Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

# Anpassungsstrategien des Schneefinken *Montifringilla nivalis* an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges

**Philippe H. Heiniger**[1]

Untersuchungen zu Anpassungen von Vögeln an tiefe Temperaturen und Niederschläge wurden bisher vorwiegend in der Arktis und Subarktis unternommen, die von den meisten Arten nach der Brutsaison geräumt werden. Im alpin-nivalen Bereich der Alpen sind vor allem Rauhfusshühner, Steinadler und Uhu untersucht worden. Aussagen über eventuelle Anpassungen von Singvögeln an den alpin-nivalen Lebensraum liegen kaum vor.

Von 1981–1987 habe ich im Jungfraugebiet/Berner Oberland Überwinterung, Eiablage und Bebrütung sowie Nahrungsangebot und Nahrung zur Brutzeit untersucht, in dieser Zeit gegen 900 Schneefinken farbig beringt und mit einem ausgeklügelten System von Mess-Sonden und Lichtschranken über Monate Informationen über die mikroklimatischen Verhältnisse und die Aktivität der Vögel an schwer zugänglichen Schlaf- und Nistplätzen in den Felswänden von Rotstock und Eigernordwand gesammelt und mittels Funk auf die die Messungen steuernde Basisstation übertragen und für die weitere Auswertung gespeichert.

**Dank.** Mein Dank geht an alle, die durch ihr Entgegenkommen und ihre Unterstützung diese Arbeit ermöglicht haben. Der Verwaltung der Bahnen der Jungfrau-Region, besonders Herrn Direktor Dr. R. Hirni und den Angestellten im Depot Eigergletscher, danke ich für die grosse Unterstützung, welche eine grundlegende Voraussetzung für diese Untersuchungen war. Finanzielle Hilfe habe ich zudem vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt Nr. 3.010–0.84), von der Basler Stiftung für biologische Forschung und von der Stiftung Dr. J. de Giacomi erhalten. Folgende Firmen haben das Projekt unterstützt: AC Delco Europe, Arova-Mammut AG, Autophon AG, Robert Bosch AG, Faglas AG, Stoet Electronics, Schiltknecht Messtechnik AG. Die Schweizer Armee ermöglichte mir durch die Lieferung von Material die Durchführung der Arbeiten am Eiger. Dem Technischen Dienst der Universität Bern, besonders Herrn O. Schütz, danke ich für den Bau der verschiedenen Spezialkonstruktionen, welche die Montagearbeiten im Fels sehr vereinfacht haben. Herr K. Gertsch hat mir durch seine Fertigkeit beim Bau verschiedenster Geräte die Feldarbeit entscheidend erleichtert. Frau C. Wehrle danke ich ganz herzlich für die tatkräftige Mithilfe im Feld und für die ausdauernde und kompetente Unterstützung bei den Bestimmungsarbeiten, die im entomologischen Bereich durch die Anleitungen und Hinweise der Herren Prof. Dr. W. Matthey, Prof. Dr. G. Lampel und T. Joosting entscheidend gefördert worden sind. Die Erschliessung der Felswände am Eiger ist durch die grosse Hilfe der Bergführer D. Anken, R. Brinkmann und H. P. Siegrist möglich geworden. Die elektronischen Anlagen sind in Zusammenarbeit mit dem Laboratoire de Physique Solaire Jungfraujoch entwickelt worden. Erst dank Herrn F. Golliez Hilfe in Elektronik und EDV ist die automatische Datenerfassung möglich geworden. Herrn F. Gertsch bin ich für die Hilfe im Bereich der Basisstation, den Herren T. Roth, O. Heiniger u.a. für Mithilfe bei Feldarbeit und Auswertung zu Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim danke ich für die detaillierte Anregung und die engagierte Betreuung dieser Untersuchungen sowie für die aufbauende Kritik und Mitarbeit bis zum Manuskriptabschluss und Herrn René-Pierre Bille für die freundliche Illustration dieser Kurzfassung mit einer Auswahl seiner Schneefink-Photos.

[1] Die vorliegende Kurzfassung der am 22. Dezember 1988 an der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern eingereichten Dissertation wurde bei weitestgehender Wahrung der Ausdrucksweise des Autors von U. Glutz von Blotzheim verfasst.

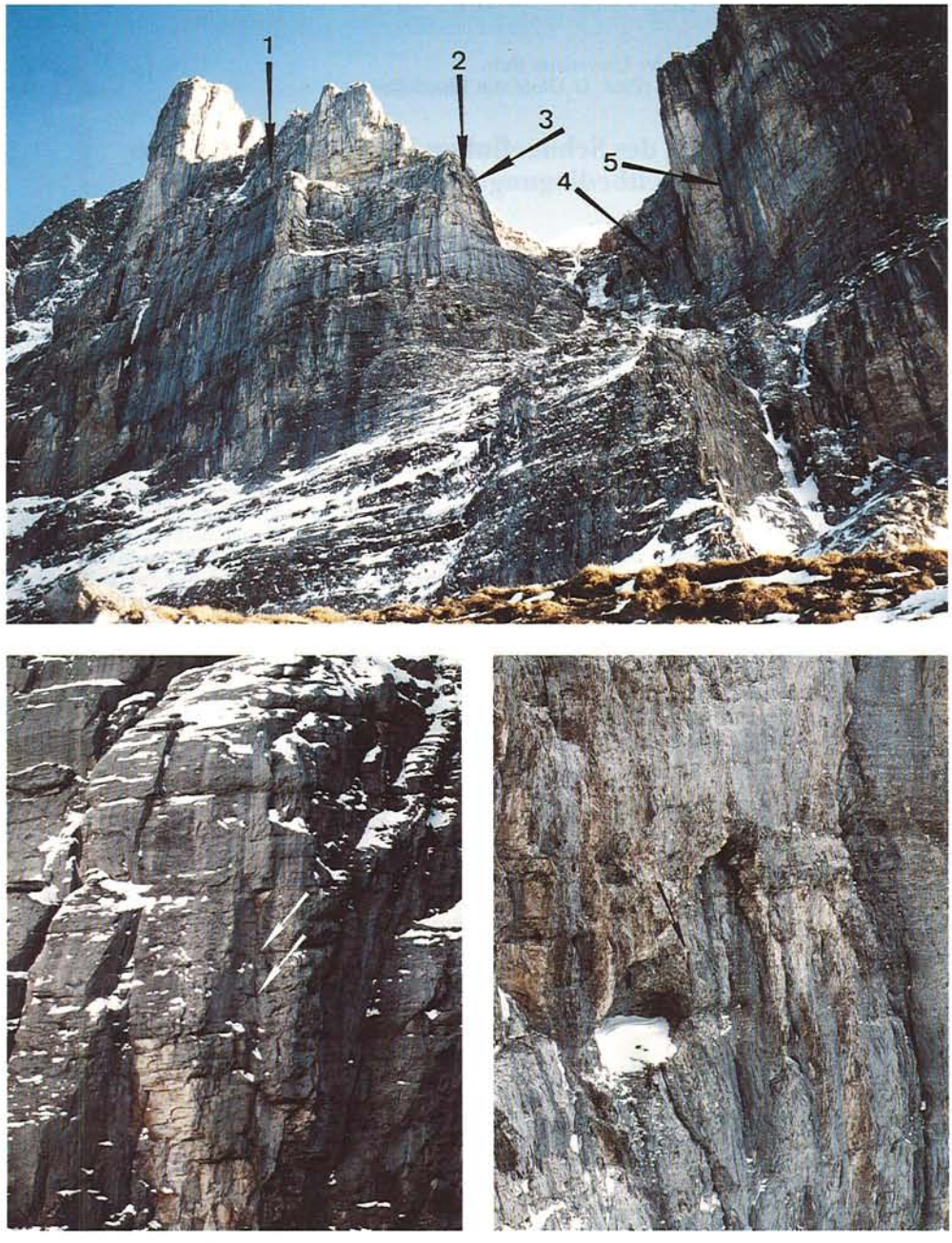


**Abb. 1.** Teilansicht des Schlafraumes Eigernordwand-Rotstock mit 5 verschiedenen Schlafplätzen (oben) sowie Schlafplätze 2 und 3 (unten links) und Schlafplatz 4 (unten rechts). Aufnahmen Ph. Heiniger. – *Above, part of the roosting area with 5 roosting sites in the north face of Eiger and Rotstock. Below, three definite roosting sites.*

**Abb. 2.** Fliegende Schneefinken sind über teilweise schneebedecktem Boden auch unter günstigen Beobachtungsbedingungen nicht immer leicht zu erkennen. Aufnahme R.-P. Bille. – *Snow Finches in flight.*

## 1. Raumnutzung

Von 1981 bis 1984 wurde der Winterbestand im Untersuchungsgebiet (etwa 19 km$^2$ vom Männlichen über die Kleine Scheidegg bis zu Eiger, Mönch und Jungfraujoch im S und zur Wengernalp im W) auf 600–800 Schneefinken geschätzt. Der Winteraufenthaltsraum (WAR) dieser Vögel ist an Gräte, Pässe und Bergrücken gebunden, durch steil abfallende Fels- und Eiswände sowie die nie unterschrittene Baumgrenze abgesteckt und reicht in der Vertikalen von 1800 bis 4000 m ü.M. (Abb. 1, 12).

Die Schlafplätze der Population konzentrieren sich im SE-Teil des WAR im Westen der Eigernordwand und am Rotstock sowie in den kalkigen Steilstufen unter den Gletscherabbrüchen am nordexponierten Vorbau von Mönch und Jungfrau. Im Hochwinter nächtigen die Vögel dieser Verbände einzeln, ab Februar/März manchmal paarweise, in 10–500 m voneinander entfernten Rissen und Spalten in Höhen zwischen 2500 und 3000 m ü.M. Farbberingte Vögel haben über längere Zeiträume an ganz bestimmten Schlafstellen festgehalten und diese gegen Artgenossen energisch verteidigt. Klimavergleiche zwischen den Brutplätzen auf Eigergletscher (2320 m ü.M.), wo Schneefinken nie übernachten, und dem Schlafraum in der Eigernordwand zeigen, dass das minimale Monatsmittel von –8 °C (Februar) auf Eigergletscher in der Eigernordwand nur im Januar unterschritten wird; sonst liegen die Monatsmittel in der Eigernordwand um 1,3–2,7 °C höher. Als Schlafplätze werden die thermisch günstigsten Risse mit 4 °C höheren Temperaturen als in den Nistkästen auf Eigergletscher gewählt. In den Schlafrissen bleibt die relative Luftfeuchtigkeit während des ganzen Winters auf durchschnittlich 48 %; sie ist im Mittel um 19 %

geringer als in Eigergletscher. Die als Schlafstellen gewählten Spalten unterscheiden sich von nicht benutzten auch durch minimale Luftströmung dank Kluftbiegungen von mindestens 45° nach links oder rechts in 30–50 cm Tiefe, wodurch sie Luftströmungen sogar bei Sturmspitzen von >100 km/h vom noch tiefergelegenen Schlafplatz fernhalten. Bei –27 °C in 2320 m ü.M. herrscht in Schlafspalten in 75 cm Tiefe in der Eigernordwand eine Temperatur von nur –9 °C. Windstille am Übernachtungsplatz ist nach Kelty & Lustick (1977) der wichtigste mikroklimatische Parameter und erlaubt eine Energieersparnis von 12–38 % des täglichen Grundstoffwechsels und eine Herabsetzung des Wärmeverlustes durch Konvektion auf Null (Mayer et al. 1982). Ein Übernachten in Eigergletscher bei –27 °C hätte für den Schneefinken während der 15stündigen Winternacht einen Energieverbrauch von 100,6 kJ zur Folge. In den Felsspalten am Eiger verbraucht er bei –9 °C hingegen nur 73,7 kJ und senkt mit der Wahl mikroklimatisch günstiger Schlafplätze den Energieaufwand um bis zu 36,3 %.

Die hochgelegenen Schlafplätze erlauben den Schneefinken nach der langen Winternacht kurz nach der Morgendämmerung die tiefergelegenen Futterplätze in energiesparendem Fallgleitflug in sehr grosser Geschwindigkeit mühelos zu erreichen. Bei sehr schlechtem Wetter konzentriert sich der Nahrungserwerb auf die Futterstellen bei den Bahnstationen Eigergletscher, Salzegg und Kleine Scheidegg (2061 m ü.M.) in nur 1–3 km Entfernung von den Schlafplätzen. Wenn immer möglich suchen Trupps von bis zu 20–30 Vögeln ihre Nahrung aber im Laufe des Vormittags bis in die gut 6 km von den Schlafplätzen entfernten besonnten und vielfach schneefreien Westhänge des Männlichen, und über die Mittagszeit steigen kleinere Trupps (2–10 Vögel) an Eiger und Jungfrau hin und wieder bis in 3700 m ü.M. Im Verlauf des Nachmittags setzt der Rückflug in Richtung Schlafplatz ein. Selbst bei schlechtesten Wetterbedingungen steigen Schneefinken nur ausnahmsweise bis in den Raum Wengen ab (11.4.1978 in 1200 m ü.M.; H. Brunner briefl.). Von 1981 bis 1987 haben C. Wehrle und ich Schneefinken nie unterhalb der Baumgrenze beobachtet.

Das Leben im Verband, die Einschränkung der Aktivität auf die Schlafplätze (Mittwinter 1700–0730 Uhr) und Futterplätze nahegelegener Tourismuszentren (0730–1700 Uhr) bei schlechtem Wetter, das Festhalten an und Verteidigen von mikroklimatisch günstigen Schlafstellen über der feucht-nassen Nebelzone sowie das Ausnützen der häufigen und starken Winde zur energiesparenden Fortbewegung sind die wichtigsten Anpassungen der Schneefinken an den Hochgebirgswinter.

Der Übergang von Winter- auf Brutzeitverhältnisse ist durch eine grosse Aufsplitterung der Winterpopulation und die Bildung von losen Brutgemeinschaften (2–6 Paare) geprägt. Im WAR hielten sich von 1981 bis 1983 zur Brutzeit etwa 50 Paare auf, welche zu 1/3 im Fels (bis 300 m über Grund), zu 2/3 an Häusern und Skiliftmasten brüteten[1]. Die verteidigten Schlafplätze werden nie als Brutplatz benutzt. Der Rest der Population verteilt sich zur Brutzeit zwischen dem oberen Simmental und dem Urner Reusstal über mindestens 650 km² (Abb. 3). Fernfunde reichen sogar bis Tirol, und ein Brutvogel zog im Herbst bis Südfrankreich.

E 905748 ♂ 21.2.1984 Eigergletscher
46°34'N/7°58'E
(2320 m ü.M.)
30.3.1987 Patscherkofel
47°13'N/11°28'E
(Tirol), Österreich,
275 km ESE (75°)

[1] Bis 1987 verkleinerte sich der Brutbestand auf wenige Paare, wobei sich die hohe Mortalität auf die ♀ bedeutend stärker ausgewirkt hatte als auf die ♂, weshalb ein direkter Zusammenhang mit den wiederholt misslichen Witterungsbedingungen zur Brutzeit naheliegt. Mittlerweile scheinen sich die auch andernorts zurückgegangenen Bestände mehr oder weniger erholt zu haben (U. Glutz).

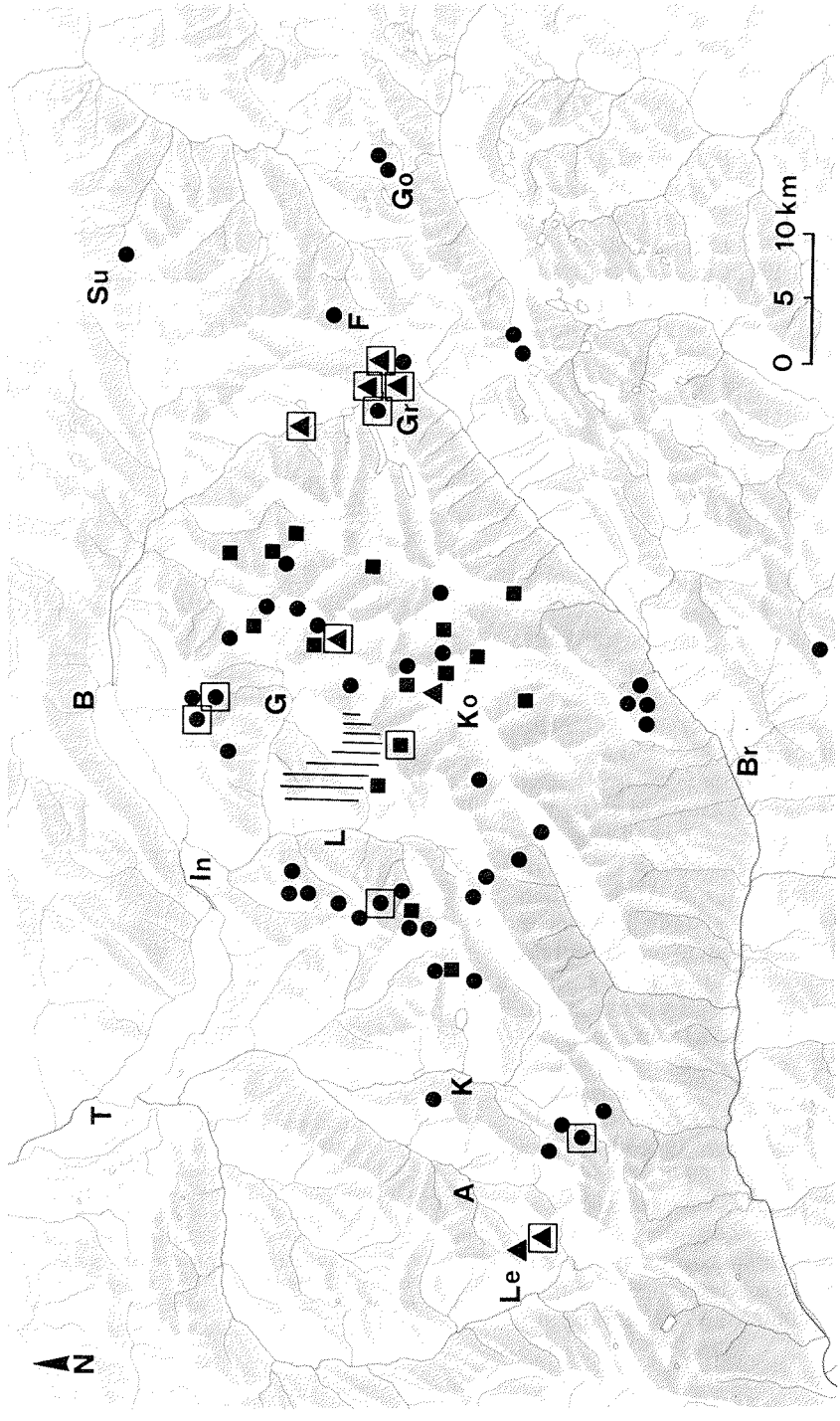


**Abb. 3.** Verteilung der im Winter im Raume Kleine Scheidegg farbberingten Schneefinken (winterlicher Aufenthaltsraum schraffiert) im März/April (Dreiecke), zur Brutzeit (Mai bis Juli, Punkte) und von August bis Oktober (Vierecke). Ringfunde sind mit eingerahmten Symbolen gekennzeichnet. A = Adelboden, B = Brienz, Br = Brig, F = Furka, G = Grindelwald, Go = Gotthardpass, Gr = Grimselpass, In = Interlaken, K = Kandersteg, Ko = Konkordiaplatz, L = Lauterbrunnen, Le = Lenk, Su = Sustenpass, T = Thun. Reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 26.7.1991. – *In March/April (triangles), during the breeding season (Mai until July, points) and from August to October (quadrats) the Snow Finches wintering on Kleine Scheidegg are widely scattered throughout the Bernese Oberland.*

E 905764 ♂ 22.2.1984 Eigergletscher
30.3.1987 Patscherkofel (Tirol), Österreich, 275km ESE (75°)
E 905772 ♂ 22.2.1984 Eigergletscher
30.3.1987 Patscherkofel (Tirol), Österreich, 275km ESE (75°)
E 907724 ♂ 25.4.1982 Eigergletscher
20.10.1982 Col du Pas, Valleraugue: 44°05'N/3°38'E (Gard), Frankreich, 437km SW (231°).

## 2. Wintergewicht

853 Erstfänge und 371 Wiederfänge ergaben folgendes Bild: Die Mittelwerte von ♂ und ♀ unterscheiden sich nicht signifikant. Von der 1. Hälfte November ($M_{49}$ 39,0 ± 2,0g) bis zur 2. Hälfte Januar ist ein kontinuierlicher Gewichtsanstieg zu verzeichnen. Das Maximum ($M_{77}$ 47,5 ± 3,8g) wird zur Zeit der grössten Kälte erreicht. Bis zur 2. Hälfte April sinkt das Gewicht stetig auf 36,7g (n = 56, Standardabweichung s = 2,1). Das Körpergewicht einzelner Individuen (Extremwerte 29,0 und 57,0 g) kann von Mitte November bis Ende Dezember um bis zu 39% zu- und in einer durchschnittlichen Winternacht um 3,9g oder 9,2% abnehmen. Der Vogel verbrennt pro Nacht etwa 1g Fett (39,5kJ) und setzt damit 20% seiner Fettreserven frei, welche 62% des nächtlichen Energiebedarfs decken. Höchstgewichte werden zwischen 10 und 11 Uhr und zwischen 15 und 16 Uhr (Februar) bzw. 16 und 17 Uhr (März) erreicht. Das Gros der Vögel verlässt die Nahrungsgründe zur Zeit des spätnachmittäglichen Gewichtsmaximums; bis zur Dämmerung werden dann mehrheitlich leichtere (subdominante) Vögel gefangen.

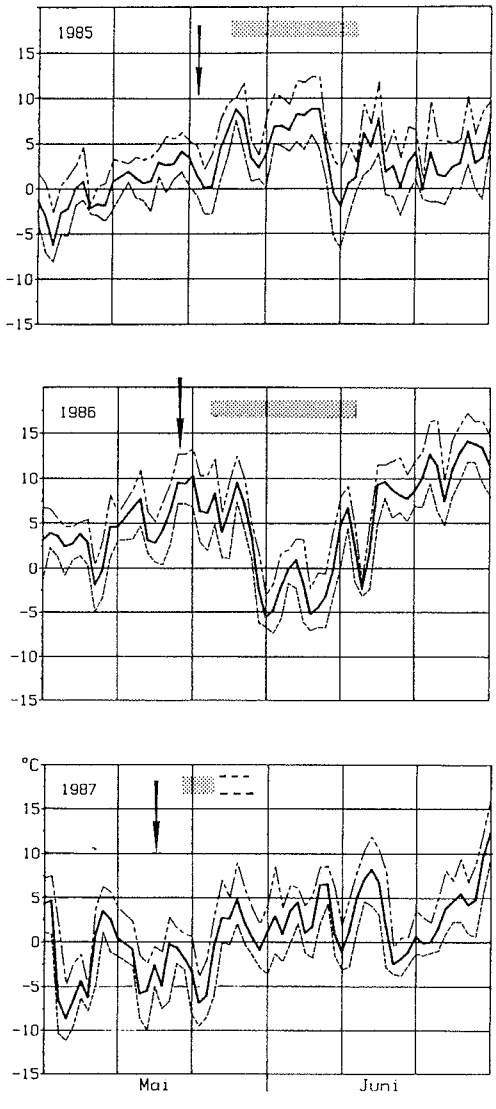


**Abb. 4.** Tagestemperaturen im Mai/Juni 1985–1987 bei der Bahnstation Eigergletscher (2320m ü.M.). Strich = Mittelwert, strichpunktiert = Maximum, gestrichelt = Minimum. Der Pfeil zeigt den frühesten Legebeginn und der graue Balken die Bebrütungsperiode des Gros der Population. – *Daily temperature (mean and extremes) at the railway station Eigergletscher (2320m a.s.l.). The arrow shows the earliest egg of the season; the grey bar indicates the period when most of the females are incubating.*

## 3. Eiablage und Bebrütung

Im Brutgebiet der Schneefinken können selbst Ende Mai und im Juni innerhalb von 24h bis zu 1m Neuschnee fallen und die Temperaturen bis auf –10°C sinken. Wie meistert der Schneefink solche Situationen?

Die Besiedlung des Brutgebietes beginnt Anfang Februar und dauert bis Ende Mai. Die Nestbauaktivität setzt möglichst früh, Anfang bis Mitte Mai, ein und erstreckt sich über 2–13 Tage. Selbst heftige Schneefälle und Temperaturen unter dem Gefrierpunkt sowie eine Schneedecke von >1m Höhe haben keinen Einfluss auf den Nestbau der ♀, der von 6–9 Uhr und 18–21 Uhr stattfindet (Wehrle 1988). Der Legebeginn erfolgt (offenbar gesteuert durch die Tageslänge als Zeitgeber für den circannuellen Rhythmus) unabhängig von Lufttemperatur und Schneebedeckungsgrad immer in der 2. Maihälfte (1. Ei 1985 am 21., 1986 am 18. und 1987 am 15. Mai; Abb. 4). 1985 schwankte das Tagesmittel der Aussentemperatur während der Bebrütung zwischen 0° und 10°C; 1986 lag die Lufttemperatur zur Bebrütungszeit ständig unter 0°C; 1987 fiel sie bis auf–10°C, und starke Schneefälle brachten bis zu 1m Neuschnee. Das ♀ übernachtet erstmals nach der Ablage des 1. Eies auf dem Nest, brütet aber bis zur Ablage des 3. Eies nur zwischen 0508–0614 und 2047–2139 Uhr (Mittelwerte von 11 Nestern). Während der Legeperiode schwankt die Eitemperatur[1] zwischen 8 und 37°C; sie steigt von durchschnittlich 8°C am 1. Legetag um mehr als 12°C bis zum letzten Legetag. Bei nicht erfolgreich bebrüteten Gelegen nimmt die Eitemperatur bereits während der Legeperiode pro Tag wesentlich

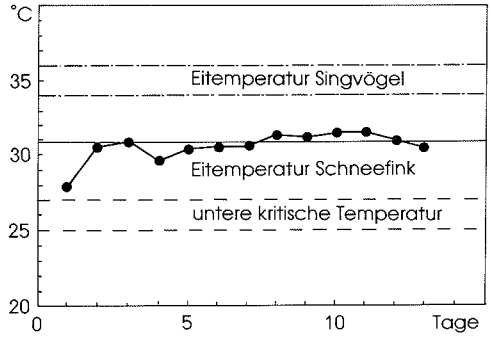


**Abb. 5.** Durchschnittliche Bebrütungstemperatur von Schneefink und anderen untersuchten Singvögeln sowie untere kritische Temperatur, bei der die Embryonalentwicklung zum Stillstand kommt. – *Mean internal egg temperature during incubation of Snow Finches and other Passerines and temperature of no development of embryos.*

weniger zu und erreicht am Tag der Ablage des letzten Eies knapp 15°C. Wiederholtes Absinken der Eitemperatur in den Bereich von ≤ 0°C während mehr als einer Stunde führt zu Schädigungen und zum Absterben der Embryonen.

Das ♀ brütet allein und wird nie vom ♂ gefüttert. Vom 3. Bebrütungstag bis zum Schlüpfen der Jungen (mittlere Bebrütungsdauer 13,1 Tage) liegt die Eitemperatur nachts im Bereich von 31–33°C; tagsüber bewirken die Brutpausen regelmässige Schwankungen zwischen 26,5°C und 32,5°C (Abb. 5). Solange die Aussentemperatur nur kurz unter 0°C fällt, kann der Schneefink die Eitemperatur halten, Minustemperaturen von mehreren Tagen Dauer führen hingegen dazu, dass das ♀ die Eitemperatur nicht über der unteren Grenze der thermoneutralen Zone (25–27°C) zu halten vermag. Dauert dieser Zustand mehrere Tage lang an, führt dies schliesslich zur Aufgabe des Geleges.

Während der ersten 5 Tage legen die ♀ pro Tag durchschnittlich 30 Brutpausen von je 8–10min Dauer ein; die Gesamtdauer entspricht etwa 25% der Hellzeit. Später wird die Zahl der Pausen fast verdoppelt, und während der letzten beiden Bebrütungstage bleiben die ♀ dank der guten

[1] Die Temperatursonde (LM 335, von –30° bis +40°C, ± 0,25°C) misst im Zentrum eines aus Kunststoff (Beracryl, Wärmeleitfähigkeit λ = 0,19) gegossenen, den Schneefink-Eiern in Form, Farbe und Gewicht entsprechenden Eies und ist mit einem durch den Nestboden gezogenen Kabel (Durchmesser 0,8mm) in der Mitte des Geleges fixiert und mit dem Messgerät verbunden.

mikroklimatischen Bedingungen am Neststandort und wahrscheinlich der zunehmenden Wärmeproduktion der heranwachsenden Embryonen (Drent 1975) bis 8h (50% der Hellzeit) dem Gelege fern (Abb. 7). Die längere Abwesenheit vom Nest erlaubt dem Altvogel 1–2 Tage vor dem Schlüpfen der Jungen u.a. sich mit der momentanen Verteilung des Futterangebots vertraut zu machen, um nach dem Schlüpfen sofort effizient füttern zu können. Günstige Witterung mit Lufttemperaturen über 8°C gestattet durchschnittlich 3 Brutpausen/h. Bei Aussentemperaturen von <0°C harrt das ♀ bis zu 45 min auf dem Gelege aus und reduziert die Zahl der Pausen bis auf die Hälfte (1,6/h). Dies dürfte ein Zeichen für die abnehmende Kondition des ♀ sein und die spätere Aufgabe des Geleges einleiten.

Die optimale Eitemperatur liegt bei Singvögeln fast immer über 35°C (Webb 1987). Mit durchschnittlich 30,8°C hat der Schneefink die tiefste für Singvögel bekanntgewordene Bebrütungstemperatur (Abb. 5). Diese ist für ein erfolgreiches frühes Brüten unter Hochgebirgsbedingungen entscheidend. Müsste das Gelege auf 36°C erwärmt werden, hätte dies zur Folge, dass der Schneefink bereits bei einer Aussentemperatur von 4,15°C 100% der pro Tag verfügbaren Energie für die Bebrütung einsetzen müsste und unterhalb dieser Aussentemperatur nicht mehr brüten könnte. Der Schneefink hätte sich so bei der 1985 und 1986 herrschenden Durchschnittstemperatur von 3°C nicht fortpflanzen können. Die tiefe Eitemperatur verkleinert den für kalte Oreobiome (z.B. alpine Matten) charakteristischen grossen Gradienten zwischen Ei- und Aussentemperatur und vermindert dadurch den Bebrütungsaufwand in entscheidendem Mass; andererseits ist die Grenze für die normale Entwicklung der Embryonen (untere Grenze der thermoneutralen

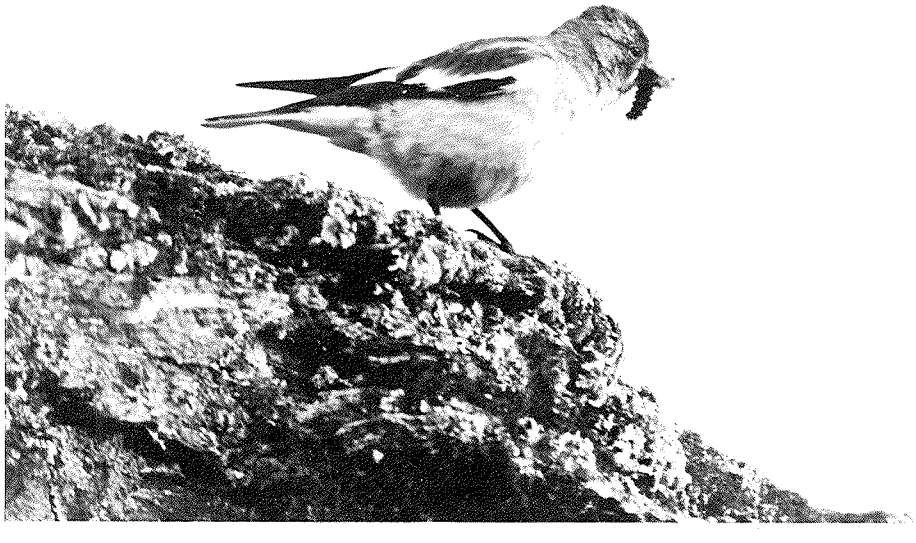

**Abb. 6.** Altvogel mit Schmetterlingsraupe in der Nähe des in einer Felsspalte gelegenen Nestes (unweit Hotel Weisshorn über St. Luc). Aufnahme R.-P. Bille. – *Adult with caterpillar in the vicinity of the nest.*

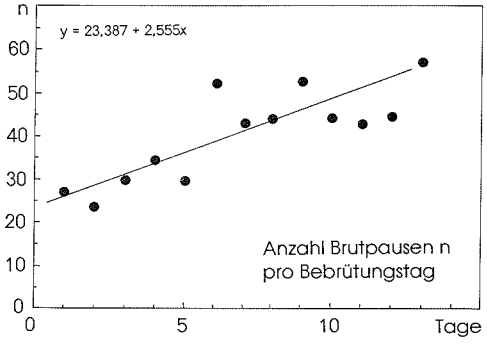


**Abb. 7.** Brutpausen im Verlauf der Bebrütung erfolgreich schlüpfender Gelege (Mittelwerte von 6 Gelegen). – *Daily number of absences from the nest during the incubation periode (13.1 days on average) of successfully breeding females.*

Zone bei etwa 25 °C) sehr schnell erreicht und die Erhöhung der Eitemperatur nur mit grossem energetischem Aufwand möglich.

Bei einer durchschnittlichen Aussentemperatur von 3 °C (1985 und 1986) muss das ♀ nach meinen Berechnungen 50,3 % der pro Tag verfügbaren Energie oder 49 % des Grundstoffwechsels für die Bebrütung einsetzen. Normalerweise machen die durchschnittlichen Kosten für die Bebrütung 20–25 % der pro Tag verfügbaren Energie aus (Calder 1975b). Der Schneefink setzt also bereits in Jahren mit normalen Umweltbedingungen im Vergleich zu anderen Arten der gemässigten Zone (West 1960, Kendeigh 1963, El-Wailly 1966, Drent 1972) viel Energie für die Bebrütung ein. Der entscheidende Faktor für erfolgreiches Brüten in kalten Oreobiomen ist die Kondition des ♀, welches dem Gelege die nötige Wärme nur solange zuführen kann, als es seine Körpertemperatur zu halten vermag. Informationen über den Zustand des brütenden ♀ erhalten wir über die nächtliche Eitemperatur. Altvogel und Ei bilden dank des Unterbleibens von Brutpausen über längere Zeit eine Einheit (Drent 1972 und 1975). Das bei allen aufgegebenen Gelegen beobachtete Absinken der Eitemperatur zeigt die abnehmende Körpertemperatur des ♀ an und weist auf die beeinträchtigte Kondition hin. Der Schneefink speichert zur Bebrütungszeit praktisch kein Fett und hat somit keine Reserven, die er kurzfristig mobilisieren könnte, um die Wärmeproduktion zu steigern. Selbst wenn er diese Möglichkeit hätte, wäre sie sehr beschränkt, da Singvögel den Stoffwechsel nur über kurze Zeitabschnitte steigern können (Biebach 1986) und zudem einen sehr hohen Wärmeverlust pro Volumeneinheit haben (Gibb 1954). Damit kommt der Wahl eines mikroklimatisch günstigen Neststandortes und dem hohen Isolationswert des sperlingartigen Nestes grosse Bedeutung zu.

## 4. Wie nutzt der Schneefink das Arthropoden-Angebot zur Nestlingsaufzucht?

Die Aufzucht der Anfang Juni schlüpfenden Nestlinge fällt in die Frühphase des Bergfrühlings mit Temperaturen um den Gefrierpunkt und häufigen Schneefällen. Die Umgebung der Bahnstation Eigergletscher ist zu dieser Zeit noch bis zu 80 % mit Schnee bedeckt und scheint wenig Nahrung zu versprechen. Die Schneeschmelze setzt bei normalen Witterungsbedingungen im Mai ein und dauert bis Juli. Wie kann der Schneefink trotzdem erfolgreich Junge aufziehen?

Der Schneefink lebt zur Brutzeit ausschliesslich von am Boden gesammelten Arthropoden. Auf den schneefreien Flächen bilden Käfer (Coleoptera, 36 %), Spinnentiere (Arachnida, 21 %) und Zweiflügler (Diptera, 19 %) die Hauptteile der Biomasse der bodenaktiven Fauna. Die produktivsten Habitate sind die Rostseggenhalde Caricetum ferrugineae mit 5660 mg Trockenfanggewicht (TFG) und der vegetationslose Schneefeldrand mit 5288 mg TFG (Barberfallen) pro $m^2$ und Brutsaison. Auf 1000 $m^2$ Schneefeldfläche fällt pro Tag eine durchschnittliche animalische Biomasse von 44 mg TFG an, welche hauptsächlich windverfrachtet ist und regungslos herumliegt (Heiniger 1989). Ge-

**Abb. 8.** Im Winter ernähren sich Schneefinken ausschliesslich von Sämereien (hier Samen einer Königskerze *Verbascum* sp.). Aufnahme R.-P. Bille. – *In winter, Snow Finches are feeding exclusively on seeds.*

wichtsmässig verteilt sich dieses Angebot auf Grund der Fänge hauptsächlich auf Zweiflügler (34%), Hautflügler (Hymenoptera, 20%), Schmetterlinge (Lepidoptera, 12%), Pflanzensauger (Homoptera, 12%) und Spinnen (Araneae, 10%).

Während der Schneeschmelze (Juni/Anfang Juli) bietet sich dem Schneefinken am Schneefeldrand ein reiches Angebot von Schnakenlarven *(Tipula carolae, T. strobliana* und *T. truncorum)*. Die Larven halten sich im Schmelzwasser zwischen Schneedecke und Bodenoberfläche auf und werden bei lokalem Wiedergefrieren von Schmelzwasser in Dichten von bis zu 287 Larven/$m^2$ in kleinen wassergefüllten Höhlen in der bis zu 5 cm dicken Eisschicht eingeschlossen, wobei sie aktiv bleiben. Im Verlauf der Schneeschmelze werden sie freigesetzt und liegen in Dichten von bis zu 41 Larven/$m^2$ auf der Eisoberfläche am Schneefeldrand.

Der Schneefink sammelt das Aufzuchtfutter sehr selektiv und verfüttert den pulli vorwiegend energiereiche und chitinarme Dipteren- und Lepidopterenlarven, ferner Arachniden und Imagines von Dipteren, Coleopteren und Lepidopteren (Abb. 10). Quantitativ sind die Tipulidenlarven mit einer Bruttoenergie von 22,0 kJ/g TG die entscheidende, aber nie allein verfütterte Nahrungskomponente. Das Angebot der Vorzugsbeuten bleibt über die Aufzuchtperiode konstant, ändert sich aber im Tagesverlauf. Am Morgen ist das Schnaken-Angebot infolge der noch tiefen Temperaturen eingeschränkt, so dass die zusätzlich in Kältestarre auf den Schneefeldern herumliegenden Insekten, vor allem aber die im Angebot häufigsten und drittschwersten Schmetterlinge (Imagines $M_{46}$ 6,13 mg) verfüttert werden. Mit zunehmender Wärmeeinstrahlung und steigendem Angebot stellen Tipulidenlarven ($M_{46}$ 16,2 mg) dann bis

**Abb. 9.** Schneefink beim Nahrungserwerb am Schneefeldrand, einem bevorzugten Aufenthaltsort. Aufnahme R.-P. Bille. – *Snow Finch at the edge of a patch of snow, where they prefer to feed.*

zu 80% der Nestlingsnahrung, und gegen Abend erhalten mit sinkendem Schnaken-Angebot Schmetterlingsraupen ($M_{46}$ 8,18mg) eine gewisse Bedeutung. Die Tipulidenlarven sind infolge ihrer Grösse, ihres hohen Energiegehaltes sowie der vernachlässigbar geringen Such- und Behandlungszeit die vorteilhafteste Beute. Die selektive Nahrungswahl an einem weithin sichtbaren Ort mit einem sich bei normalen Witterungsbedingungen innerhalb von 3h im Überfluss erneuernden geklumpten Nahrungsangebot ermöglicht dem Schneefinken, ohne intraspezifische Konkurrenz den Aufwand für die Futtersuche zu minimieren und die Energieaufnahmerate der Nestlinge zu optimieren. Dies bedingt aber, dass er im Jungfraugebiet nicht an den als Schlafplatz gewählten Felsrissen brütet, sondern möglichst nahe an die Optimalnahrung heranrückt. So sind die Gebäudebruten zu erklären, die durchschnittlich nur 189m (n = 6) von den Nahrungsgründen entfernt sind. Im Fels, durchschnittlich 622m von den Nahrungsquellen entfernt und bis 300m höher gelegen als die Nahrungsgründe (n = 3), erbrütete Nestlinge erhalten infolge geringerer Fütterungsfrequenz und nur wenig höherer Ladegrösse (bei 8–15tägigen Gebäudebruten 3,75 Larven/Fütterung, bei gleichaltrigen Felsbruten 4,1 Larven/Fütterung; n = 280 bzw. 135) weniger Tipulidenlarven/Tag als pulli von Gebäudebruten; für die ganze Aufzuchtperiode ergibt sich je im Fels erbrütetem Nestling eine um 22% verminderte Energiezufuhr (Abb. 11). Ein Schneefeld mit einem 18m langen und 1m breiten Randstreifen gibt pro Tag durchschnittlich 1080 Tipulidenlarven frei, d.h. mehr als die etwa 630 Larven, die für eine Gebäudebrut mit 4 Nestlingen notwendig sind. Dank der linearen Anordnung des Futterangebots ist der Suchaufwand der Altvögel gering. Die

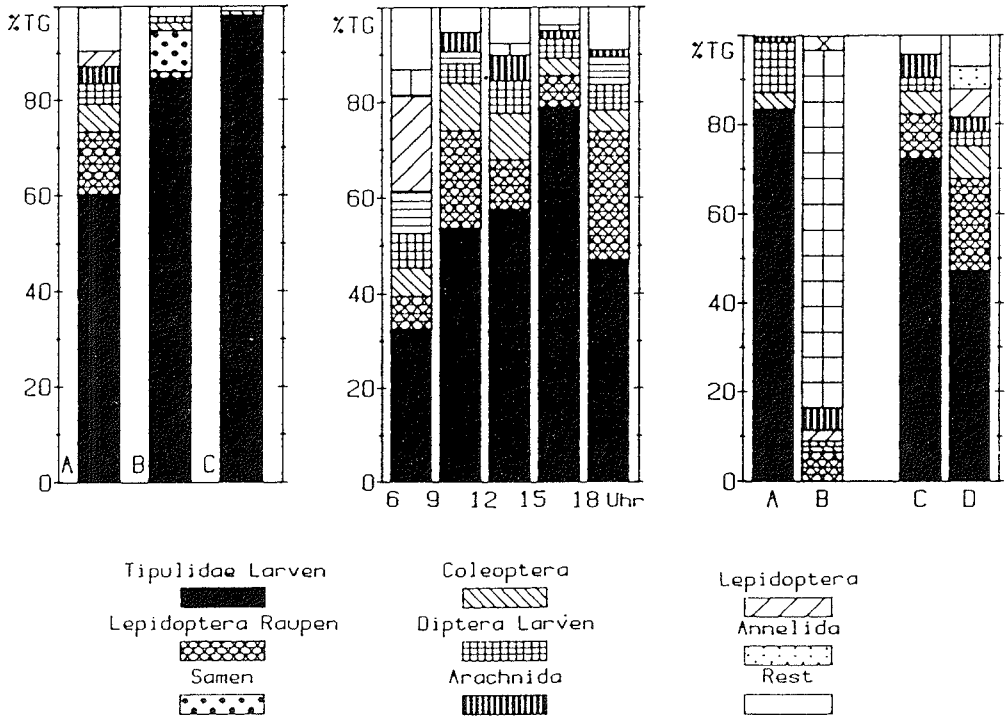


**Abb. 10.** Nestlingsnahrung in % Trockengewicht. Links: (A) im Raume Eigergletscher–Kl. Scheidegg–Männlichen auf Grund von 218 Halsringproben 1984 und 1985 an 4 Bruten mit 3–9tägigen pulli, (B) im selben Gebiet auf Grund von 41 h Videoaufnahmen 1986 an 2 Nestern mit 1–20tägigen pulli und (C) auf den Pässen Oberalp (2044 m), Gotthard (2108 m), Furka (2431 m) und Grimsel (2165 m ü.M.) auf Grund von 22 h Direktbeobachtung an 6 Bruten mit 1–10tägigen pulli (1986). Mitte: Nestlingsnahrung im Raum Eigergletscher–Kl. Scheidegg–Männlichen im Tagesverlauf, berechnet nach den Halsringproben. Rechts: Nestlingsnahrung im Raum Eigergletscher–Kl. Scheidegg–Männlichen in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen (A = normal, B = 100% schneebedeckt und Mittelwert der Tagestemperatur unter 0°C; Vergleich der Nahrungszusammensetzung zwischen einer Juni-Brut C und der spätesten beobachteten Aufzucht im Juli D). – *Nestling diet according to dry weight in percent. Left: Kleine Scheidegg, (A) based on 218 food samples (neck collars) from 4 broods, days 3–9 after hatching, 1984 and 1985; (B) based on 41 h on video clips at 2 nests, days 1–20, and (C) based on 22 h direct observation at 6 nests, days 1–10, in broods at the passes of Oberalp, Gotthard, Furka and Grimsel. Centre: Food composition throughout the day (neck collar samples, Kleine Scheidegg). Right: Nestling diet under different environmental conditions (A = normal conditions, B = low temperature and snow cover; C = broods in June, D = latest brood in July).*

Flugleistung jedes an Gebäuden fütternden Altvogels betrug 38,6 km oder 86 min Flugdauer/Tag. Bei den beobachteten Felsbrütern waren es 93,3 km oder 309 min Flugdauer; das entspricht einer Transportleistung vom 0,7fachen Grundumsatz bei Gebäudebrütern gegenüber dem 1,8fachen Grundumsatz für jeden im Fels fütternden Altvogel, wobei die zu überwindende Höhendifferenz noch gar nicht berücksichtigt ist. Deshalb sind Felsbruten im Untersuchungsgebiet gegenüber Gebäudebruten benachteiligt, und deshalb werden mikroklimatisch nicht ungünstige Neststandorte an Gebäuden und Stahlkonstruktionen (Masten von Transportanlagen) in den alpinen Rasen gegenüber höher gelegenen Felsrissen zu dieser Jahreszeit bevorzugt.

*Summary*

**Adaptations of the Snow Finch *Montifringilla nivalis* to his cold-dominated alpine environment**

From 1981 to 1987 wintering habits, breeding behaviour, food availability and feeding of the Snow Finch have been studied in the Bernese Alps. Some 900 birds have been marked with colour-rings. Data regarding daily and long-term microclimatic variations and bird activity on the north face of Eiger and Rotstock have been recorded automatically and – after wireless transmission – have been stored and analysed by a basic data processing system.

From 1981 to 1984 approximately 600–800 Snow Finches wintered on a surface of 19 km² between 1800 and 4000 m above sea level. The population's most important parts of the winter home range are two roosting areas in the main cliffs of the region north of the Eiger, Mönch and Jungfrau and the tourist centres beneath these cliffs. In mid-winter these birds are roosting on their own, from February/March onwards sometimes in pairs, in cracks and crevices at a distance of 10 to 500 m from each other at an altitude of 2500–3000 m. Colour-ringed birds adhered to definite crevices which were vigorously defended against other Snow Finches. Crevices used as roosting sites showed more favourable climatic conditions (higher ambient temperature, lower relative humidity of the air, calm) than uninhabited cracks. They provided definitely better conditions than the nesting sites at about 2100/2200 m which were never used as roosting places in winter (energy expenditure up to 36% less). Shortly after dawn, the birds reach the main feeding sites by an energy saving falling and gliding flight.

Living in flocks, restricting activity during bad weather to the sleeping and main feeding places (bird tables and windswept ridges), defending for roosting specific crevices with favourable microclimatic conditions above the humid fog-bank and taking advantage of frequent and high winds for energy saving locomotion are the most important adaptations of the Snow Finch to winter conditions at high altitudes. Even during very bad weather conditions the Snow Finches endure above the alpine timberline.

During the breeding season the same 19 km² hold some 50 breeding pairs nesting in rocky cliffs (1/3), or buildings and pilons of ski- and chairlifts (2/3). The main body of the winter population spreads in spring over a range of some 650 km² between the Upper Simmental and the Urner Reusstal. Four ringing recoveries show dismigration distances of up to 275 km (Tirol, Austria) and 437 km (southern France).

The winter weight varies from 29 to 57 g; the mean weight reaches a maximum in the second half of January, i.e. the coldest period of the whole winter. During an average winter night a Snow Finch loses about 3.9 g or 9.2% of its weight. It metabolizes about 1 g of fat (39.5 kJ) equivalent to 20% of the fat reserves which cover 62% of the nocturnal energy demands.

Even at the end of May and in June up to 1 m of snow may fall within 24 hours at the breeding places of the Snow Finch. Up to 80% of the home range may still be covered by snow and the minimum air temperature may reach –10 °C. How does the Snow Finch manage situations like this? Egg laying begins each year at about the same date (15th to 21st May), independently of air temperature and snow cover. During egg laying the egg temperature varies from 8° to 37 °C. Breeding starts after the deposition of the 3rd egg. The female breeds alone and is not fed by the male. The egg temperature ranges from 31 to 33 °C at night, and from 26.5° to 32.5 °C during the day, when the female leaves the nest for at least 30 feeding excursions daily. As long as the air temperature falls below 0 °C for short periods only, the female maintains the more or less constant egg temperature. If the ambient temperature remains below 0 °C for several days the body temperature of the sitting female decreases and the bird is no longer able to keep the egg temperature above 25 to 27 °C which leads to clutch desertion. In Passerines the optimal egg temperature is nearly always above 35 °C. The average breeding temperature of the Snow Finch of 30.8 °C is the lowest within Passerines. This adaptation seems to be decisive for successful breeding at high altitudes. Even so, the costs of incubation of the Snow Finch under normal environmental conditions are twice the costs of other Passerines (49% versus 20 to 25% of the basal metabolism). Hence the choice of nest sites with favourable climatic conditions and the good insula-

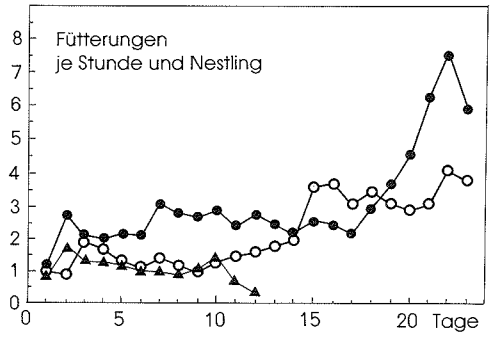


**Abb. 11.** Durchschnittliche Fütterungsfrequenz (♂ und ♀) pro h und Nestling im Verlauf der Jungenaufzucht. Punkte: 5 Gebäudebruten. Kreise: 3 Felsbruten. Dreiecke: infolge mehrtägiger Schneebedeckung aufgegebene Nistkastenbrut. – *Average feeding rate by both parents per nestling and hour fed (points = 5 broods in buildings, crosses = 3 broods in rocky cliffs, triangles = brood in a nest box abandoned prematurely because of snow cover for several days).*

**Abb. 12.** Winteraufenthaltsraum der untersuchten Schneefinkpopulation. In Bildmitte der von N nach S streichende Bergrücken von Männlichen–Tschuggen–Lauberhorn; im Hintergrund von links nach rechts Eiger, Mönch und Jungfrau. Aufnahme Photoswissair. – *Winter home range of the population studied. In the middle the mountain ridge of Männlichen–Tschuggen–Lauberhorn (from north to south); in the background Eiger, Mönch, and Jungfrau (from left to right).*

tion of the bulky sparrow like nest are of great importance for the breeding success as well as for the condition of the breeding female.

The nestlings are fed with larvae of Diptera and Lepidoptera rich in energy and poor in chitinous parts, furthermore with spiders and adults of Diptera, Coleoptera and Lepidoptera (fig. 9). Larvae of Tipulids (*Tipula carolae, T. strobliana* and *T. truncorum*) with a gross energy of 22.0 kJ/g dry weight are the most important items, but they are never fed exclusively. These larvae are living under thaw-freeze conditions in individual small holes containing water in the ice on the edges of snowbanks, where they are set free in large numbers with snow melting. These patches are easily recognisable, search and handling of the larvae need a minimum of time and effort, and therefore this kind of food is favourable for optimising the rate of energy input in favour of the nestlings, provided that the adults are finding nest sites as near as possible. Broods in rocky cliffs are usually too far away from these food resources. The parents therefore spend much more time for transport of loads hardly greater than when foraging at small distances from the nest. Their nestlings get less food than broods in buildings or pilons of ski- and chairlifts near the late-melting snowbanks rich in favourable food.

## Literatur

BIEBACH, H. (1986): Energetics of rewarming a clutch in starlings *(Sturnus vulgaris)*. Physiol. Zool. 59: 69–75.

CALDER, W. A. (1975): Factors in the energy budget of Mountain Hummingbirds. In: D. M. GATES & R. B. SCHMERL (eds.): Perspectives of Biophysical Ecology. Springer, Berlin p. 431–442.

DRENT, R. H. (1972): Adaptive aspects of the physiology of incubation. Proc. 15th Int. Orn. Congr., The Hague 1970: 255–280. – (1975): Incubation. In: D. S. FARNER & J. R. KING (eds.): Avian biology V. Academic Press, New York p. 333–420.

EL-WAILLY, A.J. (1966): Energy requirements for egg-laying and incubation in the Zebra Finch. Condor 68: 582–594.

HEINIGER, PH. (1988): Anpassungsstrategien des Schneefinken (*Montifringilla nivalis*) an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges. Dissertation Phil.-nat. Fakultät Univ. Bern. Typoskript. – (1989): Arthropoden auf Schneefeldern und in schneefreien Habitaten im Jungfraugebiet (Berner Oberland, Schweiz). Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 62: 375–386.

KELTY, M.P. & S.I. LUSTICK (1977): Energetics of the Starling (*Sturnus vulgaris*) in a pine wood. Ecology 58: 1181–1185.

KENDEIGH, S.C. (1963): Thermodynamics of incubation in the House Wren, *Troglodytes aedon*. Proc. 13th Int. Orn. Congr., Ithaca 1962: 884–904.

MAYER, L., S. LUSTICK & B. BATTERSBY (1982): The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina Chickadee. Int. Biometeor. 26: 231–238.

WEBB, D.R. (1987): Thermal tolerance of avian embryos: a review. Condor 89: 874–898.

WEHRLE, C.M. (1988): Zur Ökologie des Schneefinken (*Montifringilla nivalis*) im Hochgebirge. I. Zur Winternahrung des Schneefinken. II. Zur Brutbiologie des Schneefinken in der Vorlege-Periode (Besiedlung des Brutgebietes, Wahl des Neststandortes, Nestbau). Lizentiatsarbeit Zool. Inst. Univ. Bern. Typoskript. – (1989): Zur Winternahrung des Schneefinken *Montifringilla nivalis*. Orn. Beob. 86: 53–68.

WEST, G.C. (1960): Seasonal variation in the energy balance of the Tree Sparrow in relation to migration. Auk 77: 306–329.

*Manuskript eingegangen 23. Juli 1991*

*Dr. Philippe Heiniger, Bruggwiesenweg 20c, 9000 St. Gallen*
*Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim, «Eichhölzli», 6204 Sempach*

**Abb. 13.** Schneefink im Jugendkleid wartet auf Futter. Aufnahme M. Berger. – *Juvenile Snow Finch waiting for food.*