusive feeding of vegetable food (sect. 3.3.2)

- 1) Feeding berries and other pulpy fruits to *Sylvia borin*, *S. atricapilla*, *Erithacus rubecula* and *Turdus merula* resulted in a continuous and strong decline of the body weight from the first experimental day on. The body weight reached abnormally low values quickly, so that the birds became ill and died if no additional animal food was fed.
- 2) The rapidity of body weight decline was not altered when different fruits were fed.
- 3) Exclusive feeding of fruits was characterized at first by a low intake and relatively rapid weight loss and then later an increased intake and a slower weight loss.
- 4) The supply of drinking water (tested in *Sylvia atricapilla*) did not effect the amount of fruits ingested.

5.6. Results on the physiological and ecological significance of animal and vegetable food (sect. 3.3.3, 4)

- 1) Subsequent feeding of animal foodstuffs resulted in an increase of the body weight which had been reduced by the exclusive feeding of fruits.
- 2) The observed weight loss in the case of exclusive feeding of fruits is probably caused by a lack of protein intake.
- 3) For *Sylvia borin* and *Erithacus rubecula* fed *ad lib.* on fruits, a supplement of only 3 g *Tenebrio*-larvae/day was sufficient for maintenance of body weight. For *Turdus merula* about 2–3 g was necessary (that is about 16, 19 and 3–4 % respectively of the body weights).
- 4) The migratory species investigated, preferred principally animal foodstuffs during the periods of migration, when the intake of vegetable foodstuffs was simultaneously decreased. That held true for typical as well as for less typical migrants. These findings (and the observation that the investigated omnivorous songbirds were not able to maintain body weight, s. 5.5 above, much less to deposit fat when fed exclusively on berries and other pulpy fruits) refutes the hypothesis that songbirds shift to feeding on fruits in the migratory periods in order to render or to accelerate fat deposition.

- 5) It is conc...
and other...
foodstuffs...
mentary...
demands...
efforts. T...
the wild...
- 6) If the fru...
songbirds...
good time...
of late bro...

5.7. General signi...

- 1) With resp...
animal foo...
be further...
- 2) The lack...
omnivorous...
major sour...
- 3) In stopove...
which are...
Suitable pl...
- 4) Ivy *Hede...*
species sh...
- 5) In sect. 4...
possibilities...
- 6) In sect. 4...
other quest...
plantations...
increased st...

ALLEN, J. A., & B. ...
Nature 220: 501—5...
à l'étude de la bio...
277: 1787—1790. •
Microcebus murinus...
& K. LANG (1975)...
New York. • BAIRD...
210. • BARNETT, I...
Large) for turkey p...
(1972): Influence o...
J. Wildlife Managem...
rung des Teichhuhn...
BEEVER, D. E., S. B...
perennial ryegrass...
Tierernährung. Aka...
schichte der Vögel...
Physiologie des Vo...
Berlin & Hamburg...
Vorboten des „Stru...

- 5) It is concluded 1) that for the investigated omnivorous songbirds, feeding on berries and other pulpy fruits animal foodstuffs is a vital necessity and 2) that vegetable foodstuffs is a secondary or supplementary food for economic reasons: This supplementary food is necessary if animal food is scarce or in periods of high nutritive demands if animal food in sufficient quantities can only be obtained with excessive efforts. These conclusions are convincingly supported by observations and data from the wild and the laboratory which are dealt with in 1)—5) on pp. 181—186.
- 6) If the fruits are in ample supply, additional feeding on fruits enables omnivorous songbirds to winter in higher latitudes and thus to be at the breeding places in good time, and to get ready for migration in autumn and to rear successfully young of late broods even though the supply of animal food is only moderate.

5.7. General significance of the results and points (sect. 4)

- 1) With respect to the results obtained and to the now well known primary nature of animal food as foodstuffs for omnivorous songbirds, exterminations of insects should be further considered because they can lead to dangerous food shortage.
- 2) The lack of animal food, especially in winter, can lead to a dietary deficiency in omnivorous songbirds. Hence, reed should be preserved on principle because it is a major source of insect food for many omnivorous (and insectivorous) species.
- 3) In stopover places and winter quarters of omnivorous species, bushes with fruits which are suitable as supplementary food should be planted in a greater extent. Suitable plants need first to be determined.
- 4) Ivy *Hedera helix* whose berries are a valuable supplementary food for omnivorous species should be protected and planted in certain areas.
- 5) In sect. 4.4 the carrying-through of the experiments, possible sources of errors and possibilities of the generalization of the results obtained are discussed in detail.
- 6) In sect. 4.6 open questions arising from the results obtained are compiled. Among other questions, it is important to determine whether the agricultural damages to plantations by omnivorous songbirds can be diminished by an unreduced or increased supply of animal food.

Literatur

- ALLEN, J. A., & B. C. CLARKE (1968): Evidence for apostatic selection by wild passerines. *Nature* 220: 501—502. • ANDRIANTSIFERANA, R., & T. RAHANDRAHA (1973 a): Contribution à l'étude de la biologie de *Microcebus murinus* élevé en captivité. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277: 1787—1790. • Ders. (1973 b): Variation saisonnière du choix alimentaire spontané chez *Microcebus murinus*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277: 2025—2028. • BÄSSLER, K.-H., W. FERL & K. LANG (1975): Grundbegriffe der Ernährungslehre. Springer, Berlin, Heidelberg & New York. • BAIRLEIN, F. (1975): Haussperlinge fressen Blüten. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14: 210. • BARNETT, B. D. (1975): Toxicity of pokeberries (fruit of *Phytolacca americana* Large) for turkey poults. *Poultry Sci.* 54: 1215—1217. • BARRETT, M. W., & E. D. BAILEY (1972): Influence of metabolizable energy on condition and reproduction of pheasants. *J. Wildlife Managem.* 36: 12—23. • BECKER, P. (1975): Zum Nahrungserwerb und zur Nahrung des Teichhuhns (*Gallinula chloropus*) im Winter. *Vogelkdl. Ber. Niedersachs.* 7: 63. • BEEVER, D. E., S. B. CAMMELL & A. WALLACE (1974): The digestion of fresh frozen and dried perennial ryegrass. *Proc. Nutrition Soc.* 33: 73 A—74 A. • BERGNER, H. (1970): Tierernährung. Akademie-Verlag, Berlin. • BERNDT, R., & W. MEISE (1959): Naturgeschichte der Vögel Bd. 1. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. • BERTHOLD, P. (1971): Physiologie des Vogelzugs. In: E. Schüz: Grundriß der Vogelzugkunde, 257—299. Parey, Berlin & Hamburg. • Ders. (1973): Fortschreitende Rückgangerscheinungen bei Vögeln: Vorboten des „Stummen Frühlings“. *Mitt. Max-Planck-Ges.*: 18—33. • Ders. (1974 a):

Endogene Jahresperiodik — Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. Konstanzer Universitätsreden Nr. 69. Universitätsverlag, Konstanz. • Ders. (1974 b): Die gegenwärtige Bestandsentwicklung der Dorngrasmücke (*Sylvia communis*) und anderer Singvogelarten im westlichen Europa bis 1973. Vogelwelt 95: 170—183. • Ders. (1975 a): Migration: Control and metabolic physiology. In: Avian Biology (herausgeg. v. D. S. FARNER & J. R. KING). Vol. 5: 77—128, Academic Press, New York & London. • Ders. (1975 b): Migratory fattening: endogenous control and interaction with migratory activity. Naturwiss. 62: 399. • Ders. (1976 a): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. J. Orn. 117: 1—69. • Ders. (1976 b): Über den Einfluß der Nestlingsnahrung auf die Jugendentwicklung, insbesondere das Flügelwachstum, bei der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. Vogelwarte 28 (im Druck). • BERTHOLD, P., & H. BERTHOLD (1973): Jahreszeitliche Änderungen der Nahrungspräferenz und deren Bedeutung bei einem Zugvogel. Naturwiss. 60: 391—392. • BERTHOLD, P., E. GWINNER & H. KLEIN (1970): Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. Vogelwarte 25: 297—331. • BERTHOLD, P., E. GWINNER, H. KLEIN & P. WESTRICH (1972): Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Z. Tierpsychol. 30: 26—35. • BERTHOLD, P., & R. SCHLENKER (1975): Das „Mettnau-Reit-Ilmitz-Programm“ — ein langfristiges Vogelfangprogramm der Vogelwarte Radolfzell mit vielfältiger Fragestellung. Vogelwarte 28: 97—123. • BERTHOLD, P., S. SCHUSTER & G. THIELCKE (1974): Naturschutzgebiet Vogelfreistätte Mettnau Bodensee. (Herausg. Deutscher Bund für Vogelschutz, Landesverband Baden-Württemberg). • BIEBACH, H. (1974): Physiologische Anpassung der Amsel (*Turdus merula*) an den Winter. Diss. Univ. München, 1—53. • BIRD, R. D., & L. B. SMITH (1964): The food habits of the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) in Manitoba. Canad. Field Naturalist 78: 179—186. • BLAIR, R. (1974): Evaluation of dehydrated poultry waste as a feed ingredient for poultry. Feder. Proc. 33: 1934—1936. • BLEM, C. R. (1973): Laboratory measurements of metabolized energy in some passerine nestlings. Auk 90: 895—897. • BODENSTEIN, G. (1953): Zur Winternahrung des Buchfinken, des Stars, der Amsel und des Rotkehlchens. Orn. Mitt. 5: 134. • BÖSENBERG, K. (1964): Sind beim Haussperling (*Passer domesticus*) jahreszeitlich bedingte Schwankungen im Bedarf an Weizen festzustellen? Schr. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Nordrhein-Westfalen, Heft 1: 85—89. • BOYLE, G. (1970): Song thrush eating bird faeces. Brit. Birds 63: 178. • BRACKBILL, H. (1952): Starlings, *Sturnus vulgaris*, catching insects on the wing. Auk 69: 88—89. • BRENSING, D. (1976): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet. Vogelwarte 28 (im Druck). • BROCKHUSEN, F. VON, & E. CURJO (1975): Die innerartliche Variabilität der Beutewahl beuteerfährungsloser *Anolis*. Experientia 31: 45. • BROWN, R. G. (1969): Seed selection by pigeons. Behaviour 34: 115—131. • BRUNS, H., & A. HABERKORN (1960): Beiträge zur Ernährungsbiologie des Stars (*Sturnus vulgaris*). Orn. Mitt. 12: 81—103. • BÜRKLI, W. (1973): Tannenmeisen legen im Winter Vorräte von Zuckmücken an. Orn. Beob. 70: 135—136. • BUTLIN, S. M. (1975): House sparrow feeding bean flowers to nestlings. Brit. Birds 68: 516—517. • CAPRETTA, P. J. (1969): The establishment of food preferences in chicks *Gallus gallus*. Animal Behaviour 17: 299—331. • CILLY, V. K., G. N. LODHI & J. S. ICHHPONANI (1973): Influence of climatic conditions on protein and energy requirements of poultry. 1. Effect of different levels of protein and energy on the performance of starter chicks. Indian J. Animal Sci. 43: 408—416. • CREUTZ, G. (1968): Wert und Ziel der Ernährungsuntersuchungen bei Vögeln. Falke 15: 226—229, 260—263. • CUGNASSE, J.-M. (1973): Comportements commensaux chez le Rougegorge et le Moineau domestique. Alauda 41: 318—319. • CUMMINGS, W. D. (1967): Diet deficiency resulting from rearing insectivorous birds on mealworms and maggots. Avicult. Mag. 73: 46—47. • CUNNINGHAM, F. E., & G. A. LILLICH (1975): Influence of feeding dehydrated poultry waste on broiler growth, and meat flavor, and composition. Poultry Sci. 54: 860—865. • CVITANIC, A. (1970): Dužina crijeva u odnosu na dužinu

tijela te ishranu nekih (1966): Prilog poznavanja G., R. BLEYER & A. spontaneous nutrient Chronobiol. 1: 323. • et acceptabilité des 159—177. • DECKE Wittenberg Luthersta (Fauvette à tête noir Farbenwahl durch V during the rearing of BLYUMENTAL (1964): 280—301. • EBLE, H. Brehm, *Turdus merula*. EIFF, O. (1972): N 70—71. • EISFELD, Pirsch 27: 12. • ELI (Spizella arborea arb Diss. Abstr. 26: 7509 mücke (*Sylvia commun 32: 275—307. • Ders. Lath.) in einem Gebi Ders. (1975): Zum N (Phoenicurus phoenice rungstauen und Au Mitt. 25: 188. • ERAB rubecula (L.) à Païd ERIKSSON, K. (1970): montifringilla. Stern winter pheasant food (1974): Adaptation 3: 131—132. • FISHER D. S. FARNER & J. R. FRY, C. H. (1967): I W. (1973): Amseln al ments and other ob BLOTZHEIM, U. (1973 70: 183—184. • GOR on food selection by GROEBBELS, F. (1952 Composition of food 287—311. • GRÜN, C. Passer montanus (L.) vorous Birds 8: 24— Acad. Sci. Lomiank characteristics of jackp nagem. 36: 80—87. sus migratory habi HAENSCHKE, W. (1972 Mitt. 20: 171. • HAR cowbirds, starlings, a HARTEY, P. H. (197 HAVLIN, J., & C. F.*

jahreszeitlichen
69. Universitäts-
tag der Dorngras-
Europa bis 1973.
abolic physiology.
—128, Academic
ous control and
): Methoden der
ng. J. Orn. 117:
ugendentwicklung,
pilla. Vogelwarte
Änderungen der
60: 391—392. •
ung der Jugend-
äger ausgeprägten
FINNER, H. KLEIN
bei Garten- und
30: 26—35. •
rogramm" — ein
er Fragestellung.
74): Naturschutz-
schutz, Landes-
Anpassung der
BIRD, R. D., &
us phoeniceus) in
: Evaluation of
3: 1934—1936. •
in some passerine
g des Buchfinken,
BERG, K. (1964):
kungen im Bedarf
flüge Nordrhein-
faeces. Brit. Birds
ects, on the wing.
gen an Zugvögeln
• BROCKHUSEN.
beuteerfahrungs-
vögelns. Behaviour
arungsbiologie des
annenmeisen legen
LIN, S. M. (1975):
• CAPRETTA, P. J.
mal Behaviour 17:
uence of climatic
ifferent levels of
Animal Sci. 43:
ngen bei Vögeln.
ents commensaux
CUMMINGS, W. D.
mealworms and
(1975): Influence
and composition.
odnosu na dužinu

tijela te ishranu nekih ptičijih vrsta. Larus 21—22: 181—190. • CVITANIC, A., & P. NOVAK (1966): Prilog poznavanju ishrane ptica u Srednjoj Dalmaciji. Larus 20: 80—100. • DEBRY, G., R. BLEYER & A. REINBERG (1973): Circadian, circaseptan and circannual rhythms in spontaneous nutrient and calorie intake of 4 ± 1.5 -year-old healthy children. Internat. J. Chronobiol. 1: 323. • DEBRY, G., B. POULLAIN & R. E. BLEYER (1975): Valeur nutritionnelle et acceptabilité des protéines de soja en alimentation humaine. Ann. Nutr. Alim. 29: 159—177. • DECKERT, G. (1968): Der Feldsperling. Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. • DELEUIL, R. (1952): Note bromatologique sur *Sylvia a. atricapilla* (Fauvette à tête noire). Bull. Tunis 5: 181—183. • DIESELHORST, G. (1972): Becren und Farbenwahl durch Vögel. J. Orn. 113: 448—449. • DOLNIK, V. R. (1972): Energy balance during the rearing of chaffinch nestlings. Ekologiya 3: 43—47. • DOLNIK, V. R., & T. I. BLYUMENTAL (1964): The bioenergetics of bird migrations. Successes Mod. Biol. 58: 280—301. • EBLE, H. (1963): Ernährungsbiologische Untersuchungen an *Turdus philomelos* Brehm, *Turdus merula* L. und *Sturnus vulgaris* L. Wiss. Z. Univ. Halle 12: 211—234. • EIFF, O. (1972): Neuartige Wege in der Weichfresser-Fütterung. Gefiederte Welt 96: 70—71. • EISEL, D. (1975): Wieviel Eiweiß brauchen Reh und Hirsch im Winter? Pirsch 27: 12. • ELLEN, W. M. (1965): Energy and nitrogen balance in the tree sparrow (*Spizella arborea arborea*) as affected by dietary protein, photoperiod, and temperature. Diss. Abstr. 26: 7509—7510. • EMMERICH, R. (1973): Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* Lath.) in einem Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee. Zool. Abh. 32: 275—307. • DERS. (1974): Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* Lath.) in einem Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee. II. Teil. Zool. Abh. 33: 9—31. • DERS. (1975): Zum Nahrungsspektrum und zur Ernährungsbiologie des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus* L.). Beitr. Vogelkde. 21: 102—110. • ENGLER, H. (1973): Nahrungstauchen und Aufnahme von Vogelkot bei der Teichralle (*Gallinula chloropus*). Orn. Mitt. 25: 188. • ERARD, C. (1966): Sur les mouvements migratoires du Rougegorge *Eritacus rubecula* (L.) à l'aide des données du fichier de baguage français. Oiseau 36: 4—51. • ERIKSSON, K. (1970): Wintering and autumn migration ecology of the brambling, *Fringilla montifringilla*. Sterna 9: 77—90. • ERRINGTON, P. L. (1937): Emergency values of some winter pheasant foods. Trans. Wisconsin Acad. 30: 57—68. • FAZZINI, D., & J. E. LYONS (1974): Adaptation to prolonged food deprivation in the pigeon. Bull. Psychonomic Soc. 3: 131—132. • FISHER, H. (1972): The nutrition of birds. In: Avian Biology (herausgeg. v. D. S. FARNER & J. R. KING), Vol. 2: 431—469. Academic Press, New York & London. • FRY, C. H. (1967): Lipid levels in an intratropical migrant, Ibis 109: 118—120. • FUCHS, W. (1973): Amseln als Pilzfresser. Vögel der Heimat 44: 10. • GIBB, J. (1957): Food requirements and other observations on captive tits. Bird Study 4: 207—215. • GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1973): Hartriegelbeeren als Aufzuchtfutter des Grauschnäppers. Orn. Beob. 70: 183—184. • GOFORTH, W. R., & T. S. BASKETT (1971): Effects of colored backgrounds on food selection by penned mourning doves (*Zenaidura macroura*). Auk 88: 256—263. • GROEBBELS, F. (1932): Der Vogel Bd. 1. Borntraeger, Berlin. • GROMADZKI, M. (1969): Composition of food of the starling, *Sturnus vulgaris* L., in agrocenoses. Ekol. Polska 17: 287—311. • GRÜN, G. (1975): Die Ernährung der Sperlinge *Passer domesticus* (L.) und *Passer montanus* (L.) unter verschiedenen Umweltbedingungen. IBP, Working Group Granivorous Birds 8: 24—103. (Herausgeg. v. J. PINOWSKI & H. DOMINAS). Inst. Ecol. Polish Acad. Sci. Lomianki. • GURCHINOFF, S., & W. L. ROBINSON (1972): Chemical characteristics of jackpine needles selected by feeding spruce grouse. J. Wildlife Management. 36: 80—87. • HAARTMAN, L. VON (1968): The evolution of resident versus migratory habit in birds. Some considerations. Orn. Fennica 45: 1—7. • HAENSCHKE, W. (1970): Zum Pflücken von Frühlingsblumen durch den Haussperling. Orn. Mitt. 20: 171. • HARRIMAN, A. E. (1968): Rejection thresholds for citric acid solutions in cowbirds, starlings, and red-wing blackbirds. Amer. Midland Naturalist 79: 240—242. • HARTEY, P. H. (1948): The assessment of the food of birds. Ibis 90: 361—381. • HAVLIN, J., & C. FOLK (1965): Food and economic importance of the starling, *Sturnus*

- vulgaris* L. Zool. Listy 14: 193—208. • HEINROTH, O., & M. HEINROTH (1926): Die Vögel Mitteleuropas Bd. 1. Bermühler, Berlin. • HINTZ, J. V., & M. I. DYER (1970): Daily rhythm and seasonal change in the summer diet of adult red-winged blackbirds. J. Wildlife Managem. 34: 789—799. • HOFMANN, W. (1970): Vögel als Pflanzenverbreiter (Ornithochorie). Abh. Ber. Naturkd. Mus. Altenburg 6: 219—225. • HOLDER, D. P., T. W. SULLIVAN, G. O. KOHLER & A. L. LIVINGSTONE (1975): Freeze dried alfalfa as a protein source for turkeys, 0—4 weeks of age. Poultry Sci. 54: 86—90. • HOPPE, R. (1968 a): Probleme der Mehlwurmvorfütterung. Vogel-Kosmos 5: 315—317. • Ders. (1968 b): Diet deficiency resulting from rearing insectivorous birds on mealworms and maggots. Avicult. Mag. 74: 36. • Ders. (1969): Nochmals: Schmeißfliegen-Maden und Mehlwürmer. Gefiederte Welt 93: 175—176. • Ders. (1970): Über die Nestlingsnahrung des Gimpels. Falke 17: 208—210. • Ders. (1973): Zur Nahrung einheimischer Vögel: Knospen, Nadeln, Blätter und Triebe als Vogelnahrung. Gefiederte Welt 97: 169—171. • HOPPE-RAPP, M. (1969): Was fressen Zaun- und Dorngrasmücke? Gefiederte Welt 93: 131—132. • HÜCKEL, W. (1954): Pharmazeutische Chemie und Arzneimittelsynthese Bd. 2. Enke, Stuttgart. • HUGHES, B. O., & D. G. WOOD-GUSH (1973): An increase in activity of domestic fowls produced by nutritional deficiency. Animal Behaviour 21: 10—17. • INMAN, D. L. (1973): Cellulose digestion in ruffed grouse, chukar partridge, and bobwhite quail. J. Wildlife Managem. 37: 114—121. • JOHNSON, N. F. (1971): Effects of levels of dietary protein on wood duck growth. J. Wildlife Managem. 35: 798—802. • KATZ, D. (1948): Mensch und Tier. Morgarten Verlag Konzett & Huber, Zürich. • KEAR, J. (1962): Food selection in finches with special reference to interspecific differences. Proc. Zool. Soc. London 138: 163—204. • Ders. (1972): Feeding habits of birds. Biology Nutrition. Internat. Encycl. Food Nutrition 18: 471—503. • KEIL, W. (1973): Investigations on food of house- and tree sparrows in a cereal-growing area during winter. Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Proc. Gen. Meet. Working Group Granivorous Birds, Den Haag, 1970, 253—262. (Herausgeg. v. S. C. KENDEIGH & J. PINOWSKI), Polish Sci. Publ., Warschau. • KENDALL, M. D., P. WARS & S. BACCHUS (1973): A protein reserve in the pectoralis major flight muscle of *Quelea quelea*. Ibis 115: 600—601. • KENDEIGH, S. C. (1973): Energy flow at the species level. (Manuskript) • Ders. (1974): Ecology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. • KENDEIGH, S. C., J. E. KONTOGIANNIS, A. MAZAC & R. R. ROTH (1969): Environmental regulation of food intake by birds. Comp. Biochem. Physiol. 31: 941—957. • KING, B., & M. KING (1973): Winter food of green woodpecker and association with starlings. Brit. Birds 66: 33—34. • DIES, (1974): Nocturnal feeding by pied wagtails in winter. Brit. Birds 67: 303. • KOENIG, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise. Österr. Z. Zool. 3: 1—82, 247—325. • KROLL, H. (1972): Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. Vogelwarte 26: 280—285. • LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford. • LEHTONEN, L. (1975): Nahrungsaufnahme und winterlicher Energiehaushalt des Fasans *Phasianus colchicus*. Ornis Fennica 52: 13—18. • LEZNICKA, B., A. GABRYŚ & A. RYSINSKA (1975): Adaptation ability of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) to different diets. II. Effect of different kinds of food on the level of total proteins and lysozyme in the serum quails. Zool. Poloniae 25: 15—23. • LÖHRL, H. (1957): Kirschen als Futter für nestjunge Stare. Orn. Mitt. 9: 23—24. • MACKRODT, P. (1973): Zur Ernährung von Hausrotschwanz-Nestlingen. Gefiederte Welt 97: 150—152. • MAXWELL, G. R., & R. DICAPRIO (1972): Laboratory maintenance of tree sparrows. Kingbird 22: 8—17. • McCAULEY, V. J., & K. TSUMURA (1974): Calorific values of *Chironomidae* (Diptera). Canad. J. Zool. 52: 581—586. • Mc HUGH, P. R., T. H. MORAN & G. N. BARTON (1975): Satiety: A graded behavioral phenomenon regulating caloric intake. Science 190: 167—169. • McNAB, J. M., & D. W. SHANNON (1975): The nutritive value of triticale and rye for the laying hen. Brit. Poultry Sci. 16: 9—15. • MEITZ, P. (1972): Hausrotschwanz füttert seine Jungen mit Beeren. Gefiederte Welt 96: 220. • MÖHRING, G. (1957 a): Zur Beerennahrung der Mönchsgrasmücke. Falke 4: 205—208. • Ders. (1957 b): Mönchsgrasmücke trinkt den Saft „blutender“

Kornelkirsche. Falke 4: 1
strategy. Annu. Rev. Eco
radiation in birds. Biol.
advantages and disadvan
• Moss, R., A. GARDARNS
ptarmigan *Lagopus muta*
5—11. • Moss, R., G. R.
grouse in relation to the
(1968): Prey selection: O
select odd prey. Science
preferences in the sharp-
452—457. • MYRCHA, A.
value of postjuvénal m
175—181. • NAUMANN, J.
(Herausgeg. v. C. R. HEN
(1975): Circadian rhyth
regimen. J. Nutrition 12
Futter für nestjunge Stare
Oxford Res. • Ders. (19
finches. Ibis 109: 33—98.
of molting bullfinches. C
deutschen Vogelkunde B
(1942): Über die Ernäh
85—88. • ORR, R. T. (19
Some factors affecting f
41: 79—92. • PAULI, H.-
Schweizer Alpen. Orn. B
migration of palaearctic
PENDERGAST, B. A., & D.
in central Alberta. Conde
anatomy of spruce grouse
Check-List of birds of t
(1968): On birds feedin
white-throated bee-eater.
feeding on acacia gum.
Vogelschutz. DBV-Verlag
rungsbiologie einiger häu
PFISTER, A. (1975): Distel
J. (1966): Ecological Ene
(1973): Food selection in
Productivity, population
Working Group Granivo
KENDEIGH & J. PINOWSKI
und Erinnerung bei der
(1974): Bemerkungen zur
Zoo 17: 29—31. • POT
sezou. Tr. Zool. In-ta A
of feeding behavior in cap
Nektar als Nahrung der N
• PULLIAINEN, E. (1971): V
in northeastern Lapland
L. PALOHEIMO & L. SYRJÄ
and cowberries (*Vaccinium*

- (1926): Die Vögel
1972): Daily rhythm
Wildlife Managem.
Ornithochorie). Abh.
SULLIVAN, G. O.
source for turkeys,
eine der Mehlwurm-
ency resulting from
36. • Ders. (1969):
93: 175—176. •
EIO. • Ders. (1973):
als Vogelnahrung.
aun- und Dorngras-
utische Chemie und
WOOD-GUSH (1973):
deficiency. Animal
uffed grouse, chukar
• JOHNSON, N. F.
Wildlife Managem.
Conzett & Huber,
ence to interspecific
(2): Feeding habits
18: 471—503. •
sparrows in a
cs and systematics
Granivorous Birds,
OWSKI), Polish Sci.
protein reserve in the
• KENDEIGH, S. C.
Ecology. Prentice-
ZAC & R. R. ROTH
chem. Physiol. 31:
cker and association
by pied wagtails in
Bartmeise. Österr. Z.
er Gartengrasmücke
0—285. • LACK, D.
xford. • LEHTONEN,
s Fasans *Phasianus*
A. RYSINSKA (1975):
different diets. II.
ozyme in the serum
Futter für nestjunge
on Hausrotschwanz-
DICAPRIO (1972):
CAULEY, V. J., &
Canad. J. Zool. 52:
Satiety: A graded
• McNAB, J. M., &
the laying hen. Brit.
Jungen mit Beeren.
ag der Mönchsgras-
en Saft „blutender“
Kornelkirsche. Falke 4: 141. • MORSE, D. H. (1971): The insectivorous bird as an adaptive strategy. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 177—200. • Ders. (1975): Ecological aspects of adaptive radiation in birds. Biol. Rev. 50: 167—214. • MORTON, E. S. (1973): On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. Amer. Naturalist 107: 8—22. • MOSS, R., A. GARDARSSON, G.-OLAFSSON & D. BROWN (1974): The in vitro digestibility of ptarmigan *Lagopus mutus* foods in relation to their chemical composition. Ornis Scand. 5: 5—11. • MOSS, R., G. R. MILLER & S. E. ALLEN (1972): Selection of heather by captive red grouse in relation to the age of the plant. J. Appl. Ecol. 9: 771—781. • MUELLER, H. C. (1968): Prey selection: Oddity or conspicuousness? Nature 217: 92. • Ders. (1975): Hawks select odd prey. Science 188: 953—954. • MUELLER, H. C., & D. D. BERGER (1970): Prey preferences in the sharp-shinned hawk: The roles of sex experience and motivation. Auk 87: 452—457. • MYRCHA, A., & J. PINOWSKI (1970): Weights, body composition, and caloric value of postjuvinal molting European tree sparrows (*Passer montanus*). Condor 72: 175—181. • NAUMANN, J. F. (1897—1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas Bd. 2. (Herausgeg. v. C. R. HENNICHKE), Köhler, Gera. • NELSON, W., L. SCHEVING & F. HALBERG (1975): Circadian rhythms in mice fed a single daily meal at different stages of lighting regimen. J. Nutrition 105: 171—184. • NEUENSTEIN, W. VON (1957): Zu: Kirschen als Futter für nestjunge Stare. Orn. Mitt. 9: 114. • NEWTON, I. (1966): The bullfinch problem. Oxford Res. • Ders. (1967): The adaptive radiation and feeding ecology of some british finches. Ibis 109: 33—98. • Ders. (1968): The temperatures, weights, and body composition of molting bullfinches. Condor 70: 323—332. • NIETHAMMER, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde Bd. 1. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. • NORDBERG, S. (1942): Über die Ernährungsweise der Vögel während der Zugzeit. Ornis Fennica 19: 85—88. • ORR, R. T. (1970): Animals in migration. Macmillan, London. • OWEN, M. (1972): Some factors affecting food intake and selection in white-fronted geese. J. Animal Ecol. 41: 79—92. • PAULI, H.-R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhs *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 247—278. • PEARSON, D. J. (1972): The wintering and migration of palaeartic passerines at Kampala, southern Uganda. Ibis 114: 43—60. • PENDERGAST, B. A., & D. A. BOAG (1971): Nutritional aspects of the diet of spruce grouse in central Alberta. Condor 73: 437—443. • Ders. (1973): Seasonal changes in the internal anatomy of spruce grouse in Alberta. Auk 90: 307—317. • PETERS, J. L. (1948—1970): Check-List of birds of the world. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass. • PETTET, A. (1968): On birds feeding on ripe fruits of the oil-palm, particularly the case of the white-throated bee-eater. Bull. Niger. Orn. Soc. 5: 44—45. • Ders. (1975): Chiffchaff feeding on acacia gum. Brit. Birds 68: 45—47. • PFEIFER, S. (1973): Taschenbuch für Vogelschutz. DBV-Verlag, Stuttgart. • PFEIFER, S., & W. KEIL (1959): Beiträge zur Ernährungsbiologie einiger häufiger Vogelarten im Nestlingsalter. Gesunde Pflanzen, 1—6. • PFIRTER, A. (1975): Distelfinken fressen Grünzeug. Vögel der Heimat 45: 128. • PHILLIPSON, J. (1966): Ecological Energetics. Arnold, London. • PINOWSKI, J., T. TOMEK & W. TOMEK (1973): Food selection in the tree sparrow, *Passer m. montanus* (L.). Preliminary report. Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Proc. Gen. Meet. Working Group Granivorous Birds, Den Haag, 1970, 263—273. (Herausgeg. v. S. C. KENDEIGH & J. PINOWSKI), Polish Sci. Publ., Warschau. • PLATZ, E. (1939): Wahrnehmung und Erinnerung bei der Futterwahl von Vögeln. Z. Tierpsychol. 3: 1—29. • POLEY, D. (1974): Bemerkungen zur Eiweißversorgung einiger nektarfressender Vogelarten. Z. Kölner Zoo 17: 29—31. • POTAPOV, R. L. (1974): Adaptacii remejrtva *Tetraonidae* k zimnemu sezonu. Tr. Zool. In-ta AN CCCP 55: 207—251. • POWELL, R. W. (1974): Some measures of feeding behavior in captive common crows. Auk 91: 571—574. • PRINZINGER, R. (1972): Nektar als Nahrung der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 322. • PULLIAINEN, E. (1971): Winter nutrition of crossbills (*Loxia curvirostra* and *L. leucoptera*) in northeastern Lapland 1969. Ann. Zool. Fennici 8: 326—329. • PULLIAINEN, E., L. PALOHEIMO & L. SYRJÄLÄ (1968): Digestibility of blueberry stems (*Vaccinium myrtillus*) and cowberries (*Vaccinium vitis-idaea*) in the willow grouse (*Lagopus lagopus*). Ann. Acad.

Sci. Fennicae Ser. A 126: 1—15. • PULLIAINEN, E., & L. SALO (1973): Food selection by the willow grouse (*Lagopus lagopus*) in laboratory conditions. Ann. Zool. Fennici 10: 445—448. • RABINOWITCH, V. (1969): The role of experience in the development and retention of seed preferences in zebra finches. Behaviour 33: 222—236. • RADFORD, A. P. (1967): Juvenile song thrush's method of eating cherry. Brit. Birds 60: 372. • DERS. (1968): Blue tit eating part of mushroom. Brit. Birds 61: 33. • DERS. (1970): Colour preferences by hand-fed robin. Brit. Birds 63: 342—343. • DERS. (1974): Starling feeding lavender leaves to juvenile. Brit. Birds 67: 440. • REINBERG, A. (1974): Chronobiology and nutrition. Chronobiologia 1: 22. • RISDON, D. H. (1973): The eating of meat by parrots. Avicult. Mag. 79: 87—88. • RÖRIG, G. (1903): Studien über die wirtschaftliche Bedeutung der insektenfressenden Vögel. Untersuchungen über die Nahrung unserer heimischen Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Tag- und Nachtraubvögel. Arb. Biol. Abt. Land-Forstwirtschaft. Kaiserl. Gesundheitsamte 4: 1—50. • SABEL, K. (1969): Schmeißfliegen-Maden und Mehlwürmer. Gefiederte Welt 93: 129—131. • SALO, L. J. (1973): Chemical composition and caloric content of the autumn and winter diet of *Tetrastes bonasia* L. in northeastern Finnish Lapland. Ann. Zool. Fennici 10: 384—387. • SCHMIDT, E. (1964): Untersuchungen an einigen Holunder fressenden Singvögeln in Ungarn. Zool. Abh. 27: 11—28. • SCHNEBEL, G. (1968): Turmfalken (*Falco tinnunculus*) fressen Äpfel. Vogelwelt 89: 146—147. • SCHNEIDER, W. (1957): Einige Beobachtungen über die Ernährung, besonders die Beeren- und Früchtenahrung unserer Vögel. Beitr. Vogelkde. 5: 183—188. • SCHÖNN, S. (1975): Buntspecht, *Dendrocopos major*, füttert Heidelbeeren. Beitr. Vogelkde. 21: 303—304. • SCHÜZ, E. (1943): Zur Frage der Ernährung des Stars, besonders in Notzeiten. Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel 19: 47—49. • SCHUSTER, L. (1930): Über die Beerennahrung der Vögel. J. Orn. 78: 273—308. • SCOTT, M. L. (1973): Nutrition in reproduction—direct effects and predictive functions. In: Breeding biology of birds. Proc. symposium breeding behavior reproductive physiol. birds, Denver 1972, 46—77. (Herausgeg. v. D. S. FARNER). Nat. Acad. Sci., Washington. • SEEL, D. C. (1969): Food, feeding rates and body temperature in the nestling house sparrow *Passer domesticus* at Oxford. Ibis 111: 36—47. • SEUTER, F. (1970): Ist eine endozoische Verbreitung der Tollkirsche durch Amsel und Star möglich? Zool. Jb. Physiol. 75: 342—359. • SHORT, H. L., D. R. DIETZ & E. E. REMMENG (1966): Selected nutrients in mule deer browse plants. Ecology 47: 222—229. • SINGH, J. S., & P. S. YADAVA (1973): Caloric values of plant and insect species of a tropical grassland. Oikos 24: 186—194. • SJÖBERG, K. (1975): Bytesval och predationseffektivitet hos skarkar i laboratorieförsök. Fauna flora 70: 241—246. • SKEAD, D. M. (1974): Habitats and feeding preferences of birds on the S. A. Lombard Nature Reserve, Transvaal. Ostrich 45: 15—21. • SMITH, L. W. (1974): Dehydrated poultry excreta as a crude protein supplement for ruminants. World Animal Rev. Nr. 11: 6—11. • SNOW, D. W. (1971): Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194—202. • SOUCI, W., W. FACHMANN & H. KRAUT (1975): Die Zusammensetzung der Lebensmittel. Wiss. Verlagsanstalt, Stuttgart. • SPITZER, G. (1972): Jahreszeitliche Aspekte der Biologie der Bartmeise (*Panurus biarmicus*). J. Orn. 113: 241—275. • STILES, F. G. (1973): Food supply and the annual cycle of the anna hummingbird. Univ. California Publ. Zool. 97. • STRAWINSKI, S. (1967): Contributions to the knowledge of birds nourishment. Notatki Orn. 8: 72—75. • STRESEMANN, E. (1934): Aves. In: Kükenthal & Krumbach, Handbuch der Zoologie 7, 2. De Gruyter & Co., Berlin & Leipzig. • SUMMERS, G. (1975): Whitethroat feeding on thistle seeds. Brit. Birds 68: 516. • SUNDEL, W. (1950): Rotkehlchen und Pfaffenhütchen. Vogelwelt 71: 161. • SUOMALAINEN, H. (1945): Karotinoidien fysiologisesta merkityksestä luonnonvaraisille linnuille, lähinnä punarinnalla, *Erithacus r. rubecula* L., tehtyjen kokeiden perusteella. Ornith. Fennica 22: 65—72. • SZLIVKA, L., & B. TOPOLA (1975): Plodovi drvenastog bilja kao vazan faktor u zimskoj ishrani pojedinih vrsta ptica. Larus 26—28: 189—194. • SZWYKOWSKA, M. M. (1969): Seasonal changes of the caloric value and chemical composition of the body of the partridge (*Perdix perdix* L.). Ekol. Polska 17: 795—809. • TAITT, M. J. (1973): Winter food and feeding requirements of the starling. Bird Study 20: 226—236. • THOMPSON, R. D.,

& C. V. GRANT (1968): Animal Care 18: 75—79. • logische Unterschiede zwischen finken (*Chloris chloris* L.). TISCHLER, F. (1943): Schilderung des Vogelzugs 14: 69—71. • Trümmerteils in diäten für chickens. dried poultry waste on y. Beobachtungen an olivenf. The winter irruption of the Fennica 52: 23—31. • U. Göschen Bd. 972/972 a, de (1964): Glycogen content of Pavo 2: 55—60. • VAUK, an Frühjahrsdurchzügeln d. 26: 238—245. • VINOGRADOV in *Citellus erythrogenus* Br. (1974): Vergleich der Ver- Perlhühnern. Arch. Geflüg. R. H. HARMS (1974): Cor- sexual maturity in broiler VOLKMAN, G. (1957): Zu- (1950): Beobachtungen un- 33—39. • WARREN, D. R. Birds 67: 440. • WATSON, posium breeding behavior v. D. S. FARNER). Nat. Ac- tree sparrows in relation to 7—21. • WESTOBY, M. (197 Amer. Naturalist 108: 290 und *P. caeruleus*. J. Orn. finches. Wilson Bull. 84: Seed preference and diges- 225—234. • WINSTANLEY, whitethroats gone? Bird S der Deutschen Gesellschaft (1967): Äpfel als Vogelna Energy intake and expend WOLF, L. L., F. R. HAIN budgets in nectar-feeding b of animal tests for the e agronomy, preparation, qu N. W. PRIE), Blackwell D. W. JOHNSTON (1965): L Wilson Bull. 77: 175—191 hummingbird. Condor 73: 3 am Birkhuhn *Tetrao tetrix* J. GROPP, J. PEH & C. ZEN *coturnix japonicus*) als Labo Tierärztl. Umschau 22: 41 (1974): The autumn diet o

Anschrift des Verfassers: V.

- & C. V. GRANT (1968): Nutritive value of two laboratory diets for starlings. Labor. Animal Care 18: 75—79. • THYBUSCH, D. (1957/58): Ernährungs- und stoffwechselpathologische Unterschiede zwischen dem Haussperling (*Passer domesticus* L.) und dem Grünfinken (*Chloris chloris* L.). Wiss. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald 7: 207—219. • TISCHLER, F. (1943): Schilfrohr als Nahrungsquelle für insektenfressende Vögel im Winter. Vogelzug 14: 69—71. • TRAKULCHANG, N., & S. L. BALLOUN (1975 a): Use of dried poultry waste in diets for chickens. Poultry Sci. 54: 609—614. • Ders. (1975 b): Effects of recycling dried poultry waste on young chicks. Poultry Sci. 54: 615—618. • TUTMAN, I. (1969): Beobachtungen an olivenfressenden Vögeln. Vogelwelt 90: 1—8. • TYRVÄINEN, H. (1975): The winter irruption of the fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowan-berries. Ornis Fennica 52: 23—31. • URICH, K. (1970): Vergleichende Physiologie der Tiere. Samml. Göschien Bd. 972/972 a, de Gruyter & Co., Berlin. • VALLYATHAN, N. V., & J. C. GEORGE (1964): Glycogen content and phosphorylase activity in the breast muscle of *Sturnus roseus*. Pavo 2: 55—60. • VAUK, G., & E. WITTIG (1971): Nahrungsökologische Untersuchungen an Frühjahrsdurchzügler der Amsel (*Turdus merula*) auf der Insel Helgoland. Vogelwarte 26: 238—245. • VINOGRADOVA, M. S. (1972): Seasonal changes of the stomach mucous coat in *Citellus erythrogenys* Brandt. Z. Obsch. Biol. 33: 469—477. • VOGT, H., & K. STUTE (1974): Vergleich der Verdaulichkeit einiger Kohlenhydratfraktionen bei Hühnern und Perlhühnern. Arch. Geflügelkde. 38: 117—118. • VOITTE, R. A., H. R. WILSON & R. H. HARMS (1974): Comparison of various methods of nutrient restriction for delaying sexual maturity in broiler breeder hens. Nutrition Rep. Internat. 9: 149—157. • VOLKMANN, G. (1957): Zu: Stare füttern Junge mit Kirschen. Orn. Mitt. 9: 34. • WAHN, R. (1950): Beobachtungen und Gedanken am Nest der Mönchsgrasmücke. Vogelwelt 71: 33—39. • WARREN, D. R. (1974): Starling feeding dandelion flower to juvenile. Brit. Birds 67: 440. • WATSON, A. (1973): Discussion. In: Breeding biology of birds. Proc. symposium breeding behavior reproductive physiol. birds, Denver, 1972, 59—68. (Herausgeg. v. D. S. FARNER). Nat. Acad. Sci., Washington. • WEST, G. C. (1973): Foods eaten by tree sparrows in relation to availability during summer in northern Manitoba. Arctic 26: 7—21. • WESTOBY, M. (1974): An analysis of diet selection by large generalist herbivores. Amer. Naturalist 108: 290—304. • WIEHE, H. (1971): Zur Farbpräferenz von *Parus major* und *P. caeruleus*. J. Orn. 112: 94—95. • WILLSON, M. F. (1972): Seed size preference in finches. Wilson Bull. 84: 449—455. • WILLSON, M. F., & J. C. HARMESON (1973): Seed preference and digestive efficiency of cardinals and song sparrows. Condor 75: 225—234. • WINSTANLEY, D., R. SPENCER & K. WILLIAMSON (1974): Where have all the whitethroats gone? Bird Study 21: 1—14. • WIRTHS, W. (1974): Kleine Nährwerttabelle der Deutschen Gesellschaft für Ernährung e. V. Umschau Verlag, Frankfurt. • WODNER, D. (1967): Apfel als Vogelnahrung im Winter. Falke 14: 16—17. • WOLF, L. L. (1975): Energy intake and expenditures in a nectarfeeding sunbird. Ecology 56: 92—104. • WOLF, L. L., F. R. HAINSWORTH & F. B. GILL (1975): Foraging efficiencies and time budgets in nectar-feeding birds. Ecology 56: 117—128. • WOODHAM, A. A. (1971): The use of animal tests for the evaluation of leaf protein concentrates. In: Leaf protein: its agronomy, preparation, quality and use, 115—130. IBP Handbook Nr. 20 (herausgeg. v. N. W. PIRIE), Blackwell Sci. Publ., Oxford & Edinburgh. • YARBROUGH, C. G., & D. W. JOHNSTON (1965): Lipid deposition in wintering and premigratory myrtle warblers. Wilson Bull. 77: 175—191. • YOUNG, A. M. (1971): Foraging for insects by a tropical hummingbird. Condor 73: 36—45. • ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 186—246. • ZUCKER, H., J. GROPP, J. PEH & C. ZENTZ (1967): Erfahrungen mit der japanischen Wachtel (*Coturnix coturnix japonicus*) als Labortier sowie einige Ergebnisse von Nährstoffbedarfsuntersuchungen. Tierärztl. Umschau 22: 416—423. • ZWICKEL, F. C., D. A. BOAG & J. H. BRIGHAM (1974): The autumn diet of spruce grouse: A regional comparison. Condor 76: 212—214.

Anschrift des Verfassers: Vogelwarte Radolfzell, Schloß Moeggingen, D—7760 Radolfzell 16