

Die lokomotorische Aktivität des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*)

R. Zwahlen

Zoologisches Institut der Universität Bern,
Abteilung für Morphologie und Biologie der Wirbeltiere (Leiter: Prof. Dr. W. Huber)

Eingegangen am 1. September 1975

The Locomotor Activity of the Squirrel (*Sciurus vulgaris*)

Summary. The locomotor activity of *Sciurus vulgaris* has been observed in the field and in caged animals.

Onset and cessation of activity (data from the cage only): Activity starts before sunrise and correlation with sunrise is very high ($0.838 \leq r \leq 0.990$). Cessation of activity normally lies before sunset, during summer late in the afternoon, in winter often already before noon. It is scattered to a greater extent than onset of activity, correlation with sunset being $0.535 \leq r \leq 0.798$.

Daily pattern: It is a bigeminus, although widely subject to seasonal variations. The afternoon peak is lacking from November till February, begins to form in March and reaches as much as 33.5% of total activity in September. The pause occurring at noon is most distinct during summer and vanishes gradually during the autumn months. Data from the field and from the cage show essentially the same pattern.

Annual pattern: In the cage, activity is least during winter, increases gradually to a maximum in September followed by a sharp decrease to the winter minimum. The curve derived from the field observations shows a bimodal shape with a first peak in April and a second, more distinct one in September. A combination of the two groups of data shows three phases: December to May with irregular variations, May to September showing a conspicuous increase to maximal activity, September to December with sharp decrease to the winter minimum.

Zusammenfassung. Die lokomotorische Aktivität von *Sciurus vulgaris* im Freiland und im Käfig wurde untersucht.

Aktivitätsbeginn und -ende (nur Käfigbeobachtungen): Der Aktivitätsbeginn liegt kurz vor Sonnenaufgang und ist eng damit korreliert ($0,838 \leq r \leq 0,990$). Das Aktivitätsende erfolgt meist vor Sonnenuntergang, im Sommer am späten Nachmittag, im Winter oft schon vor Mittag, und zeigt eine sehr große Streuung. Korrelation Aktivitätsende — Sonnenuntergang $0,535 \leq r \leq 0,798$.

Tagesmuster der Aktivität: Es ist ein Bigeminus, der allerdings starken saisonalen Schwankungen unterworfen ist. Das Nebenmaximum fehlt von November bis Februar, entsteht ab März und macht im September 33,5% der Gesamtaktivität aus. Die mittägliche Ruhepause ist im Sommer am deutlichsten und verschwindet im Herbst sukzessive. Freiland- und Käfigbeobachtungen ergaben im wesentlichen das gleiche Bild.

Jahresperiodik: Im Käfig ist die Aktivität im Winter am geringsten, steigt allmählich bis zu einem Maximum im September und fällt dann sehr rasch ab. Im Freiland läßt sich ein zweigipfliger Kurvenverlauf erkennen mit einem ersten Maximum im April und einem zweiten, deutlicheren im September. Eine Zusammenfassung von Käfig- und Freilandergebnissen läßt drei Phasen erkennen: Dezember bis Mai mit starken Schwankungen, Mai bis September mit deutlichem Anstieg zum Herbstmaximum, September bis Dezember mit steilem Absinken der Aktivitätskurve auf das winterliche Tief.

1. Einleitung

Eine eingehende Untersuchung des tages- und jahreszeitlichen Aktivitätsmusters des Eichhörnchens fehlt bis jetzt. Da sich von einer solchen Untersuchung her viele Berührungspunkte mit anderen Fragen aus der Biologie einer Tierart ergeben, habe ich versucht, ein möglichst umfassendes Bild dieser Aktivität zu erhalten. Von vornherein stand fest, daß die Untersuchung sich zu einem großen Teil auf Käfigbeobachtungen stützen muß, was aber Freilandbeobachtungen nicht erübrigt.

Folgenden Personen, die mich bei der Durchführung meiner Arbeit unterstützt haben, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen: Herrn Prof. Dr. W. Huber, unter dessen Leitung die Arbeit entstand, für sein großes Entgegenkommen, sein fortwährendes Interesse und seine aufbauende Kritik beim Abfassen des Manuskripts; Herrn F. Blaser, kantonaler Forstdirektor, und Herrn H. Schaerer, kantonaler Jagdinspektor, für das Überlassen eines Esterline Angus Event-Recorders sowie für die Bewilligung, Eichhörnchen zu fangen und zu halten; Herrn Dr. H. Saegesser, Direktor des Tierparks Dählhölzli, Bern, für die Erlaubnis zum und die Hilfe beim Fang von Eichhörnchen im Dählhölzli.

2. Material und Methode

2.1. Käfiguntersuchungen

2.1.1. Die Tiere

Alle im Käfig untersuchten Individuen (mit Ausnahme der dort geborenen Jungtiere) stammen aus dem Tierpark Dählhölzli, Bern. Wichtig ist, daß die Tiere aber keinesfalls zahm waren und auch im Käfig kein Versuch unternommen wurde, sie zu zähmen. Von folgenden Tieren wurde die Aktivität registriert:

- Nr. 1 (♂): Januar 1971 bis März 1972.
- Nr. 2 (♀): Januar 1971 bis 13. August 1971.
- Nr. 3 (♂): Jungtier, 14. August 1971 bis März 1972.
- Nr. 4 (♀): Januar 1973 bis Juni 1973.
- Nr. 5 (♂): Januar 1973 bis Dezember 1973.
- Nr. 6 (♀): September 1973 bis Oktober 1973.

Das Alter der Tiere war unbekannt, jedoch handelte es sich mit Ausnahme von Nr. 3 und evtl. Nr. 6 um adulte Tiere.

Von zwei Tieren (Nr. 1 und 5) liegt ein volles Jahr Registrierung vor. Nr. 2 warf im Käfig zwei Jungtiere, welche Anfang Juli begannen, außerhalb des Nistkastens aktiv zu sein. Es können hier also nur die Werte Januar bis Juni verwendet werden. Am 13. August wurden das Muttertier und eines der Jungtiere in Freiheit gesetzt, das andere Jungtier (Nr. 3) blieb im Käfig. Leider gingen beide ♀♀ der zweiten Versuchsserie aus unbekanntem Gründen ein, Nr. 4 Anfang Juli, das Ende August eingesetzte Nr. 6 bereits Anfang November. Die übrigen Tiere wurden nach Beendigung der Untersuchung in Freiheit gesetzt.

Die Registrierung der Aktivität während den ersten Gefangenschaftstagen wurde nicht in die Auswertung miteinbezogen, da sich die Tiere zuerst den veränderten Bedingungen anpassen mußten.

2.1.2. Haltungsbedingungen

Die Tiere wurden in einem geräumigen Käfig im Freien untergebracht, wo sie weitgehend den natürlichen klimatischen Bedingungen ausgesetzt waren. Der Käfig ist in zwei Abteile getrennt, von denen jedes als Einrichtung zwei Nistkästen, zwei Futterstellen und einen Kletterbaum enthält. Die Tiere wurden einzeln gehalten, waren aber nur durch ein Drahtgitter voneinander getrennt. Lediglich vom 10. März bis 4. April 1971 wurden Nr. 1 und 2 vereinigt (vgl. dazu Zwahlen, 1975, wo sich auch weitere Einzelheiten über die Haltungsbedingungen finden).

2.1.3. Registrierung der Aktivität und Auswertung

Als Registrierapparatur diente mir ein Esterline Angus Event-Recorder mit 20 Kanälen. In jeder der beiden Käfighälften waren 10 Trittkontakte verteilt, und zwar je einer bei jedem Nistkasten und bei jeder Futterstelle, je einer am Kletterbaum und am Boden und die übrigen je vier an den Käfigwänden. Gelegentliche Beobachtungen haben gezeigt, daß sowohl Art als auch Verteilung der Kontaktstellen gut gewählt waren. Die Tiere betreten sie sehr häufig, was natürlich für diese Art von Aktivitätsregistrierung von ausschlaggebender Bedeutung ist. Jedes Betreten eines solchen Trittkontaktes schloß einen Stromkreis, was dann von der entsprechenden der 20 Federn des Event-Recorders als Ausschlag registriert wurde. Ein Synchronmotor bewegt das Registrierpapier mit konstanter Geschwindigkeit weiter. Bei einer Laufgeschwindigkeit von $1\frac{1}{2}$ Inch oder 38,1 mm pro Stunde umfaßte die kleinste auf dem Papier aufgedruckte Unterteilung eine Zeitspanne von 4 min. Diese Geschwindigkeit ergab einerseits ein ausreichendes Auflösungsvermögen, andererseits eine Streifenlänge von 36 Inch oder 91,44 cm pro 24 Std, was noch gut überblickbar war. Die einzelnen Ausschläge verschmolzen oft miteinander und konnten im Extremfall, bei besonders häufiger Benützung einer einzigen Kontaktstelle, sogar zu einem geschlossenen Band werden. Ich zählte aus diesem Grunde nicht die Ausschläge, sondern stellte lediglich fest, ob in einem beliebigen 4-min-Intervall eine Kontaktstelle mindestens einmal betreten worden war. Diese Art der Auszählung lieferte bei 10 Kontaktstellen und 15 4-min-Intervallen einen maximal möglichen Aktivitätswert von 150 pro Stunde. Der höchste Wert, der tatsächlich erreicht wurde, war 91. Die Aktivität wird also immer, obiger Beschreibung folgend, als absolute Zahl angegeben.

2.2. Freilanduntersuchungen

2.2.1. Das Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet wählte ich ein ungefähr 10 ha großes Waldareal in der Nähe von Biel (schweizerisches Mittelland). Es handelt sich um den nördlichsten Zipfel eines größeren zusammenhängenden Waldes und ist leicht nach NW geneigt. Die Höhe über Meer beträgt ungefähr 470 m. Der Wald wird intensiv bewirtschaftet und besteht größtenteils aus Buche und Fichte, mit kleineren Beimengungen von Tanne und Föhre. Er dürfte etwa dem Durchschnittsbild eines Waldes im schweizerischen Mittelland entsprechen. Der Käfig steht rund 200 m von diesem Wald entfernt.

2.2.2. Vorgehen

Der Wald wurde regelmäßig begangen und bei jeder Beobachtung eines Eichhörnchens Ort, Zeit und Tätigkeit des Tieres notiert. Da bei Freilanduntersuchungen dieser Art kein anderes Maß für die Aktivität zur Verfügung steht, drücke ich sie als durchschnittliche Zahl beobachteter Tiere pro Beobachtungsstunde aus. Natürlich ist es wichtig, den ganzen Jahreszyklus zu erfassen. Die meisten Beobachtungen haben ich zwischen November 1970 und Oktober 1971 gemacht. Tabelle 1 gibt die Verteilung der Beobachtungszeit an. In den Sommermonaten ist eine größere Anzahl von Beobachtungsstunden nötig, da sich die Aktivität der Tiere dort auf eine bis doppelt so lange Lichtzeit verteilt. Aus praktischen Gründen (s. u.) habe ich bei der Auswertung der Feldbeobachtungen jeweils die beiden aus der Tabelle ersichtlichen Kategorien beibehalten.

Die Beobachtungszeit erstreckte sich über die Zeitspanne von $\frac{1}{2}$ Std vor Sonnenaufgang (SA) bis maximal $\frac{1}{2}$ Std nach Sonnenuntergang (SU). Der Beginn der Beobachtungen mag damit insofern zu spät angesetzt gewesen sein, als die Käfiguntersuchungen zeigten, daß die Aktivität schon früher einsetzte. Die Dunkelheit verunmöglichte jedoch einen früheren Beobachtungsbeginn.

Beobachtet wurde mit einem 8×30 Feldstecher. Haupthindernis stellte die vor allem während der Vegetationsperiode geringe Sichtweite dar. Ich habe denn auch einen beträchtlichen Prozentsatz der Tiere auf akustischem Weg entdeckt, teils anhand der Klettergeräusche, vor allem aber durch die Geräusche, die entstehen, wenn die Tiere fressen und dabei den Abfall (Zapfenschuppen u. ä.) fallenlassen. Ferner machte sich eine geringere Anzahl auch durch die charakteristischen Schnalzlaute bemerkbar.

Tabelle 1. Verteilung der Beobachtungszeit auf die einzelnen Monate

Monat	Jahr ^a		Total ^b	
	Std	Tiere	Std	Tiere
Januar	48	23	53	24
Februar	55,5	43	65	49
März	63	36	71,5	37
April	67	82	92	98
Mai	68	34	84	63
Juni	65	48	104,5	57
Juli	98	101	106,5	101
August	61,5	55	91,5	93
September	43,5	98	61,5	114
Oktober	51	91	68	111
November	32,5	27	56,5	35
Dezember	45	28	56	33
Total	698	666	910	815

^a Beobachtungsjahr November 1970 bis Oktober 1971.

^b Beobachtungsjahr plus alle übrigen seit 1969 gemachten Beobachtungen.

3. Ergebnisse

3.1. Aktivitätsbeginn und Aktivitätsende

Das Eichhörnchen als typisch hellaktives Tier zeigt wahrscheinlich nur während der Brunst nächtliche Aktivität (Eibl-Eibesfeldt, 1951; Zwahlen, 1975). Während der übrigen Zeit läßt sich sehr genau ein Beginn und ein Ende der täglichen Aktivität definieren. Da es unter Freilandbedingungen kaum möglich ist, darüber genaue Angaben zu erhalten, muß ich mich hier auf die an den Käfigtieren gewonnenen Befunde beschränken. Am Beispiel von Tier Nr. 1 sind die Verhältnisse in Abb. 1 dargestellt. Die übrigen Tiere zeigten das gleiche Bild. Die Punkte wurden wie folgt festgesetzt:

a) Der Aktivitätsbeginn liegt in demjenigen 4-min-Intervall, in dem die ersten Ausschläge nach der nächtlichen Ruhepause registriert wurden, unter der Voraussetzung, daß auch in den folgenden Intervallen Aktivität auftrat. Diese Einschränkung ist nötig, weil vor allem im Sommer bisweilen einzelne Ausschläge, meist von Kontaktstellen bei Nistkästen herrührend, isoliert dastanden, die Aktivität jedoch erst später einsetzte. Das bedeutet, daß das Tier den Nistkasten verlassen hat, um draußen noch eine Weile unbeweglich zu verharren. Die gleiche Einschränkung machen auch Holler u. Marsden (1970).

b) Sinngemäß gilt für das Aktivitätseende, daß es in demjenigen 4-min-Intervall liegt, in dem zuletzt Aktivität registriert wurde, wobei auch hier vereinzelte spätere Ausschläge unberücksichtigt blieben. Auch dieser Fall trat vor allem im Sommer auf, wenn ein Tier vor dem Aufsuchen des Nistkastens noch eine Weile auf dem Trittbrett desselben verharrte.

Der Aktivitätsbeginn ist sehr eng mit SA korreliert, und zwar liegt er in den weitaus meisten Fällen vor SA. Im Gegensatz zu dieser strengen Fixierung steht

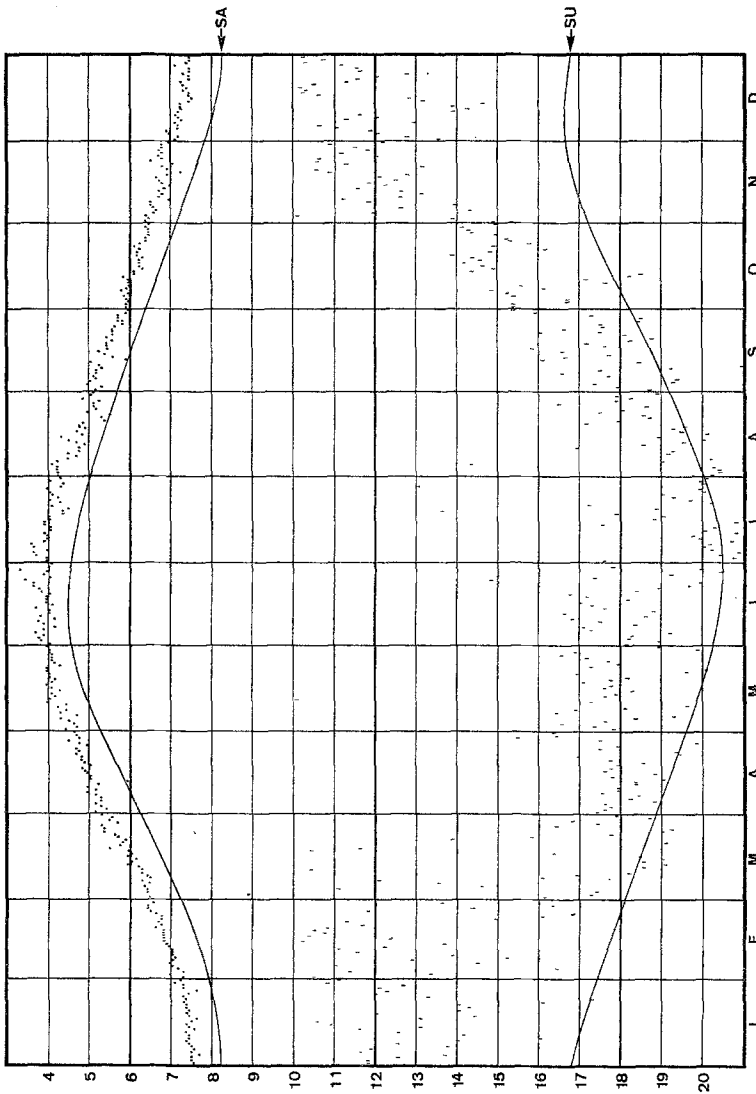


Abb. 1. Beginn und Ende der täglichen Aktivität während eines Jahres (Tier Nr. 1). Abszisse: Monate; Ordinate: Tageszeit. SA Sonnenaufgang, SU Sonnenuntergang, • Aktivitätsbeginn, | Aktivitätsende. Die übrigen Tiere zeigen das gleiche Bild

die außerordentlich große Streuung des Aktivitätsendes. Im Sommer dauert die Aktivität meist weit in den Nachmittag hinein an, währenddem sie im Winter oft schon vor dem Mittag endet. Das steht natürlich mit der jahreszeitlichen Veränderung des Tagesmusters der Aktivität im Zusammenhang (vgl. Abb. 4).

Der Zusammenhang zwischen Aktivitätsbeginn und SA einerseits sowie Aktivitätsende und SU andererseits wird noch in Tabelle 2 verdeutlicht. Erwartungsgemäß ist in der ersten Gruppe die Korrelation sehr viel enger als in der zweiten. Außerdem liegen die Regressionskoeffizienten für die Beziehung zwischen Aktivitätsbeginn und SA alle in der Nähe von 1, was eine annähernd parallele Ver-

Tabelle 2. Zusammenhang zwischen SA und Aktivitätsbeginn (oben) bzw. SU und Aktivitätsende (unten)

Tier	r	b	N
Nr. 1	0,990	0,968	364
Nr. 3	0,969	0,848	231
Nr. 5	0,949	1,078	343
Nr. 2	0,988	0,889	179
Nr. 4	0,989	1,002	161
Nr. 6	0,838	0,916	60

Tier	r	b	N
Nr. 1	0,798	1,877	364
Nr. 3	0,566	1,418	232
Nr. 5	0,535	1,314	353
Nr. 2	0,728	2,346	181
Nr. 4	0,616	1,578	176
Nr. 6	0,599	2,408	59

r = Korrelationskoeffizient; b = Steigung der Regressionsgeraden; N = Anzahl der Tage. Alle Korrelationskoeffizienten sind hoch gesichert ($P < 0,01$).

schiebung der beiden Parameter im Verlaufe des Jahres bedeutet. Diejenigen für die Beziehung zwischen Aktivitätsende und SU sind durchwegs viel höher, entsprechend dem Umstand, daß das Aktivitätsende um so weiter vor SU liegt, je kürzer die Tage sind, die Verschiebung der beiden Parameter also nicht parallel verläuft.

In Abb. 2 sind die Monatsdurchschnitte der Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und SA mit den 95%-Vertrauensgrenzen für den wahren Mittelwert dargestellt. Auf Grund der Abbildung ist nicht zu entscheiden, ob trotz der erheblichen individuellen Unterschiede der Änderung dieser Differenz im Jahresverlauf eine Gesetzmäßigkeit zugrundeliegt, d.h. ob diese Änderungen von der Verschiebung des SA abhängig sind oder nicht.

Tabelle 3 legt die Vermutung nahe, daß eine solche Gesetzmäßigkeit besteht. Das Jahr wurde hier in die Abschnitte Dezember bis Juni mit zunehmender, Juni bis Dezember mit abnehmender Helligkeitsdauer aufgeteilt. Für beide Jahreshälften ist angegeben, wie oft von einem Monat zum nächsten die durchschnittliche Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und SA zunimmt und wie oft sie abnimmt. Die jeweils 1. Spalte enthält sämtliche Differenzen (die oft sehr klein sind), die 2. nur diejenigen, die nach t -Test mindestens auf der 5%-Schranke oder besser gesichert sind.

Beide Gruppen zeigen übereinstimmend folgendes Bild: In der ersten Jahreshälfte überwiegt die Abnahme, d.h. der durchschnittliche Aktivitätsbeginn nähert sich dem SA. In der zweiten Jahreshälfte überwiegt die Zunahme, der Aktivitätsbeginn entfernt sich also vom SA. Beide Gruppen von Resultaten ergaben im Vierfeldtest ein Resultat von $5\% > P > 1\%$. Es besteht also ein gesicherter Unter-

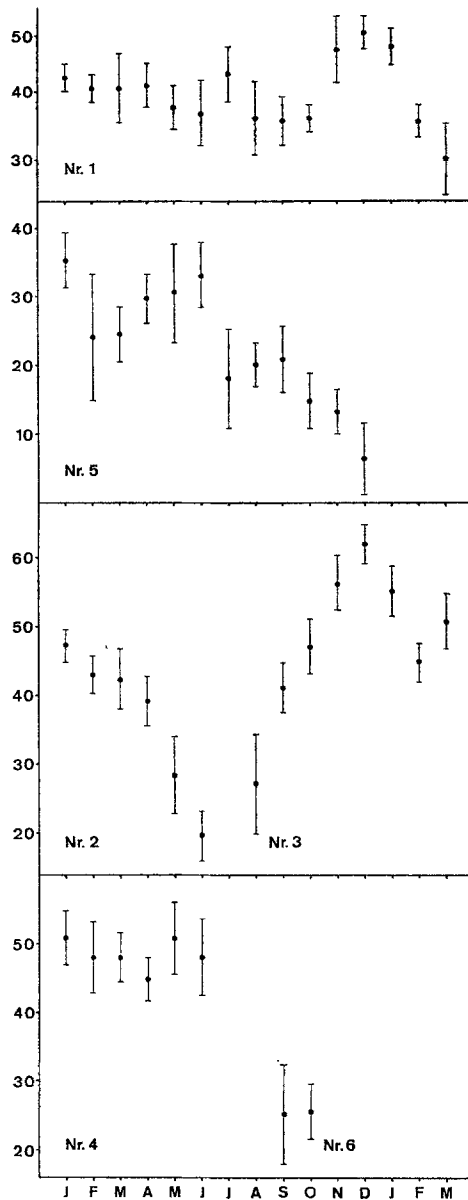


Abb. 2. Monatsdurchschnitte der Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und SA mit den 95% Vertrauensgrenzen für den wahren Mittelwert. Angaben für alle Tiere während der ganzen jeweiligen Beobachtungsdauer. Ordinate: Minuten vor SA. Weitere Erklärungen im Text

schied in der Veränderung dieser Differenz in den beiden Jahreshälften. Dieses Verhalten könnte durch die Trägheit des endogenen Rhythmus erklärt werden, der sich nur mit einer gewissen Verzögerung den sich ändernden Sonnenaufgangszeiten an-

Tabelle 3. Veränderung der Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und SA von Monat zu Monat

Monat	Anzahl Angaben	Zunahme		Abnahme		Tiere Nr.
		total	gesichert	total	gesichert	
D—J	2	—	—	2	1	1, 3
J—F	6	—	—	6	4	1—5 (1 doppelt)
F—M	6	2	1	3	1	1—5 (1 doppelt)
M—A	4	2	—	2	—	1, 2, 4, 5
A—M	4	2	—	2	1	1, 2, 4, 5
M—J	4	1	—	3	1	1, 2, 4, 5
Total	26 ^a	7	1	18	8	
J—J	2	1	1	1	1	1, 5
J—A	2	1	—	1	1	1, 5
A—S	3	2	1	1	—	1, 3, 5
S—O	4	3	1	1	—	1, 3, 5, 6
O—N	3	2	2	1	—	1, 3, 5
N—D	3	2	1	1	—	1, 3, 5
Total	17	11	6	6	2	

^a Von diesen 26 Angaben konnten nur 25 verwendet werden, da in einem Fall zwei aufeinanderfolgende Monatsdurchschnitte genau gleich waren.

paßt, bei Längerwerden der Tage vom SA also fast eingeholt wird, bei Kürzerwerden dagegen immer stärker nachhinkt. Möglicherweise läßt sich auch der deutlich herausstechende Wert für den Monat Juli bei Tier Nr. 1 wie folgt deuten: weiterhin Verschiebung des Aktivitätsbeginns in die gleiche Richtung, obwohl sich der SA schon gegenläufig verschiebt. Eine Anpassung an die neuen Verhältnisse würde dann erst ungefähr einen Monat später erfolgen.

Aus Abb. 2 ist ersichtlich, daß nicht alle Tiere diesem allgemeinen Verhalten folgen. Ziemlich gute Übereinstimmung damit zeigen die Tiere Nr. 1, 2 und 3, währenddem Nr. 5 ein diesem Muster weitgehend gegenläufiges Bild zeigt. Nr. 4 und 6 lassen sich nur schwer einordnen, vor allem weil keine gesicherten Unterschiede auftreten.

Eine etwas differenziertere Aussage läßt sich auf Grund von Abb. 3 machen, wo die Durchschnittswerte von Abb. 2 mit dem Beginn der Dämmerung in Zusammenhang gebracht werden. Es zeigt sich im Allgemeinen eine gute Übereinstimmung. Vor allem fügen sich hier auch Nr. 4 und Nr. 6 ohne weiteres ein, während das veränderte Verhalten von Nr. 5 in der zweiten Jahreshälfte wieder sehr deutlich zum Ausdruck kommt. Der steile Abfall von April bis Juni in der Kurve von Nr. 2 steht wahrscheinlich mit der im Mai erfolgten Geburt der Jungen in Zusammenhang. Es kann also angenommen werden, daß die Dämmerung als Zeitgeber wirkt, wobei jedes Tier eine etwas andere Weckhelligkeit hätte. Die großen individuellen Unterschiede zeigen deutlich, daß ein einzelnes Tier nicht ausreicht, um über ein arttypisches Aktivitätsmuster Auskunft zu geben.

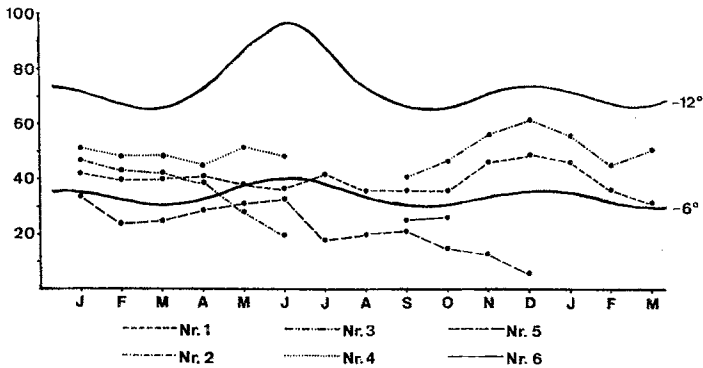


Abb. 3. Vergleich des Aktivitätsbeginns (Durchschnittswerte) mit dem Beginn der nautischen (Sonnenhöhe -12°) und der bürgerlichen (-6°) Dämmerung. Weitere Erklärungen im Text

3.1.1. Diskussion

Es stellt sich hier die Frage, wie der Aktivitätsrhythmus mit der Umwelt synchronisiert wird. Folgende Möglichkeiten scheinen denkbar:

a) Das Tier erwacht und wartet im Nistkasten auf das „Eintreten“ des Zeitgebers, in diesem Fall also wahrscheinlich eine bestimmte Helligkeit.

b) Treten die erwünschten Bedingungen nicht ein, so wird es nach einiger Zeit trotzdem aktiv.

c) Das Tier wird durch die innere Uhr geweckt und verläßt den Nistkasten sofort.

Eine Korrelation zwischen Helligkeit und Aktivitätsbeginn, die ich für Tier Nr. 1 berechnet habe, ergab mit einem Korrelationskoeffizienten von $r=0,011$ keinen signifikanten Zusammenhang. Die erste Möglichkeit fällt daher außer Betracht. Ob die zweite oder dritte Möglichkeit zutrifft oder ob allenfalls ein weiterer Mechanismus hineinspielt, läßt sich nicht entscheiden.

3.2. Das Tagesmuster der Aktivität

3.2.1. Tagesmuster im Käfig

In Abb. 4 sind die Aktivitätsmuster aller im Käfig gehaltenen Tiere aufgetragen. Jede Kurve stellt jeweils einen Monatsdurchschnitt dar. Natürlich verläuft die einzelne Tageskurve nicht in jedem Fall so regelmäßig, ein Mittel über mehrere Tage bringt aber den gesetzmäßigen Verlauf der Aktivitätskurve zum Vorschein (vgl. Aschoff, 1962). Allerdings stand nicht in jedem Fall ein ganzer Monat zur Verfügung. Wegen gelegentlichen Defekten in der Registriereinrichtung konnten einzelne Tage nicht verwendet werden. Das Minimum für eine Kurve ist im März für Nr. 1 und 2 erreicht: dort wurde nur über 9 Tage gemittelt, da die Tiere für den Rest des Monats gemeinsam gehalten wurden.

Auch beim Eichhörnchen stellt der Bigeminus (Aschoff, 1957) das normale Aktivitätsmuster dar. Dadurch werden die spärlichen Angaben bestätigt, die in dieser Hinsicht über *Sciurus vulgaris* zu finden sind (Shorten, 1962; Saint Girons,

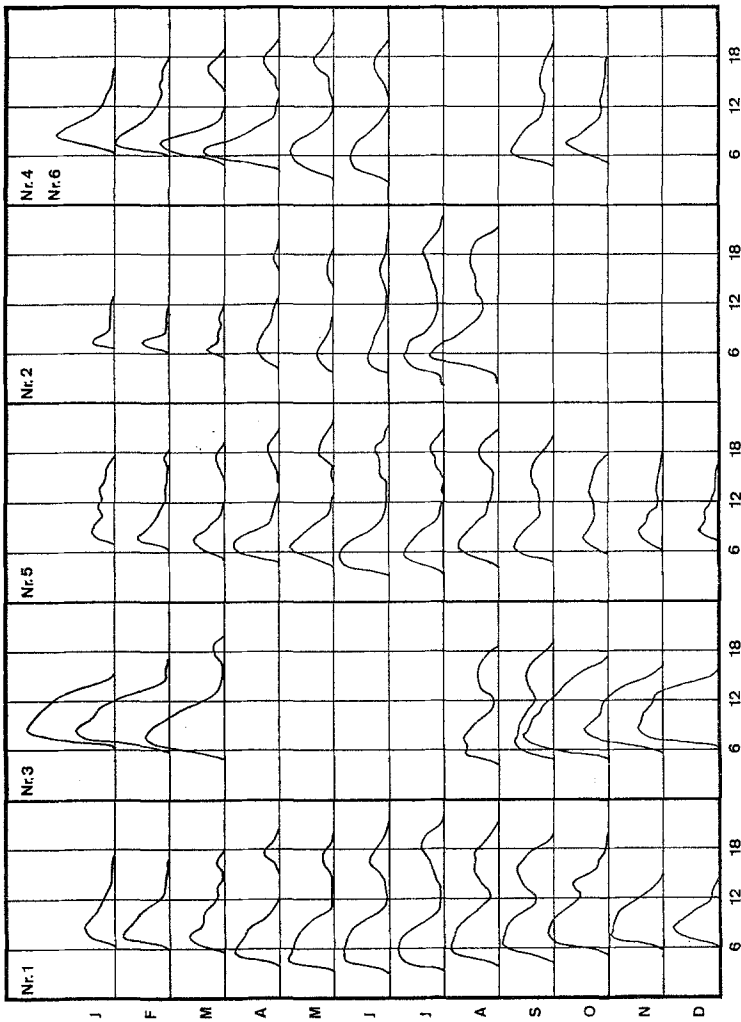


Abb. 4. Tagesmuster der Aktivität und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Besonders zu beachten ist die unterschiedliche Ausprägung des Nebenmaximums. Aufgetragen wurden die Stundenwerte der Aktivität, über einen Monat gemittelt

1966). Andere Sciuriden zeigen das gleiche Muster: *Citellus columbianus* (Shaw, 1945), *Tamias striatus* und *Glaucomys volans* (Graefe, 1961), *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Layne, 1954) und *Sciurus niger rufiventer* (Hicks, 1949). Allerdings zeigt Abb. 4, daß in den Wintermonaten November bis Februar das Nebenmaximum kaum angedeutet ist oder ganz fehlt, was die Vermutungen von Degn (1974) bestätigt. Ab Februar beginnt sich bei allen Tieren ein solches nachmittägliches Nebenmaximum zu bilden. Es ist jedoch in diesem Monat z.T. noch so gering, daß es in Abb. 4 nicht erscheint. Es entsteht unabhängig vom Hauptmaximum, von diesem durch eine deutliche Periode ohne oder mit nur sehr geringer Aktivität getrennt. Mit dem Fortschreiten des Jahres nimmt die Zeitspanne zwischen Haupt- und Nebenmaximum ständig zu und erreicht im Juli ihre größte Ausdehnung. Bis in den November wird dann diese Differenz rasch

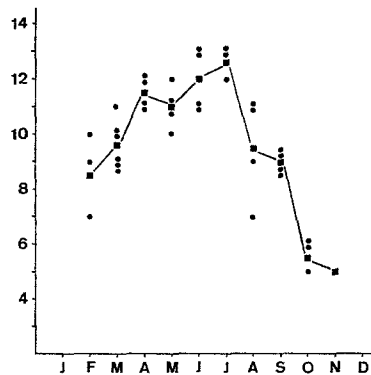


Abb. 5. Zeitliche Differenz zwischen Haupt- und Nebenmaximum des Tagesmusters in Stunden. Punkte = Einzelwerte, Vierecke = Durchschnitte (im November nur ein Wert). Mit zunehmender Tageslänge entfernen sich die beiden Maxima immer weiter voneinander, ab August wird die Differenz dann rasch kleiner

kleiner, und im Dezember sind keine Nebenmaxima mehr festzustellen (im November nur bei Nr. 5 ein sehr undeutliches). Das Nebenmaximum verschwindet im Herbst also nicht in gleicher Weise, wie es im Frühjahr entstanden ist, sondern es wird immer näher an das Hauptmaximum herangeschoben und schließlich von diesem gleichsam aufgesaugt. Die Durchschnitte in Abb. 5 wurden nur aus denjenigen Beobachtungen errechnet, bei denen beide Maxima vorhanden waren (im Februar 3 von 6, im Oktober 3 von 4, im November 1 von 3 Fällen, in den dazwischenliegenden Monaten alle, Dezember und Januar keine). Der auffallend tiefe Wert von nur 7 Std im August stammt von Tier Nr. 3, das zu dieser Zeit noch sehr jung war (4. Lebensmonat), weshalb seine Aktivität wahrscheinlich noch nicht der eines adulten Tieres entspricht. Diese Einschränkung muß überall gemacht werden, wo Nr. 3 zur Diskussion steht.

Auch der Anteil des Nebenmaximums an der Gesamtaktivität verändert sich. Abb. 6a zeigt die Werte für die einzelnen Tiere, Abb. 6b eine Durchschnittskurve. Auf einen langsamen und stetigen Anstieg von 0% im Januar auf durchschnittlich 33,5% im September erfolgt ein rasches Absinken auf wiederum 0% im Dezember. Das Kurvenbild erinnert sehr an die Veränderung der Gesamtaktivität im Jahresverlauf (s. u.). Nr. 5 fällt als einziges ziemlich stark aus dem Rahmen. Ob und wie weit der deutliche Abfall dieser Kurve in den Sommermonaten durch den Tod von Nr. 4 im angrenzenden Käfig und der starke Anstieg im September und Oktober durch das Einsetzen von Nr. 6 bestimmt wird, ist nicht zu entscheiden. Daß ein solcher Einfluß jedoch vorhanden ist, wurde bereits durch Abb. 2 und 3 nahegelegt. Die Höhe der einzelnen Kurven in Abb. 4 schwankt bei jedem Individuum von Monat zu Monat, worauf im nächsten Kapitel eingetreten wird, vor allem sind aber beträchtliche interindividuelle Unterschiede festzustellen, die hier kurz besprochen werden sollen. Ein großer Teil der Unterschiede läßt sich wahrscheinlich dadurch erklären, daß nicht alle Tiere gleich aktiv sind. Die tatsächliche Aktivitätsdauer kann verschieden sein, wobei dann gleichzeitig noch Unterschiede

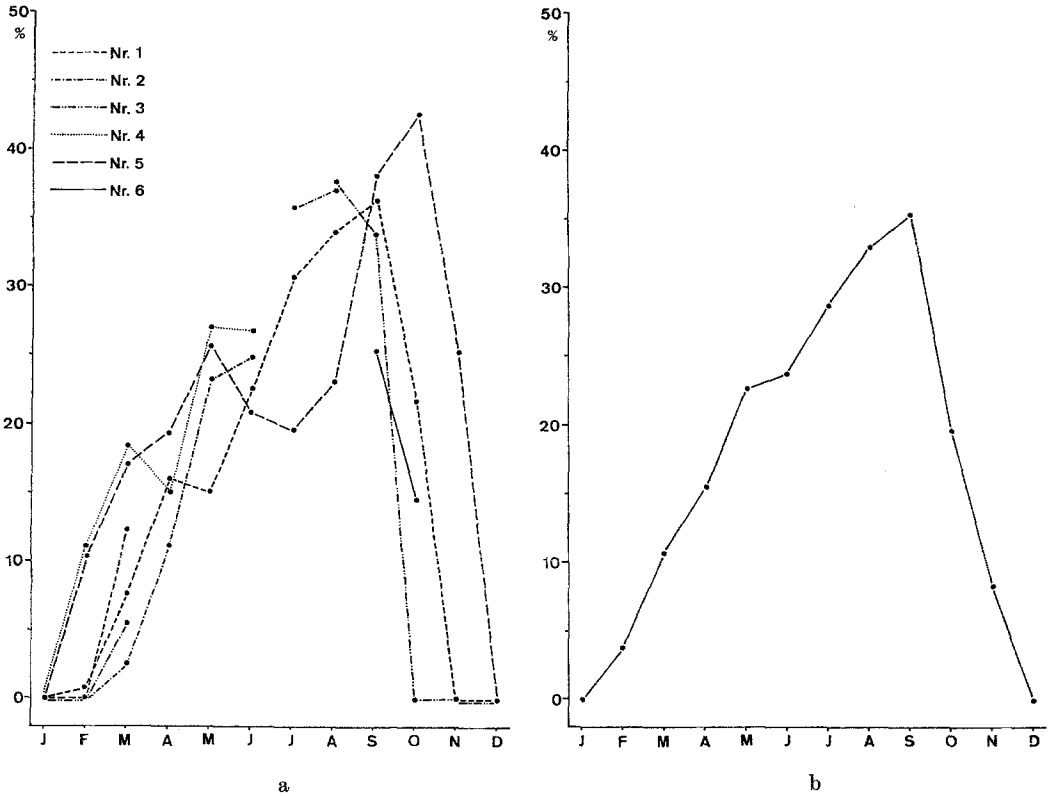


Abb. 6a u. b. Anteil des Nebenmaximums an der Aktivität in Prozent der Gesamtaktivität. (a) Für jedes Tier einzeln. (b) Durchschnittswerte. Zu beachten ist, daß im Juni und Juli Nr. 2 gemeinsam mit den beiden Jungtieren im Käfig war

in der effektiv abgeleisteten lokomotorischen Aktivität auftreten können. Beeinflußt wird das namentlich durch Zahl und Dauer der in die aktive Tageszeit eingeschalteten Ruhepausen. Ein weiterer Grund liegt in der Versuchsanordnung: Da, wie erwähnt, nicht einzelne Ausschläge gezählt werden können, sondern nur die Anzahl der während eines 4-min-Intervalls betretenen Kontaktstellen, scheint ein Tier, das den ganzen Käfigraum ausnützt und fortwährend sehr viele oder alle Kontaktstellen betritt, aktiver zu sein als eines, das seine Aktivität auf einen Teil des Käfigs beschränkt. Obwohl also interindividuelle Unterschiede sicher bestehen, muß ein Vergleich der Aktivitätsmenge der einzelnen Tiere doch immer mit Vorsicht geschehen. Deshalb läßt sich auch nicht entscheiden, ob die ♂♂, der allgemeinen Regel entsprechend, aktiver sind als die ♀♀.

3.2.2. Vergleich des Aktivitätsmusters Käfig-Freiland

Ein Vergleich mit Freilandbeobachtungen muß nun zeigen, ob die Verhältnisse im Käfig ein Bild vom normalen Verhalten des Eichhörnchens liefern. Das läßt

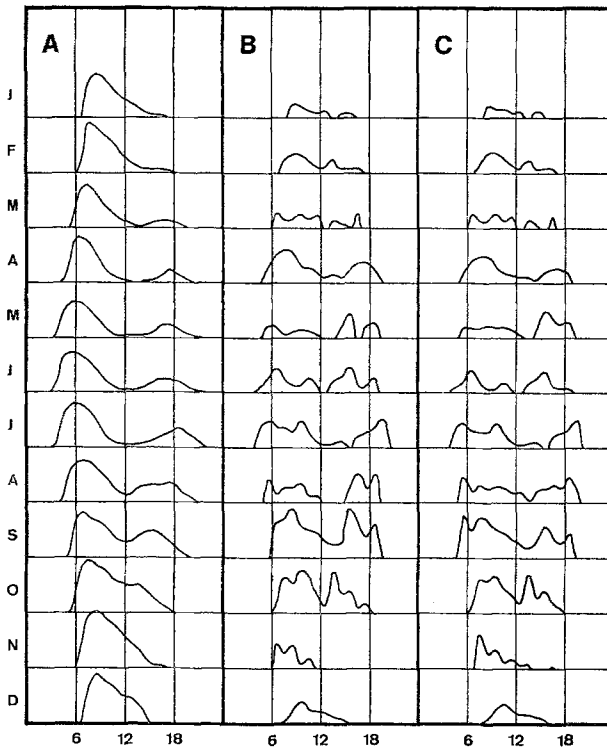


Abb. 7. Tagesmuster der Aktivität und seine Veränderungen im Jahresgang. *A* Durchschnitt aller Käfigtiere. *B* Freilandbeobachtungen, Beobachtungsjahr 1970/71. *C* Freilandbeobachtungen, Total aller Beobachtungen

sich anhand von Abb. 7 durchführen. Spalte A zeigt die Durchschnittskurven aller Angaben aus dem Käfig, faßt also Abb. 4 zusammen. Die anderen beiden Spalten zeigen die Freilandverhältnisse, und zwar B die Ergebnisse des Beobachtungsjahres November 1970 bis Oktober 1971 und C das Total aller seit 1969 gemachten Beobachtungen (vgl. Tabelle 1).

Beim Vergleich mit A fällt als erstes der unruhige Verlauf der Kurven in B und C auf. Das hängt natürlich mit der unvermeidlichen Lückenhaftigkeit des Materials zusammen. Bei einer Verteilung von rund 900 Beobachtungsstunden auf ein Jahr entfallen im Durchschnitt nur 75 Std auf einen Monat, die ihrerseits wieder auf die Lichtzeit eines Tages verteilt sind. So kann eine Beobachtungsstunde mit vielen, resp. ohne Beobachtungen, die entsprechende Kurve bereits stark beeinflussen. Zweifellos würde eine größere Zahl von Beobachtungen die Kurven immer mehr glätten. Diese Annahme findet Unterstützung durch einen Vergleich von B und C: Einige Kurven in C zeigen eine beachtliche Glättung, d. h. einige starke Ausschläge in der einen oder anderen Richtung wurden gedämpft (z. B. Mai, Juni, August). Ist zwischen B und C kein Unterschied sichtbar, heißt das lediglich, daß beide Kurven auf dem gleichen Zahlenmaterial ohne wesentliche Ergänzung

in C beruhen (z.B. März, Juli, Dezember). Einen weiteren Hinweis auf regelmäßigen Kurvenverlauf bei vielen Beobachtungen gibt ein Vergleich z.B. der Monate April und Juni: Im April verteilen sich 98 Beobachtungen aus 92 Beobachtungsstunden auf einen 14-Std-Tag, im Juni nur 57 Beobachtungen aus 104,5 Beobachtungsstunden auf einen 16-Std-Tag.

Aus dem Vergleich von B und C mit A läßt sich erkennen, daß in den wesentlichen Punkten Übereinstimmung herrscht:

keine oder sehr geringe Nachmittagsaktivität von November bis Februar;

ab Februar/März Bildung eines Nebenmaximums;

stark verminderte Aktivität über Mittag, wobei diese Mittagspause gegen den Herbst zu undeutlicher wird.

Natürlich darf man nur die Form der Kurven, nicht aber ihre Höhe vergleichen, weil im Käfig und im Freiland zwei verschiedene Aktivitätsmaße verwendet wurden.

Um ein Kurvenbild zu erhalten, das weniger Zufallsschwankungen aufweist, habe ich in Abb. 8 mehrere Monate zu Jahreszeitenkurven zusammengefaßt. Das führt zu der oben geforderten Erhöhung der Zahl der Beobachtungen pro Kurve und somit zu einer Glättung derselben. Es ist nicht ganz leicht, aus Abb. 7 eine Gruppierung der Monate nach Jahreszeiten herauszulesen. Lediglich die 4 Wintermonate bilden eine ziemlich geschlossene Einheit, während von März bis Oktober die Übergänge fließend sind. Ganz sicher wäre es falsch, nach einem starren, vorgegebenen Schema die 12 Monate des Jahres z.B. in 4 Gruppen zu je 3 Monaten einzuteilen. Sinnvoller schien mir folgende Aufteilung:

Winter: November, Dezember, Januar, Februar.

Frühjahr: März, April, Mai, Juni.

Sommer: Mai, Juni, Juli, August.

Herbst: Juli, August, September, Oktober.

Der Erfolg des Vorgehens ist offenkundig: Ein Vergleich der linken mit der rechten Seite der Darstellung zeigt deutlich, daß beiden Beobachtungsgruppen das gleiche Aktivitätsmuster zugrundeliegt.

3.2.3. Diskussion

Der Vergleich läßt als wichtiges Ergebnis den Schluß zu, daß sich bei der hier gewählten Versuchsanordnung Käfigbeobachtungen der Aktivität des Eichhörnchens auf Freilandverhältnisse übertragen lassen. Es ist also möglich, unter den stark vereinfachten Bedingungen der Gefangenschaft gültige Aussagen über das Aktivitätsmuster dieser Art zu erhalten. Obwohl sich das arttypische Aktivitätsmuster als genetisch fixierte Eigenschaft im allgemeinen durchsetzen wird, könnten ungünstige Gefangenschaftsbedingungen, wie z.B. starke und andauernde Störung der Tiere, sowohl Muster als auch Ausmaß der Aktivität erheblich beeinflussen. Ähnliches ist ja auch von freilebenden Tieren bekannt, die z.B. durch starken Jagddruck von normalerweise hellaktiver zu vorübergehend oder dauernd dunkelaktiver Lebensweise wechseln, wie für Wildschweine (Gundlach, 1967) und Gemse (Briedermann, 1967) beschrieben wurde.

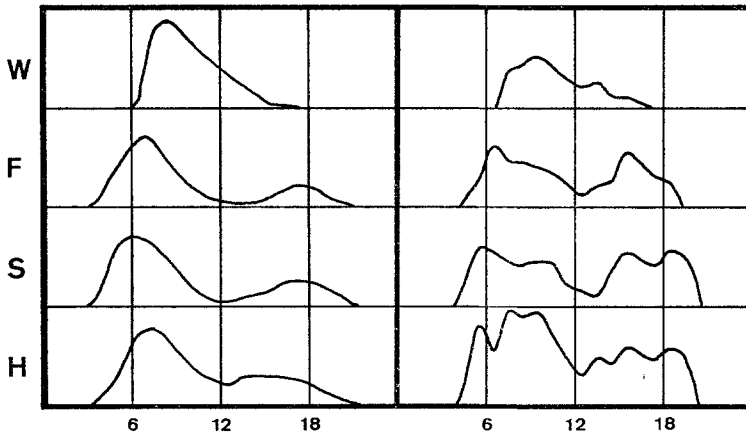


Abb. 8. Jahreszeitliche Tagesmuster der Aktivität, links Käfig, rechts Freiland. *W* Winter (Nov. bis Feb.), *F* Frühjahr (März bis Juni), *S* Sommer (Mai bis Aug.), *H* Herbst (Juli bis Okt.). Weitere Erklärungen im Text

3.3. Jahresperiodik

3.3.1. Jahresperiodik im Käfig

Alle im Käfig gehaltenen Tiere zeigten eine deutliche Veränderung der Aktivitätsmenge im Verlaufe des Jahres, was in Abb. 9 dargestellt ist. Viel stärker als in Abb. 4 fallen hier die oben diskutierten interindividuellen Unterschiede auf. Als allgemeiner Verlauf der Jahreskurven läßt sich folgendes herauskristallisieren:

- niedrige Aktivität im Winter;
- allmählicher Anstieg bis in den Herbst;
- steiler Abfall Herbst-Winter.

Im folgenden soll jedes Tier kurz einzeln besprochen werden:

Nr. 1: Die Kurve dieses Tieres hat besonderes Gewicht, weil es dasjenige ist, das am längsten beobachtet wurde. Sie zeigt einen sehr regelmäßigen Verlauf und entspricht in allen Punkten den oben genannten Kriterien.

Nr. 2: Beobachtungen nur in den ersten 6 Monaten des Jahres. Der Ausschlag nach unten im Mai liegt wahrscheinlich in der Mitte Mai erfolgten Geburt der Jungen begründet. Juli und erste Hälfte August, als Nr. 2 noch mit beiden Jungtieren im Käfig war, können hier nicht verwendet werden, da in dieser Zeit ein starker, durch die Entwicklung der Jungtiere bedingter Aktivitätsanstieg lag (Zwahlen, 1975).

Nr. 3: Hier kommt wie nirgends sonst der Umstand zum Ausdruck, daß es sich um ein Jungtier handelte. Daß sein Aktivitätsmaximum nicht im September, sondern erst im Oktober liegt, ist wahrscheinlich eine Folge der zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschlossenen Aktivitätsentwicklung. Auch der steile Anstieg der Kurve von August bis Oktober deutet darauf hin. Ferner ist bemerkenswert, daß die Winteraktivität über derjenigen von August und September liegt, was die Vermutung nahelegt, daß das Tier im Herbst noch nicht die volle Aktivität eines adulten zeigte. Daß seine Winteraktivität weit über derjenigen aller anderen Tiere liegt, ist möglicherweise eine Folge der total anderen Vorgeschichte von Nr. 3.

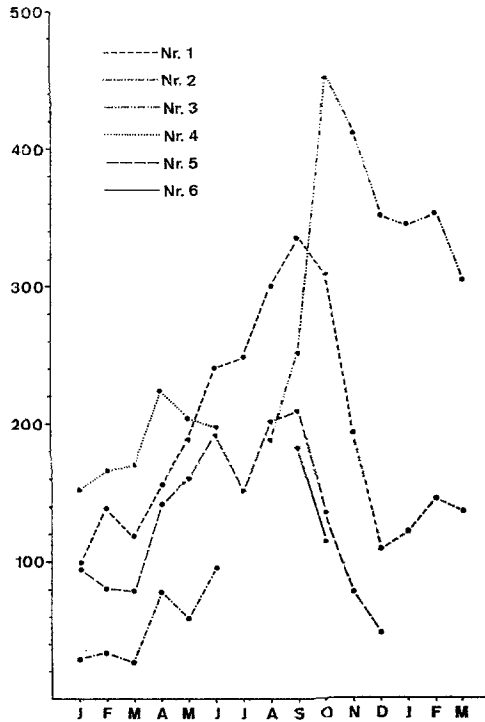


Abb. 9. Jahresperiodische Änderung der Aktivität. Aufgetragen sind die Monatsdurchschnitte, für jedes Tier einzeln

Nr. 4 und Nr. 6: Aussagen über diese beiden ♀♀ sind schwierig, da beide während der Untersuchung eingingen. Die Frage, ob das Absinken der Kurve von Nr. 4 ab April normales Verhalten darstellt oder eventuell Ausdruck einer Krankheit ist, bleibt offen.

Nr. 5: Folgt weitgehend dem für Nr. 1 geschilderten Bild. Allerdings besteht ein wesentlicher Unterschied, nämlich die starke Abweichung nach unten im Juli. Auch hier zeigt sich möglicherweise der Einfluß des Todes des ♀ im angrenzenden Käfig. Folgende kurze Überlegung soll zeigen, wie diese Kurve eventuell interpretiert werden kann, und soll vor allem eine Erklärung dafür suchen, daß das Septembermaximum so wenig über dem Juni-Wert liegt: Man kann annehmen, daß das Absinken der Kurve Juni-Juli tatsächlich auf äußere Umstände (Tod ♀) zurückzuführen war und daß ab Juli die Kurve wieder normal verlief, jedoch um die Differenz Juni-Juli nach unten versetzt. Nimmt man an, alle Werte Juli und später wären genau um diese Differenz angehoben, so würde eine mit Nr. 1 praktisch parallel laufende Kurve entstehen.

3.3.2. Vergleich der Jahresperiodik Käfig-Freiland

Abb. 10 zeigt die Jahresperiodik der Aktivität im Freiland. Die Auswertung erfolgte nach dem für Abb. 7 geschilderten Vorgehen. Es zeigt sich wiederum, daß der Kurvenverlauf durch zusätzliches Material nicht grundlegend verändert

wird. Auffallend ist der zweigipflige Verlauf der Kurven mit einem ersten Maximum im April und einem zweiten, deutlicheren im Spetember. Das erste Maximum fehlt im Käfig (nur Nr. 2 und Nr. 4 deuten etwas ähnliches an); abgesehen davon ist der Verlauf der Kurven im Käfig und im Freiland grundsätzlich ähnlich.

Abb. 11 stellt eine Verbindung von Käfig- und Freilandbefunden dar. Das dazu nötige Zahlenmaterial ist in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Kurve kam folgendermaßen zustande: Da ich keine absoluten Werte verwenden konnte, stellte ich einfach fest, in wievielen der jeweils vorliegenden Fälle die durchschnittliche Aktivität von einem Monat zum nächsten zu- bzw. abgenommen hat. In jedem Monat ist das Freiland mit 2 Beobachtungen beteiligt, die übrigen stammen aus dem Käfig (jedes Tier = 1 Beobachtung). Da nicht für jeden Monat gleichviele Angaben zur Verfügung standen, konnten diese nicht direkt verwendet werden. Ich habe daher für jeden Übergang von einem Monat zum nächsten ausgerechnet, wieviel Prozent der jeweils zur Verfügung stehenden Angaben eine Zunahme, wieviele eine Abnahme aufweisen und die Differenz aus Zu- und Abnahme in der Darstellung aufgetragen (letzte Spalte der Tabelle 4). Die Kurve beinhaltet also nicht Werte für die Aktivität an sich, sondern lediglich Richtung und Ausmaß der durchschnittlichen Änderung derselben von einem Monat zum nächsten. Aus diesem Grunde kann auf der Ordinate keine Skala angegeben werden, und der Ausgangspunkt der Kurve ist willkürlich gewählt worden. Ein Nachteil dieser Darstellungsart ist sicher der, daß große Differenzen das gleiche Gewicht erhalten wie kleine. Allerdings wird das durch den Umstand weitgehend ausgeglichen, daß im allgemeinen bei großen Unterschieden in der Aktivität von einem Monat zum anderen alle oder doch die meisten Angaben sich gleichläufig verändern, währenddem es bei allgemein geringeren Differenzen häufiger vorkommt, daß gegenläufige, sich aufhebende Veränderungen vorliegen. Gleichzeitig wird so verhindert, daß ein einziges Tier, z.B. Nr. 3 September-Oktober, das der allgemeinen Tendenz zuwiderläuft und eine große Aktivitätsdifferenz aufweist, den Charakter der ganzen Kurve verändern kann.

Drei Abschnitte sind in Abb. 11 unterscheidbar:

Dezember/Januar bis Mai: unregelmäßiger Verlauf der Kurve, starke Schwankungen von Monat zu Monat;

Mai bis September: Anstieg der Aktivität zum Herbstmaximum;

September bis Dezember/Januar: starkes Absinken der Kurve, vor allem von Oktober bis Dezember, auf den winterlichen Tiefpunkt der Aktivität.

Von einer Zweigipfligkeit der Kurve kann nicht gesprochen werden. Vielmehr scheint es, daß in der Zeit von Dezember bis Mai eine Phase vorliegt, in der keine eindeutige Richtung der Aktivitätsveränderung vorliegt, im Gegensatz zu einer Phase mit eindeutiger Zunahme und einer weiteren mit starker Abnahme.

3.3.3. Diskussion

Die Aktivitätsmenge wird nicht von der täglichen Lichtzeit bestimmt, da deren Maximum im Juni liegt, währenddem im September, zur Zeit höchster Aktivität, die Tage bereits wieder erheblich kürzer sind. Der Wechsel der Jahreszeiten wirkt hier als Zeitgeber für das endogen fixierte Jahresmuster der Aktivität (vgl. Pengelley u. Asmundson, 1971). Die geringe Winteraktivität ist sicher

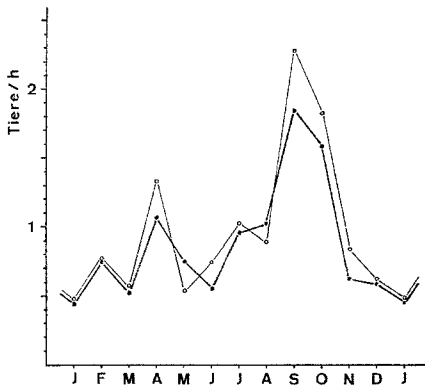


Abb. 10



Abb. 11

Abb. 10. Jahresgang der Aktivität im Freiland. Kreise und dünne Linie: Beobachtungsjahr 1970/71. Punkte und dicke Linie: Summe aller Beobachtungen. Zusätzlich zum deutlichen Maximum im September tritt hier noch ein weniger ausgeprägtes im April auf

Abb. 11. Jahresgang der Aktivität, Käfig und Freiland kombiniert. Erläuterungen zur Konstruktion und Interpretation der Kurve im Text

größtenteils eine Frage der Thermoregulation. Zusammengerollt im Nest verliert ein Eichhörnchen bei tiefen Außentemperaturen natürlich viel weniger Wärme als draußen, zumal das Nest selbst ein guter Wärmeislator ist (Pulliainen, 1973). Gleichzeitig wird so der Abbau der Fettvorräte, eines weiteren wichtigen Isolators, verlangsamt. Wahrscheinlich verlassen die Tiere im Winter das Nest nur zur Nahrungsaufnahme, die für einen Nicht-Winterschläfer unbedingt nötig ist, sowie zur Darm- und Blasenentleerung. Daß das am frühen Morgen und nicht zur Zeit des täglichen Temperaturmaximums geschieht, mag als Hinweis dafür gelten, wie stark das Tagesmuster der Aktivität auch unter ungünstigen Bedingungen verankert bleibt. Übereinstimmend mit Hediger (1945) fand ich im Käfig keine Hinweise dafür, daß die Tiere bei ungünstiger Witterung das Nest bisweilen während einiger Tage nicht verlassen (Baumann, 1949). Ganz sicher ist der Grund für die geringe Winteraktivität nicht der Futtermangel. Im Käfig hatten die Tiere stets ausreichend Futter zur Verfügung, und auch im Freiland war nach meinen Beobachtungen die Nahrung im Winter keineswegs knapp (Zwahlen, im Druck).

Tabelle 4. Mittlerer Jahresverlauf der Aktivität. Erklärungen im Text

Monat	Abnahme	Zunahme	Total Angaben	Abnahme in %	Zunahme in %	Differenz
Januar	1	7	8	12,5	87,5	+ 75
Februar	7	1	8	87,5	12,5	- 75
März	0	6	6	0	100	+100
April	4	2	6	66,6	33,3	- 33,3
Mai	2	4	6	33,3	66,6	+ 33,3
Juni	1	3	4	25	75	+ 50
Juli	1	3	4	25	75	+ 50
August	0	5	5	0	100	+100
September	4	1	5	80	20	- 60
Oktober	5	0	5	100	0	-100
November	5	0	5	100	0	-100
Dezember	3	1	4	75	25	- 50
Januar						

Das Aktivitätsmaximum im Herbst dient sicher dazu, sich auf die kommenden ungünstigen Verhältnisse vorzubereiten. Futtermverstecke werden angelegt, und eine erhöhte Nahrungsaufnahme führt zur Bildung der notwendigen Fettreserven. Natürlich wird das Aktivitätsmuster im Freiland auch durch die Populationsgröße beeinflusst, die im Herbst sicher maximal ist. Die im Käfig gewonnenen Resultate zeigen aber, daß eine jahresperiodische Aktivitätsschwankung nicht nur durch eine Populationsfluktuation vorgetäuscht wird.

Als Vergleich zu meinen Ergebnissen will ich kurz einige Arbeiten an anderen baumbewohnenden Sciuriden anführen: Hicks (1949) fand bei *Sciurus niger rufiventer* ein Aktivitätsminimum im Winter mit einer allmählichen Steigerung bis in den Herbst. Die Nahrungsaufnahme von *Sciurus carolinensis* und *S. niger* war im Winter am geringsten, stieg zu einem ersten Maximum im Mai und erreichte das absolute Maximum im Herbst; die Gewichtsentwicklung lief mit einer gewissen zeitlichen Verschiebung der Nahrungsaufnahme parallel (Short u. Duke, 1971). Wahrscheinlich sind die Verhältnisse für *Sciurus vulgaris* ähnlich. Clarkson u. Ferguson (1969) stellten bei *Tamiasciurus hudsonicus* eine im Winter gesteigerte Laufaktivität im Tretrad fest, was dem offenbar weitgehend gültigen Bild einer verminderten Aktivität im Winter widerspricht.

Literatur

- Aschoff, J.: Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Die Naturwissenschaften **44**, 361—367 (1957)
 Aschoff, J.: Spontane lokomotorische Aktivität. In: W. Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Bd. 8, S. 30. Berlin: De Gruyter 1962
 Baumann, F.: Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. Bern: Huber 1949
 Briedermann, L.: Zum Ablauf der sommerlichen Aktivitätsperiodik des Gamswildes (*Rupicapra r. rupicapra* L. 1758) in freier Wildbahn. Der zool. Garten (NF) **33**, 279—305 (1967)
 Clarkson, D. P., Ferguson, H. J.: Effect of temperature upon activity in the red squirrel. Amer. zool. **9**, 1110 (Abstract) (1969)
 Degn, H. J.: Feeding activity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). J. Zool. Lond. **174**, 516—520 (1974)

- Eibl-Eibesfeldt, I.: Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.). Z. Tierpsychol. 8, 370—400 (1951)
- Graefe, G.: Die Aktivitätsperiodik des Flughörnchens (*Glaucomys volans* Linnaeus 1758) und des Backenhörnchens (*Tamias striatus* Linnaeus 1758). Z. Tierpsychol. 18, 84—90 (1961)
- Gundlach, H.: Tagesperiodik und Verhalten beim Wildschwein (*Sus scrofa*). In: G. Birukow, L. Rensing, eds., Biologische Rhythmen. Nachrichten der Akademie der Wissenschaften in Göttingen, math.-physik. Klasse, Nr. 10, 120 (1967)
- Hediger, H.: Zur Biologie des Eichhörnchens. Rev. Suisse Zool. 52, 361—370 (1945)
- Hicks, E. A.: Ecological factors affecting the activity of the western fox squirrel, *Sciurus niger rufiventer*. Ecol. Monogr. 19, 287—302 (1949)
- Holler, N. R., Marsden, H. M.: Onset of evening activity of swamp rabbits and cottontails in relation to sunset. J. Wildl. Manage. 34, 349—353 (1970)
- Layne, J. N.: The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Bangs) in central New York. Ecol. Monogr. 24, 227—267 (1954)
- Pengelley, E. T., Asmundson, S. J.: Annual biological clocks. Scientific American 224, 72—79 (1971)
- Pulliainen, E.: Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northeastern Lapland. Ann. Zool. Fenn. 10, 487—494 (1973)
- Saint Girons, M.-Ch.: Le rythme circadien de l'activité chez les mammifères holarctiques. Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle Série A, Zoologie, tome XL, fasc. 3, 101—187 (1966)
- Shaw, W. T.: Seasonal and daily activities of the Columbian ground squirrel at Pullman, Washington. Ecology 26, 74—84 (1945)
- Short, H. L., Duke, W. B.: Seasonal food consumption and body weights of captive tree squirrels. J. Wildl. Manage. 35, 435—439 (1971)
- Shorten, M.: Squirrels, their biology and control. Ministry of agriculture, fisheries and food, London, Bulletin No. 184 (1962)
- Zwahlen, R.: Zur Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Eichhörnchens, *Sciurus vulgaris* (Linné 1758). Säugetierk. Mitt. 23, 9—13 (1975)
- Zwahlen, R.: Ein Beitrag zur Ernährungsökologie und zum Schadverhalten des Eichhörnchens. Jahrb. Nat. Hist. Mus. Bern (im Druck)

Dr. R. Zwahlen
Berglistr. 1
CH-2558 Aegerten, Schweiz