



# XIII. TÁPLÁLKOZÁSI NICHE-ÁTFEDÉSEK A CINEGÉK (*PARUS SSP.*) ÉS A SÁRGAFEJŰ KIRÁLYKÁK (*REGULUS REGULUS*) KÖZÖTT\*

Székelly Tamás

Kossuth Lajos Tudományegyetem Ökológiai Intézet, Debrecen

Az elmúlt 20 évben nagyszámú dolgozat született a *MacArthur* (1958) *Dendroica* fajokon végzett megfigyeléseit követően (*Cody*, 1974; *Morse*, 1978; *Holmes—Robinson*, 1981; *Saether*, 1982). A *MacArthur* által alkalmazott egyszerű és gyors adatnyerési módszer a kifejlesztett elméletekkel összefonódva (kompetíció, limiting similarity, resource partitioning) „robbanásszerű” fejlődést okozott (*MacArthur—Levins*, 1967; *MacArthur—Wilson*, 1967). Éppen ez a gyors fejlődés hívta fel a figyelmet néhány hiányosságra (*Schoener*, 1982), megkérdőjelezve többek között a testnagyságok hutchinsoni (*Wiens*, 1982) és a szigetek madárfaunájának kompetíció általi értelmezését (*Connor—Simberloff*, 1979).

Az érvek—ellenérvek egyik legfontosabb ütközőpontja a kompetíció természetben betöltött szerepére vonatkozik. Az ortodox kompeticionisták (*Strong* kifejezésével, 1983) a populációk közötti kölcsönhatásokban kiemelt szerepet tulajdonítanak a kompetíciónak, míg az ellentábor csak a sok tényező közül (klimatikus viszonyok, predátorok, paraziták) egy tényezőnek tekintti.

A dolgozat megírására és a terepmunkák elvégzésére ez az utóbbi években egyre erőteljesebben vitatott kérdés megvizsgálása inspirált (*Walters*, 1984; *Schoener*, 1984), valamint az a tény, hogy ez a látványos fejlődés — annak ellenére, hogy szülőágyánál több ornitológus volt (*MacArthur*, *Diamond*, *Cody*) — a hazai ornitológiában, az utóbbi néhány évtől eltekintve, nem hagyott nyomokat (*Molnár*, 1983; *Török*, 1983; *Török—Csorba*, 1984).

## Vizsgált terület

A Síkfőkút Project Egertől ÉK-re, 6 km távolságban található. A 64 ha-os *Quercetum petraeae—cerris* (cserestölgyes) erdő lombkoronaszintjében két faj, a kocsánytalantölgy (*Qu. petraea*) és a csertölgy (*Qu. cerris*) található. Az átlagos fmagasság 15—20 m között van. A cserjeszintet 16 faj alkotja (pl. *Acer campestre*, *Cornus mas*, *Ligustrum vulgare*). A cserjeszint 1—4 m-ig terjed (*Jakucs*, 1973).

\*SÍKFŐKÚT. No. 92.



## Módszer

A hasonló célú munkákat figyelembe véve, a vizsgált jellegeket és kategóriákat *Török J.*-sal alakítottuk ki:

1. táplálkozási magasság,
2. táplálkozási hely,
3. a táplálkozás iránya,
4. táplálkozási mód,
5. táplálkozási növényfaj.

Mind az öt jelleg szempontjából egyszerre, 15 másodpercenként volt adatfelvételezés, egy egyedről maximum hússzor.

Az első két jelleg megállapítása becsléssel történt; az első néhány ismert famagasság, a második jelleg a madarak testméretének figyelembevételével.

A vizsgált fajok a következők voltak: *Parus major* L., *Parus caeruleus* L., *Parus palustris* L., *Regulus regulus* L.

Az adatgyűjtés 1983. november 2-tól 1984. május 29-ig tartott. Az egyes hónapok adatait összevontam, az I. (téli) időszak a novemberi, a decemberi és a januári, a II. (tél végi) időszak a februári és a márciusi, a III. (tavaszi) időszak az áprilisi és a májusi adatokat tartalmazza. Kevés adat esetén ( $n < 50$ ) az időszakot a további vizsgálatból kizártam.

A niche-átfedést az egyik legelterjedtebb alkalmazású *Schoener*-indexszel számítottam (*Schoener*, 1970; *Renkonn*, 1938):

$$0 = 1 - \frac{1}{2} \sum |p_{xi} - p_{yi}|$$

ahol:  $p_{xi}$  – az egyik faj  $i$ -edik kategóriába eső relatív gyakorisága;

$p_{yi}$  – a másik faj  $i$ -edik kategóriába eső relatív gyakorisága.

Az átfedés maximális értéke 1, a minimális nulla.

### 1. táblázat Table 1

*A megfigyelt jellegekben a fajpárok közötti niche-átfedés értéke.*

*A római számmal jelölt időszakok a következő hónapok adatait tartalmazzák*

I – november, december, január, II – február, március, III – április, május

*The niche overlaps of the species pairs in the foraging characteristics.*

*The roman numbers mean the periods*

I (winter) – Nov., Dec., Jan.; II (late winter) – Febr. March; III (Spring) – Apr, May

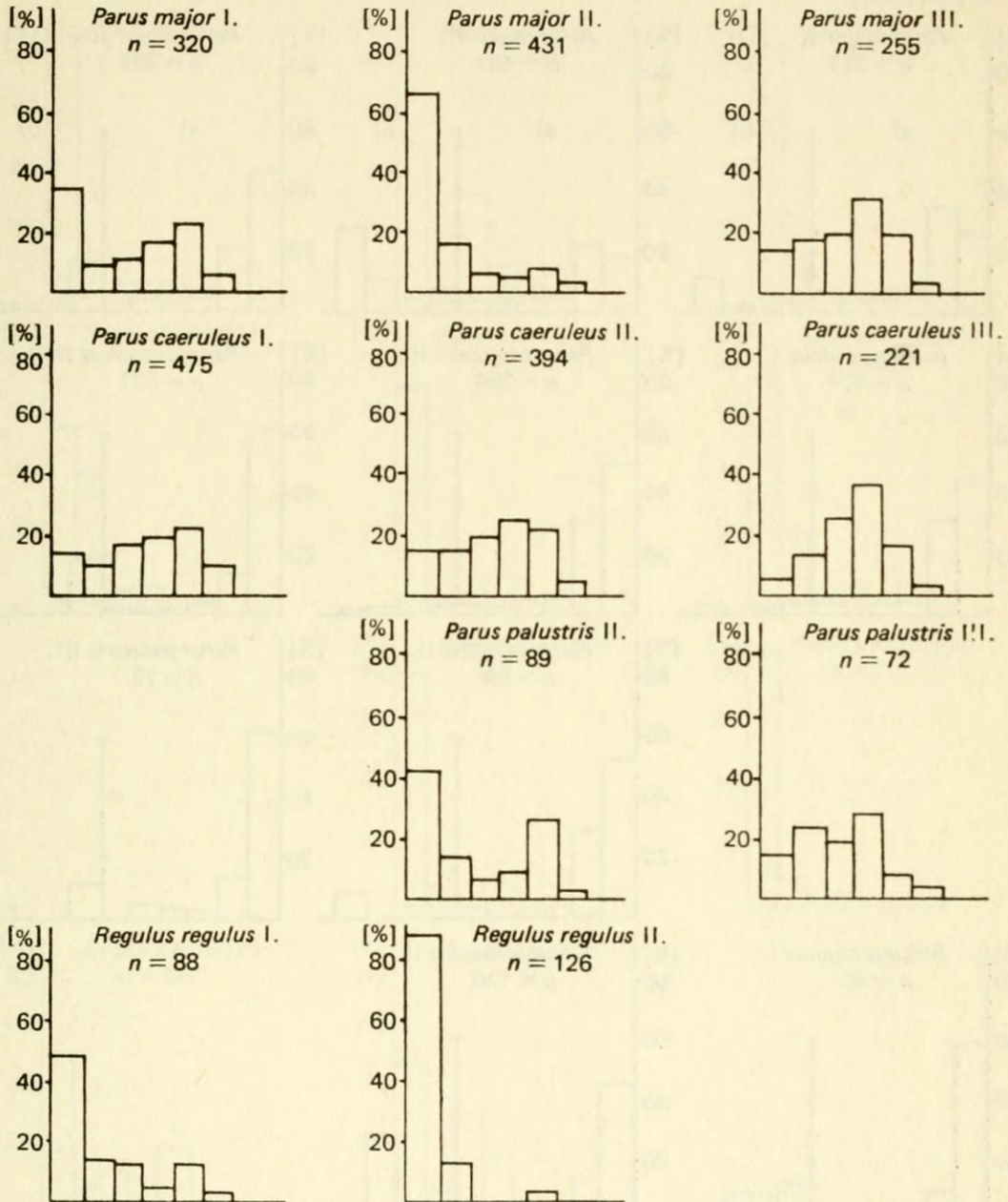
		Táplálkozási – Feeding				
		magas- ság height	hely place	irány posture	mód meth.	növény- faj tree sp.
<i>Parus major</i> – <i>Parus caeruleus</i>	I	0,794	0,787	0,662	0,735	0,821
	II	0,462	0,581	0,625	0,692	0,579
	III	0,855	0,823	0,860	0,967	0,963
<i>Parus major</i> – <i>Parus palustris</i>	II	0,729	0,574	0,711	0,826	0,762
	III	0,863	0,825	0,981	0,986	0,933
<i>Parus major</i> – <i>Regulus regulus</i>	I	0,768	0,503	0,649	0,974	0,738
	II	0,787	0,514	0,900	0,842	0,667
<i>Parus caeruleus</i> – <i>Parus palustris</i>	II	0,696	0,884	0,853	0,861	0,808
	III	0,773	0,926	0,865	0,980	0,896
<i>Parus caeruleus</i> – <i>Regulus regulus</i>	I	0,593	0,659	0,617	0,974	0,558
	II	0,266	0,514	0,590	0,842	0,271



## Eredmények

### A táplálékkeresés eloszlása

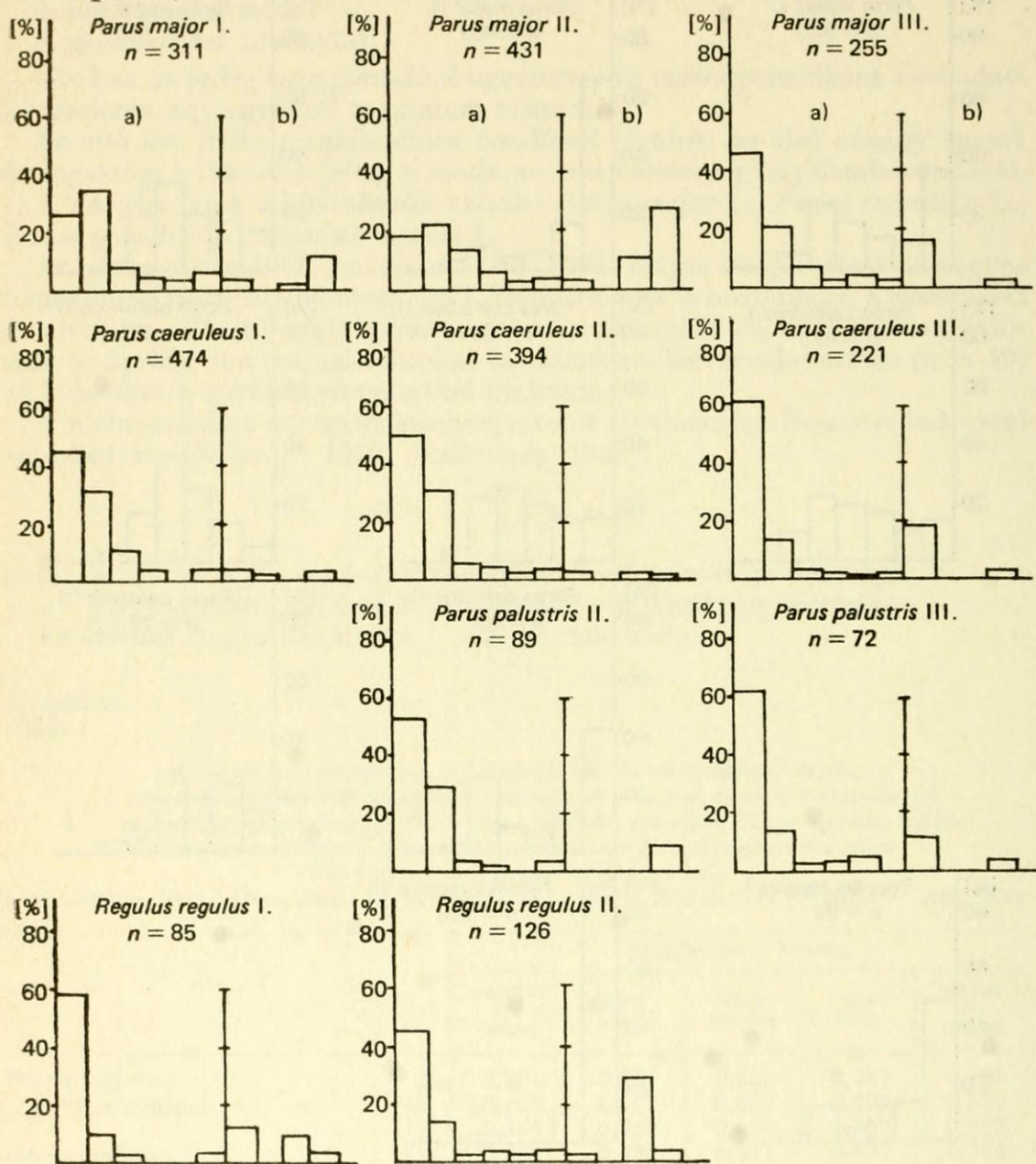
*Magasság* (1. ábra). Télen és tél végén gyakran a talaj közelében és a cserjeszintben táplálkozik a *Parus major*, a *P. palustris* és a *Regulus*, amit a táplálékállatok lehúzódása magyaráz. A *Parus caeruleus* télen és tél végén egyenlete-



1. A vizsgált fajok relatív gyakoriságai a magassági kategóriákban. (0–2,9 m, 3–5,9 m, 6–8,9 m, 9–11,9 m, 12–14,9 m, 15 m). A három időszak a következő hónapok adatait tartalmazza: I. – nov., dec., jan., II. – febr., márc., III. – ápr., máj. Az n a megfigyelések számát jelenti. – The relative frequencies of the studied species in the foraging height categories (0–2,9 m, 3–5,9 m, 6–8,9 m, 9–11,9 m, 12–14,9 m, 15 m). The Roman numbers mean the periods: I (winter) – Nov., Dec., Jan., – – (late winter) – Febr., March., III (spring) – Apr., May. Then means the number of the observations.

sen táplálkozik, de tavasszal a 9–11,9 m-es régiót preferálja, míg a másik két *Parus* faj a teljes fmagasságot tavasszal használja egyenletesebben.

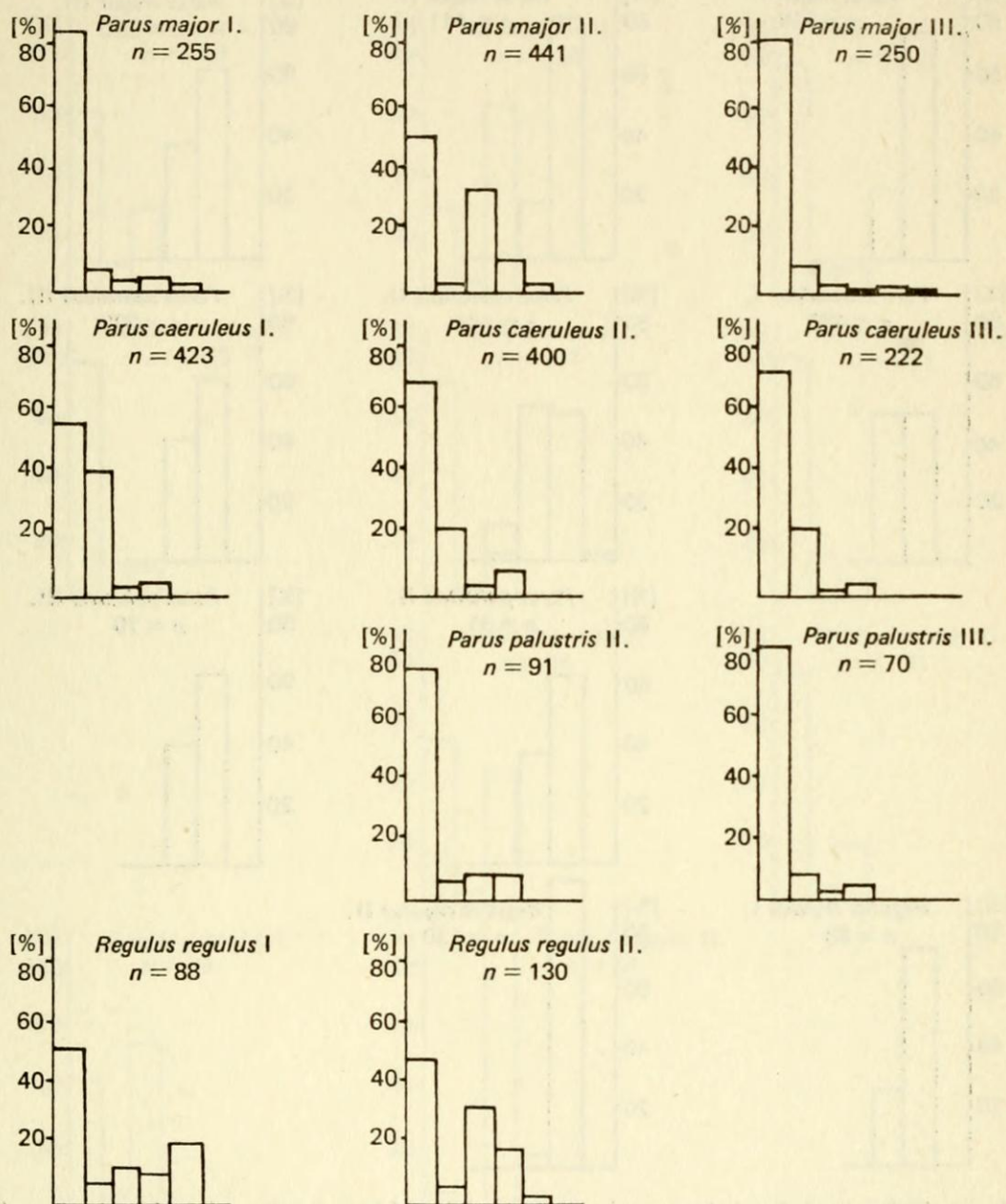
*Hely* (2. ábra). A *Parus major* a téli időszakban a vastagabb ágakat használja, amit a nagyobb test- és lábméret indokol. A tavaszi időszakban mindhárom *Parus* fajnál a vékony ágakon és a levélen gyakori a táplálkozás, az ezeken a helyeken megjelenő zsákmányállatok miatt (*Lepidoptera* lárvák, *Diptera*, pókok).



2. A vizsgált fajok relatív gyakoriságai a táplálkozási hely kategóriáiban. a) ágvastagság: 0–0,9 cm, 1–1,9 cm, 2–2,9 cm, 3–3,9 cm, 4–4,9 cm, 5 cm; b) hely: levél, termés, hó, avar (lásd még az 1. ábrát). – The relative frequencies of the studied spec. in the foraging place categories. a) branch diameter: 0–0,9 cm, 1–1,9 cm, 2–2,9 cm, 3–3,9 cm, 4–4,9 cm, 5 cm; b) leaf, crop, snow, ground (see Fig. 1).

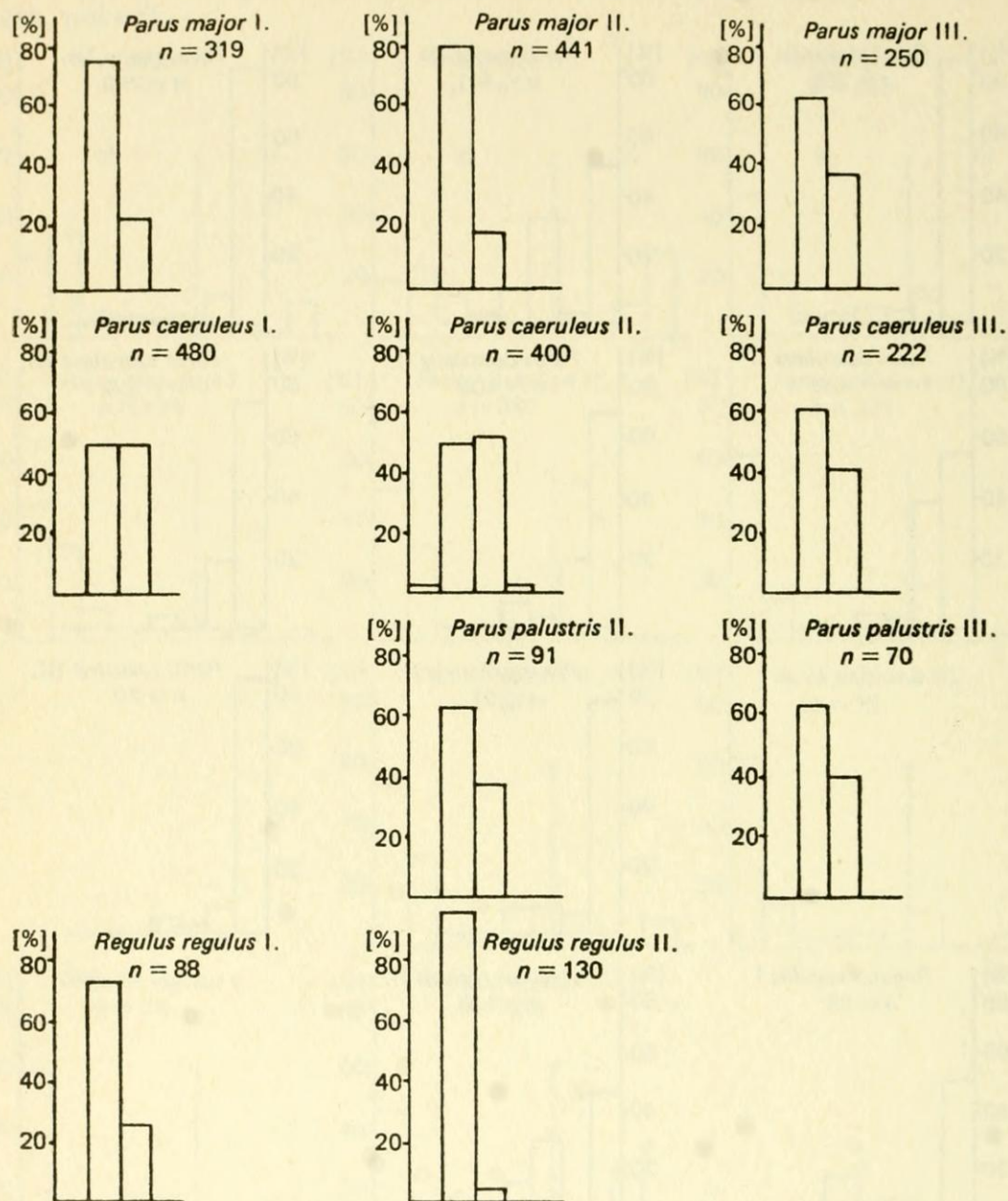


**Irány (3. ábra).** A tél végi időszakban a *Parus major*- és a *Regulus*-nál a *P. palustris*-től és a *P. caeruleus*-től eltérő táplálkozási irányok válnak gyakorivá. A *Parus caeruleus*, szemben a többi fajjal, mindhárom időszakban gyakrabban táplálkozik alulról. A *Regulus* speciális táplálkozási iránya télen a lebegés.



3. A vizsgált fajok relatív gyakoriságai a táplálkozási irány kategóriáiban (vízszintes tartásban fejjel felfelé, vízszintes tartásban fejjel lefelé, vízszintes tartásban függőleges ágon, vízszintes tartásban talajon, lebegve) (lásd még az 1. ábrát). — The relative frequencies of the studied species in the foraging posture categories (head upwards, hanging upside down, horizontal on a perpendicular twig, horizontal on the ground, hovering) (see Fig. 1).

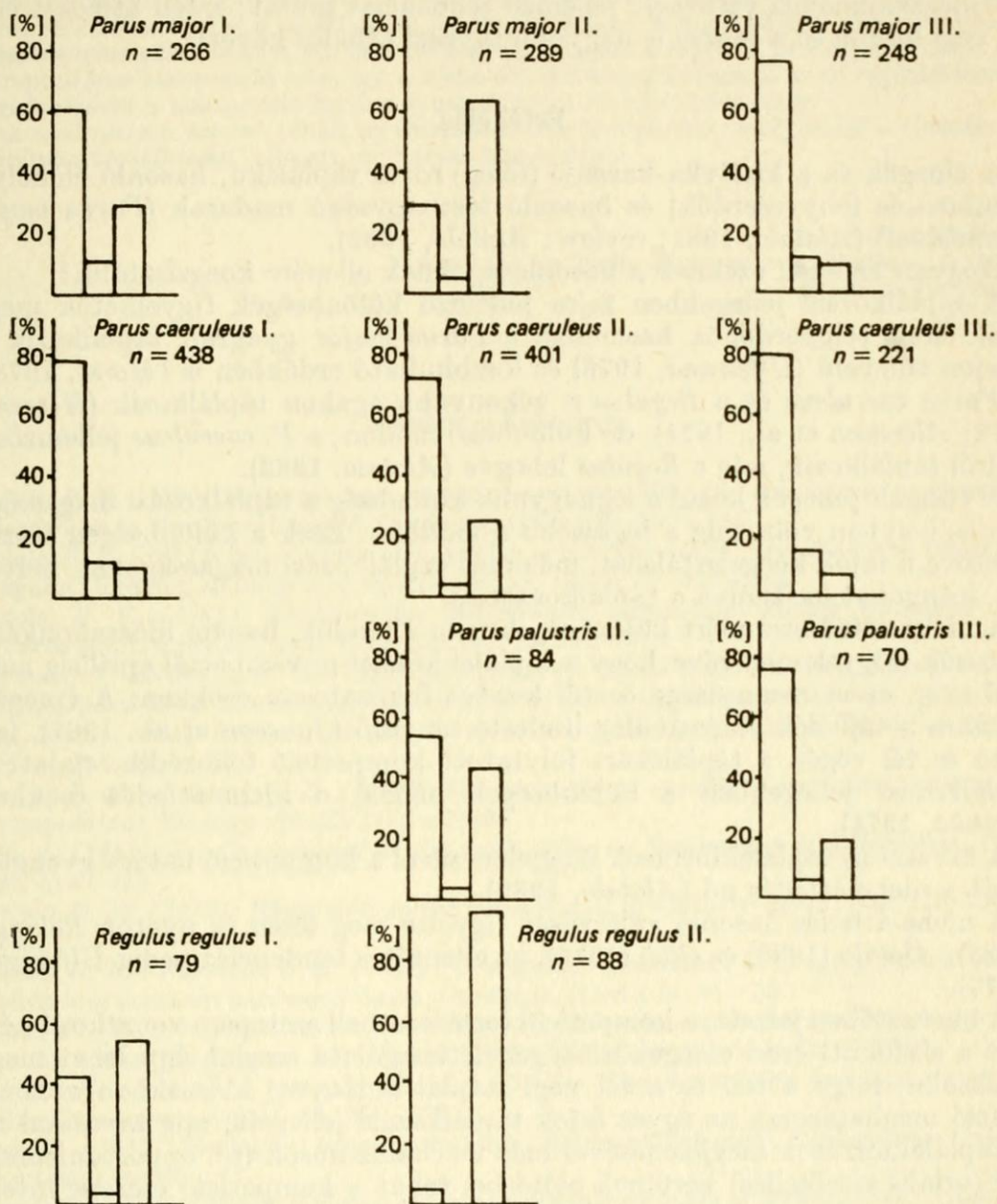
Mód (4. ábra). A *Parus major* és a *Regulus* eltérően viselkedik a tél végi táplálékszűküléskor a *P. caeruleus*-szal szemben. A *Parus major* és a *Regulus* megnöveli a keresések gyakoriságát, míg a *P. caeruleus*, ha kismértékben is, de fokozza az adott hely táplálékforrásainak kihasználását.



4. A vizsgált fajok relatív gyakoriságai a táplálkozási mód kategóriáiban (kopácsolás, keresés, csipegetés, hántás) (lásd még az 1. ábrát). — The relative frequencies of the studied species in the foraging method categories (pecking searching, gleaning, peeling) (see Fig. 1).



*Táplálkozási növényfaj* (5. ábra). A tél végi időszakban a cserjéken táplálkozás kerül előtérbe mind a négy vizsgált faj esetén, de különböző mértékben. A tavaszi időszakban a *Qu. petraea*-t preferálják a *Qu. cerris*-szel szemben, valószínűleg a nagyobb táplálékgyacagság miatt. (A területen a *Qu. petraea* és a *Qu. cerris* aránya 4,8 : 1.)



5. A vizsgált fajok relatív gyakoriságai a táplálkozási növényfajok kategóriáiban (*Qu. petraea*, *Qu. cerris*, cserjék) (lásd még az 1. ábrát). — The relative frequencies of the studied species in the tree species categories (*Qu. petraea*, *Qu. cerris*, Shrubs) (see Fig. 1).



## A niche-átfedés

A vizsgált jellegek *Schoener*-index szerinti niche-átfedés-értékeit az 1. táblázat tartalmazza. A legkisebb niche-átfedés 0,266, a legnagyobb 0,986. Az egyes jellegek átlagai a következő sorrend szerint változnak: magasság = hely < növényfaj < irány < mód. Az esetek 90%-ában a niche-átfedés időszakonkénti változása jellemző tendenciát mutat; a téli átfedést egy tél végi kisebb és a télnél is nagyobb tavaszi átfedés követi.

## Értékelés

A cinegék és a királyka hasonló (főleg) rovar táplálékú, hasonló élőhelyű (lombos- és fenyveserdők) és hasonló testnagyságú madarak (*Parus major* kivételével) (*Alatalo*, 1981: review: *Alatalo*, 1982).

Hogyan képesek ezeknek a hasonlóságoknak ellenére koegzisztálni?

A táplálkozási jellegekben fajra jellemző különbségek figyelhetők meg; a síkfőkúti tölgyerdőhöz hasonlóan a *Parus major* gyakran táplálkozik a talajon túlevelű (*Ulfstrand*, 1976) és lombhullató erdőkben is (*Morse*, 1978). A *Parus caeruleus* és a *Regulus* a vékonyabb ágakon táplálkozik (*Herrera*, 1978; *Alerstam et al.*, 1974), de különböző módon; a *P. caeruleus* jellemzően alulról táplálkozik, míg a *Regulus* lebegve (*Alatalo*, 1982).

A vizsgált jellegek közül a legnagyobb különbség a táplálkozási magasságban és helyben volt, míg a legkisebb a módban. Ezek a különbségek teszik lehetővé a fajok koegzisztálását, más-más táplálkozási magasságokat, helyeket, irányokat használva a táplálkozásban.

A niche-átfedéssel mért különbségek nem állandók, hanem időszakonként változóak. Figyelembe véve, hogy a táplálékkészlet novembertől áprilisig nem újul meg, ezért mennyisége ősztől kezdve fokozatosan csökken. A cinegék számára a táplálék valószínűleg limitáló tényező (*Jansson et al.*, 1981), így télen és tél végén a táplálékért folytatott kompetíció fokozódik, emiatt a táplálkozási jellegekben a különbségek nőnek, a niche-átfedés csökken (*Pianka*, 1974).

A tavaszi új táplálékforrások megjelenésével a kompetíció hatása gyengül, tehát a niche-átfedés nő (*Alatalo*, 1982).

A niche-átfedés hasonló változását figyelte meg télen és nyáron *Rolando* (1983), *Alatalo* (1980) és *Gibb* (1954), az ellentétes tendenciát pedig *Ulfstrand* (1977).

A bevezetőben jelzett, a kompetíció természetbeli szerepére vonatkozó kérdést a síkfőkúti erdő cinegéközösségének vizsgálata szerint úgy lehet megválaszolni, hogy a téli és a tél végi (táplálékhiányos) időszakban a kompetíció meghatározza az egyes fajok táplálkozási jellegeit; míg tavasszal az új táplálékforrások megjelenésével más mechanizmusok (pl. opportunizmus, territoriális viselkedés) kerülnek előtérbe, tehát a kompetíció szerepe intermittáló.

A cinegék talán ökológiai szempontból a legalaposabban vizsgált madársoport (*Lack*, 1971; *Perrins*, 1979), ennek ellenére ismereteink számos tekintetben hiányosak, sőt ellentmondásosak (niche-shift, niche-átfedés és kompetíció kapcsolata, táplálék limitáltsága, a csapatok összetételének hatása a táplálkozási jellegekre), ezért további vizsgálatokkal még jó néhány nem tisztázott részletre derülhet fény.



## Összefoglalás

A *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. palustris* és a *Regulus regulus* táplálkozási jellegei között (táplálkozási magasság, hely, irány, mód, növényfaj) jelentős különbséget figyeltem meg; télen, tél végén és tavasszal pl. a *Parus major* gyakran táplálkozik a talajon, a *P. caeruleus* és a *Regulus* a vékonyabb ágakon. A *Parus caeruleus* jellemző táplálkozási módja a fejjel lefelé táplálkozás, míg a *Regulus*-ra a lebegés jellemző. A különbségeket a niche-átfedéssel mérve, a vizsgált jellegek közül a legjobban szegregáló a magasság és a hely volt, míg a legkisebb különbségeket a táplálkozási módban találtam. A fajok közötti niche-átfedések időszakonként változnak. A téli és a tél végi időszakban a táplálék limitáltsága miatt az interspecifikus kompetíció erős, így a niche-átfedés kicsi. Tavasszal az új táplálékforrás megjelenésével a kompetíció hatása gyengül, így a niche-átfedés nagy.

Az eredmények szerint tehát, az interspecifikus kompetíció befolyásolja a cinegék és a királyka táplálkozási jellegeit, de hatása intermittáló.

A szerző címe:

Székely Tamás

Kossuth Lajos Tudományegyetem, Ökológiai Intézet

H-4026 Debrecen

Pf. 14.

## Irodalom—References

- Alatalo, R. V. (1980):* Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in Northern Finland. *Oecologia. (Berl.)* 45. 190–196.
- Alatalo, R. V. (1981):* Interspecific competition in tits (*Parus* spp.) and Goldcrest (*Regulus regulus*) foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos.* 37. 335–344.
- Alatalo, R. V. (1982):* Evidence for interspecific competition among European tits (*Parus* spp.): a review. *Ann. Zool. Fennici.* 19. 309–317.
- Alerstam, T. – Nilsson, S. G. – Ulfstran, S. (1974):* Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos.* 25. 321–330.
- Cody, M. L. (1974):* Competition and the structure of bird communities. Princeton Univ. Press, Princeton. NJ.
- Connor, E. F. – Simberloff, D. (1979):* The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology.* 60. (6) 1132–1140.
- Gibb, J. (1954):* Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. *Ibis.* 96. 513–543.
- Herrera, C. M. (1978):* Niche shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis.* 120. 236–240.
- Holmes, R. T. – Robinson, S. K. (1981):* Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwood forest. *Oecologia. (Berl.)* 48. 31–35.
- Jakucs P. (1973):* „Sikfőkút Project”. Egy tölgyes ökoszisztéma környezetbiológiai kutatása a bioszféraprogram keretén belül. *MTA Biol. Oszt. Közlem.* 16. 11–25.
- Jansson, C. – Ekman, J. – von Brömsen, A. (1981):* Winter mortality and food supply in tits (*Parus* spp.). *Oikos.* 33. 261–271.
- Lack, D. (1971):* Ecological isolation in birds. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh.
- MacArthur, R. H. (1958):* Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. *Ecology.* 39. 599–619.
- MacArthur, R. H. – Levins, R. (1967):* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Natur.* 102. 377–385.
- MacArthur, R. H. – Wilson, E. O. (1967):* The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton. NJ.
- Molnár, Gy. (1983):* Niche-átfedésvizsgálatok *Sturnus vulgaris*nál és a *Passer montanus*nál. *MME Tud. Ülés. I.* 103–107.



- Morse, D. H. (1978): Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*. 120. 298 – 312.
- Perrins, C. M. (1979): British tits. Collins, London.
- Pianka, E. R. (1974): Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 77. 2141 – 2145.
- Renkonnen, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo*. 6. 1 – 231.
- Rolando, A. (1983): Ecological segregation of tits and associated species in two coniferous woods of northern Italy. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 17. 1 – 18.
- Saether, B. E. (1982): Foraging niches in a passerine bird community in a Grey Alder forest in Central Norway. *Ornis Scand.* 13. 149 – 163.
- Schoener, T. W. (1970): Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*. 51. 408 – 418.
- Schoener, T. W. (1982): The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70. 586 – 595.
- Schoener, T. W. (1984): Contest to the claims of Walters et al. and evolutionally significance of competition. *Oikos*. 43. 248 – 251.
- Strong, D. R. Jr. (1983): Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. *Amer. Natur.* 122. 636 – 660.
- Török, J. (1983): Diet niche analysis for three hollow-nesting avian species (*Parus major*, *P. caeruleus*, *Ficedula albicollis*). *Pusztá*. 1/10. 55 – 69.
- Török, J. – Csorba, G. (1984): Food of nestlings of Treecreepers, Nuthatches and woodpeckers in an oak forest near Budapest. (In press)
- Ulfstrand, S. (1976): Feeding niches of some passerine birds in a south Swedish coniferous plantation in winter and summer. *Ornis Scand.* 7. 21 – 27.
- Ulfstrand, S. (1977): Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia*. (Berl.) 27. 23 – 45.
- Walters, G. H. – Hulley, T. E. – Craig, A. J. F. K. (1984): Spetiation, adaptation and interspecific competition. *Oikos*. 43. 246 – 248.
- Wiens, J. A. (1982): On size ratios and sequences in ecological communities: Are there no rules? *Ann. Zool. Fennici*. 19. 297 – 308.

### Interspecific competition between tits (*Parus* spp.) and Golderest (*Regulus regulus*) in winter and spring

T. Székely

KLTE Ecological Inst., Debrecen, Hungary

Foraging differences of *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. palustris* and *Regulus regulus* were observed in a Hungarian oak forest. *Parus major* very often foraged on the ground, *P. caeruleus* and *Regulus regulus* on the thinner branches. The characteristic foraging posture for *P. caeruleus* was the downward position, whilst *Regulus regulus* often hovered.

In winter, the species mostly differed in the foraging place and posture, in late winter and spring in the foraging height. The least difference could be observed in the foraging method during each period. In winter/late winter when the food was limited, the species were separated from each other, therefore the interspecific competition for food might be strong. In spring, when new food resources appeared, the niche overlap increased, so the competition was weaker than before. Therefore, the competition had an effect on the foraging characteristics of tits and Golderest, but the effect was stronger in winter/late winter than in spring.



## Introduction

Over the last two decades there has been a rather fast development in community ecology. Since *MacArthur* (1958), many papers have been published which relied on this relatively uncomplicated observational method (*Cody*, 1974; *Morse*, 1978; *Holmes – Robinson*, 1981; *Saether*, 1982). This fast development was caused by this observational method together with the new theories (competition, resource, partitioning, limiting similarity – *MacArthur – Levins*, 1967; *MacArthur – Wilson*, 1967). In the last few years, many parts of the results were questioned e. g. the Hutchinsonian size ratios by *Wiens* (1982) and the regularity in the island bird faunas by *Connor – Simberloff* (1979) (see review: *Schoener*, 1982). The central question of the debate is the role of competition in nature. The orthodox competitionists (*Strong's* expression, 1983) regard competition as a main organizing force, but others take it as merely one of the many factors (e.g. climate, parasites, prey).

I intended to study the role of competition in an oak forest in Hungary, where these types of observation were missing altogether.

## Study area

The Síkfőkút Project is in north-east Hungary, 6 km from Eger. The 64 hectare oak forest consists of two tree species (*Qu. petraea* and *Qu. cerris*) and 16 shrub species (e. g. *Acer campestre*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus mas*). The average height of the trees is between 15 and 20 m, the shrub layer is between 1 and 4 m (*Jakucs*, 1973).

## Methods

### Field work

I formed the characters and categories with *J. Török*: 1. Foraging height, 2. Place, 3. Posture, 4. Method, 5. Tree species. (See the categories in Fig 1 – 5.) The data for each character was collected every 15 minutes. One individual was observed for up to 20 consecutive times. The first two characters were estimated, the first by considering some measured tree height, and the second by considering the bird's size.

The species studied were: Great Tit (*Parus major* L.), Blue Tit (*Parus caeruleus* L.), Marsh Tit (*Parus palustris* L.), and Goldcrest (*Regulus regulus* L.). The materials were collected between November 1983 and May 1984.

The months were grouped into periods: winter (I) included November, December and January; late winter (II) February and March; and spring (III) April and May. If the amount of data was fewer than 50 ( $n < 50$ ) it was omitted.

### Niche overlap

The niche overlap was measured by the *Schoener*-index (*Schoener*, 1970; *Renkonnen*, 1938):

$$O = 1 - \frac{1}{2} \sum |p_{xi} - p_{yi}|,$$

where:  $p_{xi}$  – is the relative frequency of species  $x$  in category  $i$ ;

$p_{yi}$  – is the relative frequency of species  $y$  in category  $i$ .

The maximum value of the index is 1, the minimal 0.



## Results

### Foraging characteristics

*Height* (Fig. 1). *Parus major*, *P. palustris* and *Regulus regulus* very often foraged on the ground, and on shrub in winter and late winter. Perhaps the reason for this is that the prey animals retired to the lower heights. *Parus caeruleus* foraged evenly in winter and late winter, but in spring the 9 – 11.9 m height was preferred. The two other *Parus* species foraged more evenly in spring.

*Place* (Fig. 2). *Parus major* fed on the thick branches in winter and late winter because of its bigger size. In spring each of the *Parus* species foraged more frequently on leaves and thin branches. This may be because the food resource appeared mainly in these places (*Lepidoptera* larvae, *Dipteras*, spiders) (Török, 1983).

*Posture* (Fig. 3). In late winter, *Parus major* and *Regulus regulus* foraged with rather similar postures, but in a different way to *P. palustris* and *P. caeruleus*. However, the latter two species also foraged in a similar way, *Parus caeruleus* very often hanged upside down. The characteristic feeding posture of *Regulus regulus* was hovering.

*Method* (Fig. 4). In late winter, *Parus major* and *Regulus regulus* behaved differently from *P. caeruleus* in their foraging method. *Parus major* and *Regulus regulus* increased the foraging frequency and searched more places, whilst *P. caeruleus* increased the gleaning in the same place.

*Tree species* (Fig. 5). In late winter each of the species foraged more often on shrubs. The patterns of the species were very similar in spring, they preferred *Qu. petraea* to *Qu. cerris*. (The ratio of oaks in the forest is 4.8:1.)

### Niche overlap

The average niche overlap was the highest in the foraging method in each period (Table 1). The lowest niche overlap was in the foraging place and posture in winter. In late winter and spring the niche overlap of the foraging height was the lowest. This is possibly because the foraging method was less variable than the others, and it had fewer categories than the place and height.

In 90% of the cases the tendency was as follows. In late winter the niche overlap was lower than in winter, and in spring it was the highest.

## Discussion

The tits and the Goldcrest are similar as they are mainly insectivorous birds. They have rather similar habitats (mainly deciduous and coniferous forests) and their sizes are similar (except for *Parus major*) (Alatalo, 1981; review: Alatalo, 1982). In spite of these similarities there were a great number of differences between the species in winter and late winter. *Parus major* very often foraged on the ground in Sikkökút, just like in other deciduous forests (Morse, 1978) and coniferous ones (Ulfstrand, 1976). *Parus caeruleus* and *Regulus regulus* foraged on thinner branches but in a different manner (Herrera, 1978; Alerstam et al., 1974). *Parus caeruleus* foraged in a downwards posture while *Regulus regulus* hovered (Alatalo, 1982).

In winter and late winter, when the birds spent more than 90% of their time foraging, these differences made it possible for them to frequently forage with other species (such as woodpeckers, Nuthatches, and treecreepers) in multispecific flocks. The foraging differences, measured by the niche overlap, changed from winter to spring. The food resource could not be renewed from November to April, therefore the food mass only decreased from autumn to spring.

Food is probably a limiting factor for the tits (Jansson et al., 1981), so the competition for food became more difficult in late winter. When the food mass decreased, the species could make use of these scarce resources more effectively if they were separated from each other. That's why the niche overlap decreased in every characteristic in late winter (Pianka, 1974).

When the new food resources appeared in spring, the competition for food became weaker with the niche overlap growing (Alatalo, 1982). After leafing, the species became more closely packed together in the foraging characteristics.

Similar overlap changes were observed in winter and summer by Rolando (1983), Alatalo (1980) and Gibb (1954), but an opposite trend was reported by Ulfstrand (1977).