

# CONTRIBUTION TO THE FOOD BIOLOGY OF TITS ESPECIALLY ABOUT STORING OF SURPLUS FOOD

## PART IV

A comparative Analysis of *Parus atricapillus* L.,  
*P. cristatus* L. and *P. ater* L.

BY

SVEIN HAFTORN

VIDENSKABERS SELSKABS SKRIFTER 1956

## II. INTERSPECIFIC DIFFERENCES IN

Our knowledge of the food eaten by tits is still very deficient enough to indicate certain interspecific differences.

In the study area at Drammen, the Willow-Tit stands apart from Tit and the Coal-Tit, inasmuch as it, to a greater extent than the other two, has a larger variety of seeds to choose from, and has therefore at its disposal a larger variety of vegetables. If one particular type of seed is in short supply, the bird may supplement its diet by choosing another.

In the study area the Willow-Tit has practically the entire population of *Galeopsis* seeds to itself (chiefly *G. tetrahit* and *G. bifida*). Seeds of *Galeopsis* form a regular part of the bird's diet in August–November. Further, *Galeopsis* seeds are stored in considerable numbers, and, as a result of this activity, they form a very important part of the winter diet. Admittedly, both the Willow-Tit and the Coal-Tit do sometimes take *Galeopsis* seeds, but with such infrequency that the seeds represent only a very insignificant fraction of the total amount of food consumed.

Juniper seeds (*Juniperus communis*) are also taken by the Willow-Tit. Throughout the study area, the altitude coniferous forest is the most important source of these seeds.



Det Kongelige Norske  
Videnskabs Selskabs Skrifter  
(Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 2011 (4), 69-75)

## Svein Haftorn

### *Contribution to the food biology of tits, especially about storing of surplus food. Part IV. A comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L.*

DKNVS Skrifter 1956<sup>1</sup>

## Olav Hogstad

Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet

En epoke i nordisk ornitologi tok slutt da professor, dr. philos. Svein Haftorn, døde den 28. juli 2003, 78 år gammel. Han begynte sin yrkeskarriere ved Det Kongelige norske Videnskabs Selskab, Museet i Trondheim (nåværende Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Viten-skapsmuseum), først som konservator i 1953 og så fra 1966 som professor i zoologi. Her fortsatte han sitt virke, som professor emeritus fra 1990. Haftorn var medlem av Det Kongelige Norske Videnskabs Selskab og Det Norske Videnskaps-Akademi og har mottatt Kongens fortjenestemedalje i gull.

Svein Haftorn ble født i Drammen 30. januar 1925. Familien bodde nær skogen i Drammensmarka hvor den fugleinteresserte Svein stadig streift omkring. Allerede som gymnasiast oppdaget han at de tre skogsmeisene granmeis, toppmeis og svartmeis hamstret føde til vinterforbruk. Senere kunne han også påvise at dette foregikk etter et artsspesifikt mønster.

Ved den avsluttende embetseksamen i zoologi ved Universitetet i Oslo våren 1952, var hovedfagsoppgaven konsentrert om toppmeisas hamstring. Fem år senere disputerte han med doktoravhandlingen *Contribution to the food*

---

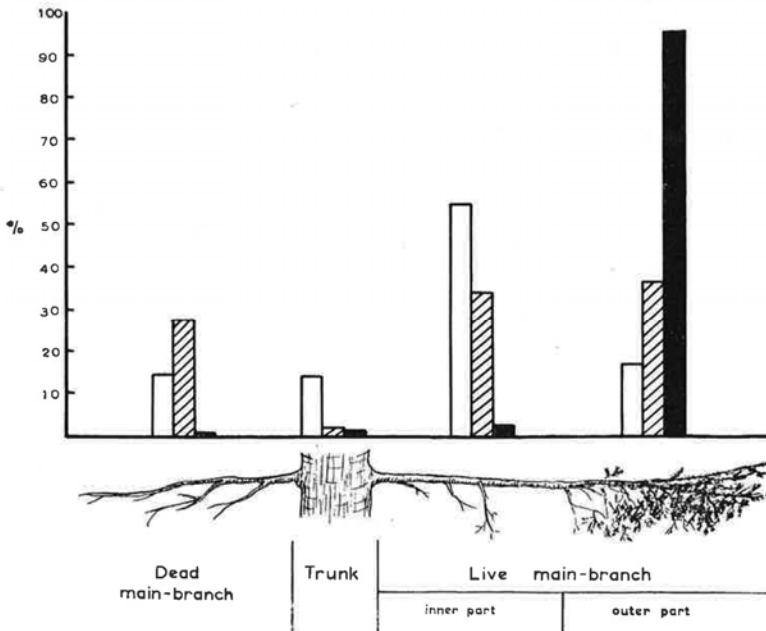
<sup>1</sup> DKNVS Skrifter 1956, Bd. II, nr. 4, 54 s.



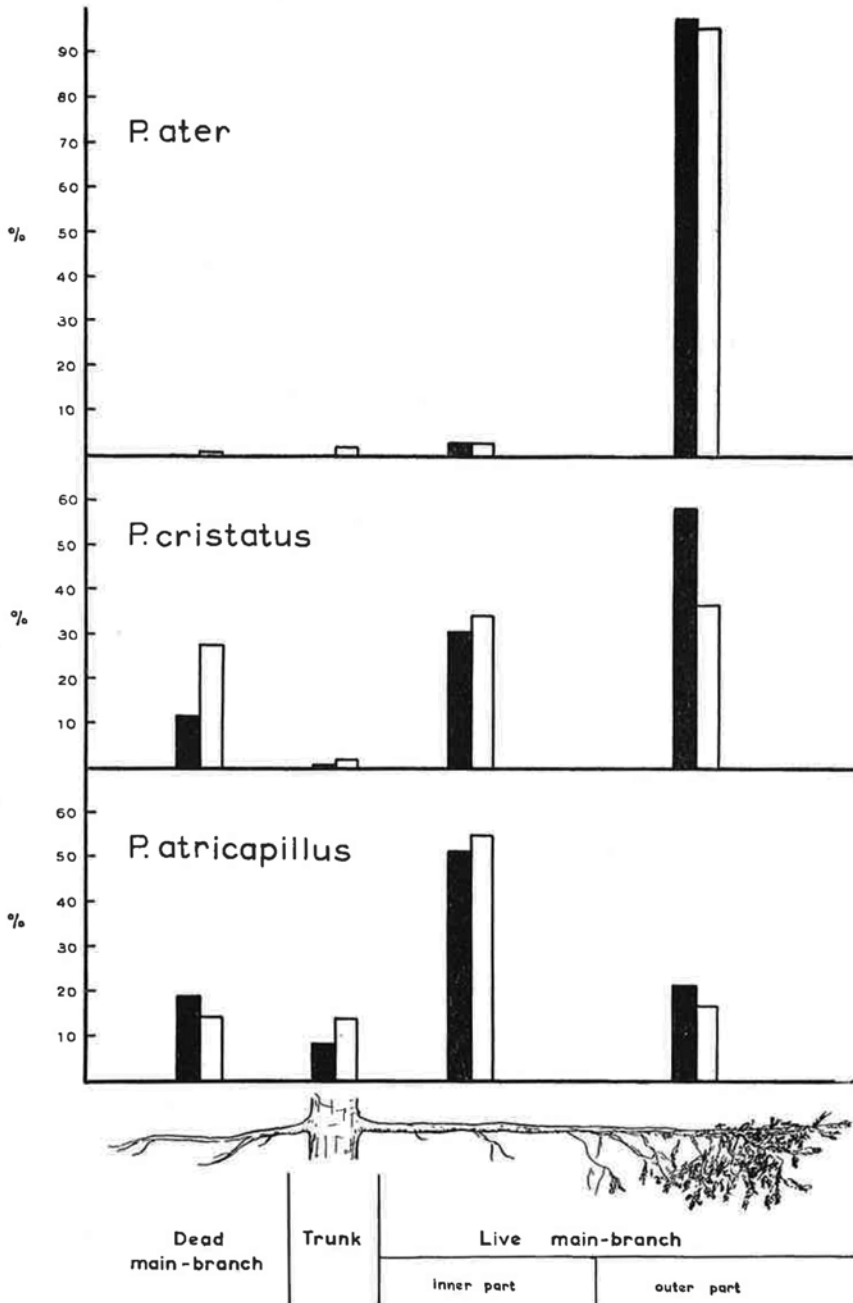
*biology of tits, especially about storing of surplus food. Part IV. A comparative analysis of Parus atricapillus L., P.cristatus L. and P. ater L.* hvor han tok for seg barskogsmeisenes ernæringsbiologi og hamstring i sin helhet. Dette arbeidet var et banebrytende arbeid som la grunnlaget for videre forskning innenfor feltet i den vestlige verden. Arbeidet er blitt en klassiker og siteres fortsatt, mer enn 50 år etter utgivelsen.

Svein Haftorn gjør lydregistrering av lappmeis i Folldalen. Foto: Olav Hogstad.

Figur 1 (diagram 8 i Haftorn): Horizontal fordeling av hastringsgjemmene i gran i prosent av totalt antall observasjoner. Granmeis=åpen; toppmeis=skravert; svartmeis=svart.



Figur 2 (diagram 19 i Haftorn): Fordeling av næringsøk (svart) om vinteren og hamstringsområdene (hvitt) i gran. *P. ater* = svartmeis; *P. cristatus* = toppmeis; *P. atricapillus* = granmeis.



Mens de tre artene sommerstid søker etter næring overalt i skogen, på bakken så vel som i trærne, gjemmer de næringsemmene etter et bestemt mønster. Granmeisa skiller seg ut fra de to andre artene ved at den i langt større grad benytter vegetabilsk føde og derved sikrer en mer stabil mattilgang. Frø av då (*Galeopsis*) og einer har den stort sett for seg selv. Granmeisa hamstrer i tillegg til i gran og furu også i løvtrær, svartmeisa bare i gran, mens toppmeisa hamstrer i gran og furu og bare unntaksvis i løvtrær. Siden gran var klart det viktigste hamstringstreet og eneste treslag hvor alle tre arter møtes i både fødesøk og hamstring, ble de fleste observasjonene konsentrert om gran hvor hamstringsmønsteret var tydeligst.

Intensiteten av hamstringen er stort sett lik hos de tre artene i august-oktober, men transporten av maten er mest rasjonalisert hos granmeis som frakter flere frø av gangen selv om den gjemmer unna ett og ett. Etter å ha redegjort i detalj om forskjeller i artenes gjemmesteder, grad av skjul av gjemmeded, og hamstringshøyde i treet, beskrives artenes forskjellige fordeling av hamstringsgjemmer i gran.

Den lille svartmeisa hamstrer høyere opp enn de jevnstore granmeis og toppmeis som ikke viser noen forskjell i hamstringshøyde. Svartmeisa, som har et syltynt og spisst nebb, holder seg til granbaret med de tynne og nedhengende nålekvistene. Granmeisa har et kraftigere nebb og hamstrer på de indre, grovere deler av greinene og på selve trestammen. Toppmeisa inntar en mellomstilling mellom svartmeis og granmeis både med hensyn til bygning og nebbstørrelse samt valg av hamstringssted; den hamstrer vesentlig på de midtre delene av greinene (Fig. 1).

Fordelingsmønsteret i hamstringsområder er det samme som de tre artene oppsøker om vinteren (Fig. 2). Området for matsøk om vinteren er med andre ord der fuglene gjemte maten.

Denne delingen av grantreet er et resultat av en viss konkurranse mellom artene og deres fysiske forutsetninger for næringsjakt i de forskjellige delene av treet. Haftorn var klar over at mellomartslig konkurranse om næring ville påskynde prosessen av segregasjon og muligens intensivere den. På den andre siden ville konkurranse mellom individer av samme art virke i motsatt retning.

Haftorn konkluderte med at den mellomartslige delingen i forskjellige næringsnisjer skyldes knapphet på mat samtidig som fysiske forutsetninger, spesielt kroppsstørrelse og nebbets dimensjoner og form, virker inn. Hver art oppsøker steder hvor de med sine morfologiske kvalifikasjoner kan samle mat mer effektivt og raskere enn de andre artene. Denne delingen i forskjellige hamstringssteder er trolig et sekundært trekk utviklet gjennom naturlig seleksjon. Selv om meisene har mye felles, er de nå så spesialiserte at de trolig ikke lenger er

potensielle konkurrenter. Dermed kan de leve side om side i samme området enda de er nært beslektet. De er dermed eksempel på det Gauske prinsipp i økologien, nemlig at to arter ikke kan leve sammen dersom de har samme økologiske nisje.

Haftorn benyttet ikke statistikk i sine arbeider på den tiden. På spørsmål fra 1. opponent professor Lars von Haartman fra Finland, om doktoranden trodde resultatene var statistisk holdbare, kunne han bare håpe at de holdt. Haartman kunne imidlertid fortelle at de var «highly significant».

Haftorn fulgte senere opp sine studier av hamstringsadferd hos meiser i Alaska og Sibir.

Til tross for at Haftorn mente at de tre barskogsmeisene ikke lenger er konkurrenter, nevner han i avhandlingen ønsket om undersøkelser av fordelingen mellom artene i områder hvor bare en eller to av artene er til stede. Dette ble senere undersøkt av Hogstad (1978) og Alatalo (1981) som fant at i områder uten toppmeis, eller når toppmeisa er borte, utvider granmeisa sitt område til også å omfatte toppmeisas tidligere nisje. Det ser derfor ut til at toppmeisa dominerer over granmeisa.

Selv om flere forskere, særlig i England, videreførte Haftorns studier om hamstring hos meiser, var det svenskene Brodin (1993) og Ekman (Brodin & Ekman 1994) som trolig sto for de viktigste nye funnene; ved hjelp av isotopmerket mat kunne de vise at de enkelte granmeisene hadde så godt som eksklusiv tilgang til sine egne hamstringsobjekter.

## Overvintringsstrategier; økofysiologi og sosial atferd

Meisene er små og varmetapet gjennom nettene kan bli betydelig og energibehovet stort. Ved hjelp av enkle termokoblinger påviste Haftorn at lappmeis og granmeis i løpet av natta kunne senke kroppstemperaturen flere grader (Haftorn 1972) og derved redusere varmetapet betraktelig, noe som gir økt sjanse for å overleve en lang og kald vinternatt på våre breddegrader. Ved å bruke radiotelemetri ti år senere, fikk han målt meisenes kroppstemperatur trådløst. Både metabolisme- og temperaturutstyret kunne dessuten brukes i felt. Resultatene ble mer nøyaktige og nye funn ble gjort (Reinertsen & Haftorn 1983). Selv om oksygenforbruk, energiforhold og adferd ble studert hos en rekke arter, var det flokkstruktur og det sosiale forholdet mellom individene i vinterflokker av granmeis som opptok Haftorn mest i de senere årene (Haftorn 1997, 1999).

Som professor emeritus, publiserte han artikler om granmeisas lydrepertoar, lydenes betydning og utviklingen av granmeisas vokale verden (Haftorn 2000, 2002).

Haftorn var sterkt medvirkende for utviklingen av adferdsøkologi og økofysiologi som hadde en rivende utvikling på 1970- og 1980-tallet. Hans sterke engasjement spilte en avgjørende rolle i utviklingen av Universitetet i Trondheim. Et tett samarbeid mellom etologer, økologer og fysiologer resulterte i spennende prosjekter på tvers av fagdisipliner.

## Referanser

- Alatalo, R.V. 1981. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos* 37, 335-344.
- Brodin, A. 1993. Radio-ptilochronology – tracing radioactively labeled food in feathers. *Ornis Scand.* 24, 167-173.
- Brodin, A. & Ekman, J. 1994. Benefits of food hoarding. *Nature* 372, 510.
- Haftorn, S. 1972. Hypothermia of tits in the arctic winter. *Ornis Scand.* 3, 153-166.
- Haftorn, S. 1997. Natal dispersal and winter flock formation in the Willow Tit *Parus montanus*. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 20, 17-35.
- Haftorn, S. 1999. Initial winter flock formation in the Willow Tit *Parus montanus*. Do immigrating juveniles assess the quality of territorial adults? *Ibis* 141, 109-114.
- Haftorn, S. 2000. Contexts and possible functions of alarm calling in the Willow Tit, *Parus montanus*; the principle of «better safe than sorry». *Behaviour* 137, 437-449.
- Haftorn, S. 2002. Agonistic encounters among Willow Tits *Parus montanus* with emphasis on vocalizations and displays. *Avian Science Vol. 2 No. 1*, 13-18.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp., in Norway during winter. *Ibis* 120, 139-146.
- Reinertsen, R.E. & Haftorn, S. 1983. Nocturnal hypothermia and metabolism in the Willow Tit *Parus montanus* at 63° N. *J. Comp. Physiol.* 151, 109-118.

## Summary

Svein Haftorn was born 30 January 1925 in Drammen, South Norway. He became a curator of ornithology at DKNVS, Museet, in Trondheim in 1953, and professor of zoology in 1966. He passed away on 28 July 2003, 78 years old. He was a member of DKNVS and the Norwegian Academy of Science and Letters, and he received His Majesty's Golden Medal.

As a teenager, Haftorn observed that the forest titmice Willow Tit, Coal Tit and Crested Tit stored seeds during autumn and used them as an additional food supply during winter. His study of the feeding biology and food storing was

the subject for his master thesis at the University of Oslo in 1952 and later for his doctoral thesis in 1957. In coniferous forests these birds store seeds and insects at different sites: the smallest one, the Coal Tit, almost entirely in the needled branches, the Willow Tit nearer to the trunk (and partly on the trunk), whilst the Crested Tit store food at intermediate sites. The winter feeding niches coincide with the respective storing sites, thus allowing the species to co-exist within the same geographical area, and to forage together in large mixed flocks during winter. The work has become classical in ecology to explain how closely related species can live in sympatry.