

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern

## Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen

von JÜRIG ZETTEL, Bern

### INHALT

1. Einleitung	187
2. Untersuchungsgebiet	187
2.1. Klima, Geologie	188
2.2. Vegetation	188
3. Material und Methoden	194
3.1. Sammeln der Losung	194
3.2. Qualitative Kotanalyse	194
3.3. Quantitative Kotanalyse	195
3.4. Diskussion: Möglichkeiten der Kotanalyse	201
4. Resultate aus dem Aletschwald	203
4.1. Die Birkwildnahrung im Jahresverlauf	203
4.2. Abhängigkeit vom Angebot und Präferenzen	208
4.2.1. Vergleich verschiedener Wintermonate	208
4.2.2. Vergleich der Winternahrung am Weidenhang und in der Region Riederfurka	211
4.2.3. Frühjahrsnahrung am Westabfall der Hohfluh	211
4.2.4. Frühjahrsnahrung am Riederhorn	212
4.2.5. Vergleich Arve — Lärche in der Nahrung	213
4.2.6. Vergleich verschiedener Ericaceenanteile in der Nahrung	214
4.2.7. Winternahrung auf den Jungmoränen (Lärchen-Birkenwald) und die Rolle der Birke im Aletschwald	214
4.3. Nahrungsunterschiede zwischen Hennen und Hähnen	216
4.4. Proben-Serien von einzelnen Birkhühnern	217
4.5. Bedeutung der einzelnen Futterpflanzen und ihr Verbiss durch das Birkwild	218
4.5.1. Ganzjährige Hauptfutterpflanzen	218
4.5.2. Wichtige, vor allem im Winter genutzte Nahrung	222
4.5.3. Wichtige, vor allem im Sommer genutzte Nahrung	225
4.5.4. Begleit- und Gelegenheitsnahrung	226
4.6. Bedeutung der tierischen Nahrung	228
5. Resultate aus der Nordalpenzone	229
6. Diskussion	230
6.1. Vergleich der Birkhuhnnahrung in verschiedenen Gebieten	230
6.1.1. Populationen der niederländisch-norddeutschen Moore und Heiden	230
6.1.2. Vorkommen in der Taiga	231
6.1.3. Vergleich mit den alpinen Vorkommen	234
6.2. Schlussbetrachtung	236
Zusammenfassung	237
Summary	237
Résumé	239
Literatur	241
Anhang: Verzeichnis der Pflanzennamen	245

## 1. Einleitung

Im Gegensatz zu Fennoskandien, Russland, Grossbritannien und dem niederländisch-norddeutschen Tiefland, wo die Rauhfusshühner seit längerer Zeit Gegenstand intensiver Untersuchungen sind, hat die Arbeit auf diesem Zweige der Wildforschung im Alpenraum erst begonnen. Unsere Arbeit war es, im Rahmen eines grösseren populationsökologischen Programmes die Nahrung des Birkwildes in einem charakteristischen Habitat im Innern des alpinen Teilareals mit dem Angebot zu vergleichen. Als Untersuchungsmethode kam neben den Feldbeobachtungen nur die Kotanalyse in Frage, weil intensive Untersuchungen auf kleinem Raume nicht mit Kropfanalysen durchgeführt werden können (für jede Probe müsste ein Tier geopfert werden). Mit Kotanalysen ist es möglich, die Nahrungszusammensetzung einer kleinen Population oder einzelner Individuen über längere Zeit zu verfolgen, ohne dass die Tiere beeinträchtigt werden. Da aber gewisse Probleme (tierische Nahrung, Verzehr von Sämereien) nicht in befriedigender Weise gelöst werden können, sind wir darauf angewiesen, möglichst viele Kröpfe oder Mägen von verunglückten (oder auf der Jagd erlegten) Birkhühnern aus dem Alpenraum untersuchen zu können! Mit dieser Arbeit möchte ich zeigen, dass die Kotanalyse (mindestens für Tetraoniden) bei entsprechender Methodik durchaus Resultate liefern kann, die sich mit Kropf- oder Magenanalysen vergleichen lassen. Der Aletschwald stellt ein ideales Untersuchungsgebiet dar, weil er leicht zugänglich ist und seit vierzig Jahren unter Naturschutz steht. Durch den sich auf wenigen Pfaden abspielenden sommerlichen Touristenstrom lassen sich die Tiere anscheinend wenig stören, jedoch wurden die anfänglich hohen Birkwildbestände auf der Riederfurka leider durch den Skisport sehr stark beeinträchtigt (vgl. PAULI 1974).

Allen, die in irgend einer Weise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, möchte ich herzlich danken, besonders Herrn PD Dr. U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM, der mir jederzeit mit wertvollen Ratschlägen zur Seite stand und die Leitung der Arbeit inne hatte; auch für die kritische Durchsicht des Manuskriptes bin ich ihm sehr dankbar. Herr Dr. O. HEGG half mir in freundlicher Weise über die Anfangsschwierigkeiten bei den Kotanalysen hinweg und bei der Übersetzung der Zusammenfassung waren mir Frau D. ZBÄREN sowie die Herren R. LÉVÊQUE und Prof. P. TSCHUMI behilflich. Auch wir danken dem *Schweizerischen Bund für Naturschutz* für seine Unterstützung und die Möglichkeit, in der Aletschhütte, wo uns die Wildhüter vertrauensvoll in ihrem Kreise aufgenommen haben, zu übernachten. Trotz dieser grossen Erleichterung war die Feldarbeit oft noch anstrengend genug, weshalb mein Dank auch allen Kommilitonen gilt, die mir dabei geholfen haben, insbesondere aber H.-R. PAULI, mit dem ein grosser Teil der Beobachtungen und der Materialbeschaffung gemeinsam erfolgte, wie auch meiner Frau URSULA, die mir im Felde und bei den Laborarbeiten eine wertvolle Hilfe war.

## 2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt in den zentralen Alpen (Koordinaten Riederfurka: 8°01'E, 46°23'N) und damit auch mitten im alpinen Verbreitungsgebiet des Birkhuhnes (Verbreitungskarte in GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973). Mit seiner Lage an der Obergrenze des Lärchen-Arvenwaldes dürfte der Aletschwald (er bedeckt

TABELLE 1. Mittlere Monatstemperaturen aus den Jahren 1936—1941 (nach MERCANTON 1940). — *Monthly mean temperatures 1936—1941.*

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Mittel
-6.5	-5.2	-3.5	-1.2	2.0	8.6	10.1	9.9	6.5	1.8	-1.8	-7.0	1.1° C

einen Gürtel zwischen 1800 und 2200 m ü. M.) als Beispiel für einen Teil der Zentralalpen Gültigkeit haben. Seit 1933 steht der Aletschwald unter Naturschutz und weist abgesehen vom Touristenstrom, der jedoch das beliebte Ausflugsziel nur auf wenigen Wegen durchquert, keinerlei menschliche Beeinträchtigung auf (vgl. aber PAULI 1974).

### 2.1. Klima, Geologie

Über die Temperatur im Jahresverlauf orientiert Tab. 1. Fröste, verbunden mit Schneefall, können in allen Monaten auftreten. Die Totalisatorwerte aus den Jahren 1936—42 ergeben einen Jahresdurchschnitt von 1266 mm Niederschlag. Interessant sind für uns die Angaben über Einschneien und Ausapern (Tab. 2). Die vorherrschenden Windrichtungen sind den Richtungen des Haupttales und des Aletschgletschers entsprechend NE und SW. (vgl. MERCANTON 1940).

Der Untergrund (Aaremassiv, südliche Gneise) besteht aus Augengneisen, die im treppenartig gestuften Hang vielfach anstehen. Der Moränenweg verläuft auf einer Moräne aus der Würm-Eiszeit; die jüngsten Moränen wurden vom Gletscher im Laufe der letzten 100 Jahre freigegeben.

### 2.2. Vegetation

In den zentralen Alpen mit ihrem kontinentalen Klima wird die Waldgrenze durch den Lärchen-Arvenwald *Rhododendro-Cembretum* gebildet (KUOCH 1954). Die Lärche *Larix decidua* ist als Waldpionier zu betrachten und ihr Bestandsanteil nimmt aus den nachfolgenden Gründen mit dem Alter des Waldes ab. AUER (1947) konnte zeigen, dass sie als Sämling am besten auf Rohböden aufkommt und ausserordentlich Mühe hat, sich auf moos- und rohumusreichen Bodentypen zu verjüngen: Im reifen Lärchen-Arvenwald, wo sie ohnehin nicht optimale Wuchsleistungen zeigt, bleiben die leichten Samen in den Zwergsträuchern oder der Moosschicht hängen und die Wurzel kann mit den beschränkten Reserven kaum den mineralischen Boden erreichen. Weil bereits 2 cm Humus oder Moos für den Keimling eine kaum überwindbare Schranke darstellen, ist hier die Lärche für ihre natürliche Verjüngung auf kleine Flecken Rohboden angewiesen, wie sie durch Windwurf, Brand und Erdrutsche entstehen.

Anders verhält es sich mit der Arve *Pinus cembra*. Der nussförmige Samen ist rund 90 mal schwerer als der Flügelsamen der Lärche, hat grössere Reserven

TABELLE 2. Einschneien und Ausapern (nach MERCANTON 1940). — *Times of snowing up and melting away, and deepest snow.*

	Einschneien	Ausapern	grösste Schneehöhe
1936/37	Ende September	Ende Mai	2.1 m am 1. 3.
1937/38	Ende Oktober	Ende Mai	1.3 m am 14. 2.
1938/39	Ende Oktober	Anfang Juni	1.3 m am 27. 3.
1939/40	Ende Oktober	Mitte Juni	1.3 m am 15. 4.
1940/41	Ende Oktober	Mitte Juni	1.5 m am 27. 1.

und erreicht den Boden dadurch viel leichter. Im Gegensatz zur Lärche kann sich die Arve auf dem rohumusreichen und stark von Zwergsträuchern beschatteten Boden sehr gut verjüngen und die Altbäume entfalten hier ihre besten forstlichen Leistungen. In der Besiedlung neuer Standorte ist die Arve mit ihren schweren, flügellosen Samen der Lärche deutlich unterlegen, jedoch hilft ihr der Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes* bei der Verbreitung: Ihm ist zum Beispiel der Arvenjungwuchs über der Waldgrenze und auf den jungen Moränen zu verdanken. (RICKLI 1909, PALLMANN & HAFFTER 1933, AUER 1947, KUOCH 1954, KUOCH & AMIET 1970). — Im Lärchen-Arvenwald besteht die Bodenbedeckung zur Hauptsache aus Beerensträuchern *Vaccinium* sp., Alpenrose *Rhododendron ferrugineum*, Wacholder *Juniperus nana* und einer kräftigen Mooschicht. Die lichthungrigen Alpenrosen und Wacholder ziehen offenere Standorte vor; im Schatten der Arven bleiben sie teilweise steril, die Heidelbeere *Vaccinium myrtillus* ist ihnen konkurrenzmassig überlegen und nimmt in den dichteren Arvenbeständen den Grossteil der Bodenfläche ein (KIRCHNER, LOEW & SCHRÖTER 1908, ELLENBERG 1963).

Durch intensive Holznutzungen vor allem im letzten Jahrhundert wurden die ursprünglichen Wälder verändert. Fichte *Picea abies* und Lärche lieferten beliebteres Bauholz als die Arve, die sich besser für Schnitzereien, Möbel und dergleichen eignet. Durch den Holzschlag wurde vielerorts die Waldgrenze um etwa 100 m gesenkt. Die Beweidung der gelockerten Bestände schliesslich verhinderte die natürliche Verjüngung, so dass wir heute oft überalterte Bestände vorfinden. Ein weiteres Hindernis für das Aufkommen des Jungwuchses war die Verwendung von Kämmen bei der Heidelbeernte, wodurch die Schösslinge immer wieder schwer verletzt wurden. So stellt auch der Aletschwald in seiner heutigen Erscheinung trotz der Urwüchsigkeit keinen Wald von ungestörtem Wuchs dar. Die bewegte Vergangenheit des heutigen Reservates und seiner Umgebung schildern unter anderen RICKLI (1909), TENGER (1943), FISCHER (1966), und besonders ausführlich MEYER (1966): Ursprünglich waren der Nord- und Südhang der Hohfluh bewaldet und sogar auf der gegenüberliegenden Seite des Aletschglatschers waren die Bewaldungsverhältnisse ähnlich wie im Aletschwald. Die letzten grossen Rodungen wurden 1858/60 ausgeführt. Für den Eigengebrauch schlugen die Leute von Ried nur jüngere Bäume, die in mühsamer Arbeit über die Riederfurka geschafft wurden. Dank diesem beschwerlichen Transportweg ist uns aber im Aletschwald eine der schönsten Arvenwälder der Schweiz erhalten geblieben; über 1000jährige Bäume sind keine Seltenheit (MÜLLER 1943). 1924 wurde die Ziegen- und Schafweide verboten, weil sie sich katastrophal auf die Waldverjüngung auswirkte. Die Grossviehweide wurde erst bei der Reservatsgründung 1933 ausgeschlossen, für welche sie eines der Haupthindernisse darstellte. Noch bis 1941 besass die Gemeinde Ried das Recht zur Nutzung der Heidelbeeren, die dank dem Weideverbot in grosser Menge fruchteten. Das heutige Schutzgebiet mit einer Fläche von 245 ha (davon 38 ha Fels und Geröll) liegt am südöstlichen Rande des nachträglich entstandenen, 450 km<sup>2</sup> umfassenden Jagdbannbezirkes Aletsch-Bietschhorn. Der Gamsbestand des Reservates hat sich von anfänglich 10—20 Tieren auf über 120 erhöht (H. BLATTER, briefl.) und bereits sind auf den Jungmoränen wieder Verbisschäden bemerkbar, die an die Zeiten der Ziegenweide erinnern!

Nach RICHARD (1968) und FISCHER (1966) zeigt der Aletschwald heute folgendes Vegetationsbild. Das Reservat lässt sich in drei horizontale Zonen auf-

TABELLE 3. Pioniervegetation auf den rund 100 Jahre alten Jungmoränen (nach RICHARD 1968). Durchschnittlicher Deckungsgrad in den älteren Stadien, auf die häufigeren und für das Birkwild wichtigeren Arten reduziert. Die Artmächtigkeiten nach BRAUN-BLANQUET bedeuten: r = einzelne Pflanzen, + = spärlich, mit sehr geringem Deckungswert, 1 = reichlich, aber höchstens 10 % der Fläche deckend, 2 = sehr zahlreich, oder mindestens 10–25 %, 3 = 25–50 %, 4 = 50–75 %, 5 = 75–100 % der Aufnahme- fläche deckend. Deutsche Pflanzennamen s. Anhang. — *Pioneer vegetation of the young moraines. Mean cover in the older stages, list reduced to the important species for black grouse. Mean covers after BRAUN-BLANQUET: r = single plants, + = scarce, with very small cover, 1 = abundant, but covering only up to 10 % of the area, 2 = very numerous or covering 10–25 %, 3 = 25–50 %, 4 = 50–75 %, 5 = 75–100 % of the area.*

<i>Larix decidua</i>	+—3	<i>Lotus corniculatus</i>	+—2
<i>Picea abies</i>	+—2	<i>Dryas octopetala</i>	(+)
<i>Betula pendula</i>	+—2	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	+—4
<i>Pinus cembra</i> , Jungwuchs	r—1	<i>Vaccinium uliginosum</i>	r—2
<i>Salix helvetica</i>	1—2	<i>Calluna vulgaris</i>	+—2
<i>Salix retusa</i>	+—4	<i>Pyrola secunda</i>	(+)
<i>Salix hastata</i>	r—2	<i>Pyrola minor</i>	+—2
<i>Salix purpurea</i>	(+)	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	+—2
<i>Salix reticulata</i>	r—2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	(+)
<i>Salix grandifolia</i>	(+)	<i>Vaccinium myrtillus</i>	r—2
<i>Trifolium pallescens</i>	+—4	<i>Rhacomitrium canescens</i>	1—4
<i>Trifolium badium</i>	+—3		

teilen: Zuunterst die z. T. mit lockerem Lärchen-Birkenwald bestockte Jungmoräne als Pionierstadium, in der Mitte der Lärchen-Arvenwald und über der Waldgrenze eine entwaldete Zone bis zur Hohfluh (siehe Vegetationskarte Tafel 2).

Tab. 3 gibt einen Überblick über die für das Birkwild wichtigeren Pflanzen auf den Jungmoränen. Der steinige Boden wird von den Flechten, Moosen und Kräutern nicht vollständig bedeckt. Die Ericaceen nehmen gegen den Arvenwald hin zu, sind aber bloss von kümmerlichem Wuchs. Die Bodenvegetation spielt hier für die Birkhühner kaum eine Rolle, da sich diese im Sommer im Lärchen-Arvenwald aufhalten und nur unregelmässig im Winter auf den Jungmoränen erscheinen. Eine Ausnahme bildet ein Balzplatz, der gerade am Übergang zum Arvenwald liegt (siehe PAULI 1971 und 1974).

Auf der Moräne, die seit Ende der Würm-Eiszeit (Daun-Stadium, 7000 v. Chr.) nicht mehr vom Gletscher bedeckt wurde, steht der Aletschwald, wie man ihn von zahlreichen Kalenderbildern kennt: Jahrhundertalte Arven und Lärchen, vielfach mit zersplitterten Wipfeln, der Boden bedeckt mit Heidelbeeren, Alpenrosen und Wacholder. Zwei Drittel der Reservatsfläche werden vom Lärchen-Arvenwald eingenommen, dessen Unterwuchs dem Birkwild den grössten Teil der Nahrung liefert (vgl. Tafel 4). Aus Tab. 4 ist neben der artenmässigen Zusammensetzung des *Rhododendro-Cembretum* auch die schattenbedingte Dominanz der Heidelbeere ersichtlich. Wie bereits erwähnt, wird die Lärche im Lärchen-Arvenwald mit zunehmendem Waldalter immer spärlicher; so haben wir die geringste Lärchendichte in den obersten Teilen des Waldes, zwischen Moränenweg und Hohfluh, wo nur noch 5 Prozent des Holzvorrates auf diese Art entfallen. Aus den Tab. 5 und 6 geht hervor, dass der Aletschwald überaltert ist. Erst seit seiner Unterschutzstellung gedieh vermehrt Jungwuchs, der heute etwa mannshoch ist; besonders die schnellwüchsigen Lärchen erreichen gerade die unterste hier wiedergegebene Stammklasse. Die mittleren Stammklassen sind deutlich unterdotiert, weil in erster Linie diese Bäume geschlagen wurden und die

TABELLE 4. Bestandesaufnahmen von RICHARD (1968) aus den beiden für das Birkwild wichtigen Subassoziationen des Lärchen-Arvenwaldes, auf die häufigeren Arten reduziert. Zeichenerklärung s. Tab. 3, deutsche Pflanzennamen s. Anhang. — *Relevés of the subassociations of the larch-Arolla pine forest important in regard to black grouse; reduced to the most numerous species. For the symbols see table 3.*

Subassoziation Aufnahme Nr.	typicum					juniperetosum			
	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Pinus cembra</i>	1	1	+	+	+	+	—	+	+
<i>Larix decidua</i>	+	+	+	+	+	+	—	+	+
<i>Picea abies</i>	—	—	—	+	—	+	—	—	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	+	+	(+)	(+)	—	—	—	—
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	4	5	4	4	3	2	3	3
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	2	4	2	2	3	2	2	2	2
<i>Luzula silvatica</i>	+	1	1	1	1	1	2	2	2
<i>Melampyrum silvaticum</i>	+	1	1	+	1	1	+	1	1
<i>Homogyne alpina</i>	—	2	1	1	2	1	2	—	2
<i>Calamagrostis villosa</i>	2	1	1	1	+	1	—	2	—
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1	2	r	1	1	+	1	1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	—	+	—	+	+	3	3	2	2
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	+	(+)	+	1	2	2	2	2
<i>Lonicera coerulea</i>	—	—	—	(+)	—	—	—	—	—
<i>Avena versicolor</i>	—	—	—	—	—	r	1	1	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	—	—	—	—	r	1	1	1
<i>Ligusticum mutellina</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>Leontodon helveticus</i>	—	—	—	+	—	1	2	—	2
<i>Melampyrum pratense</i>	—	—	—	—	+	2	2	1	2
<i>Euphrasia minima</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>Juniperus nana</i>	—	—	—	—	—	1	2	2	+
<i>Salix helvetica</i> <sup>1</sup>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	1	2	1	1	+	—	—	—	+
<i>Gentiana purpurea</i>	—	—	—	1	+	2	1	1	+
<i>Potentilla aurea</i>	—	—	—	1	+	+	+	+	1
<i>Oxalis acetosella</i>	2	1	1	1	1	—	—	—	+
<i>Hieracium murorum</i>	—	1	+	—	1	—	—	1	+
<i>Ranunculus montanus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	—	+	—	1	—
<i>Pleurozium schreberi</i>	2	2	3	3	3	3	2	2	2
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	—	—	+	+	1	2	1	+	1
<i>Hylocomium splendens</i>	2	2	2	2	2	1	—	1	+
<i>Dicranum scoparium</i>	2	1	2	2	2	1	1	—	1

<sup>1</sup> In der im Lebensraum der Birkhühner ebenfalls vorkommenden Subassoziation *salicetosum helveticae* oft bestandsbildend (mit Artmächtigkeiten +, +, 1, 2, 2, 1, 1).

schweren, alten, oft beschädigten Stämme unberührt blieben. Die dichten und natürlichsten Lärchen-Arvenbestände stocken auf felsigen und steilen Standorten, wo sie vor Holzschlag und Weidegang verschont geblieben sind. Auch die Tatsache, dass 1942 rund 19 000 Bäume mit einem Stammdurchmesser über 4 cm kluppiert wurden und 1962 bereits etwa 44 000 (Zunahme der Stammklasse 4—14 cm von 9414 auf 28 919 Stämme), lässt erahnen, wie stark das heutige Erscheinungsbild des Waldes durch menschliche Tätigkeit bedingt ist. In diesen Zahlen sowie in den Tab. 5 und 6 sind der Hang nördlich der Riederfurka (Nordhang) und der Tiefwald nicht eingeschlossen. Der Tiefwald, ein subalpiner Fichtenwald *Piceetum subalpinum* an der westlichen Ecke des Reservates, dürfte für die Birkhühner kaum von Bedeutung sein und wurde bei unse-

TABELLE 5. Stammzahlen im Aletschwald 1962 (nach FISCHER 1966). 75 % der Jungfichten und 50 % der älteren Stammklassen der Fichte stehen in den felsigen und tiefergelegenen westlichen Teilen des Reservates (Tiefwald, *Piceetum subalpinum*). — *Tree numbers in the Aletschwald 1962. 75 % of the young and 50 % of the older spruce stocks in the rocky lower regions in the NW-corner of the reserve (Tiefwald, spruce forest). 1 = 18 % on the young moraines. 2 = 9 % on the young moraines and 65 % below the Tiefwald.*

Stamm- $\phi$ in cm	<i>Pinus</i>	<i>Larix</i>	<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Salix</i>
4—14	10 299	10 051	3 001 <sup>1</sup>	2 556 <sup>2</sup>	496	1 069	1 337
16—26	4 561	2 669	519	57		20	33
28—38	2 338	638	130				5
40—50	1 327	396	83				
> 52	1 904	519	60				
Total	20 429	14 273	3 793	2 613	496	1 089	1 375

<sup>1</sup> Davon 18 % auf den Jungmoränen.

<sup>2</sup> Davon 9 % auf den Jungmoränen und 65 % unterhalb des Tiefwaldes.

TABELLE 6. Das Holzverhältnis im Aletschwald 1942 und die für einen Gebirgswald als normal erachteten Werte. Der Aletschwald wies zur gleichen Zeit einen durchschnittlichen Holzvorrat von 39 m<sup>3</sup>/ha auf, während unter normalen Verhältnissen 200 m<sup>3</sup> zu erwarten wären (nach MÜLLER 1966). — *The proportion of the timber classes in the Aletschwald 1942 and values considered as normal for an alpine forest. At this time the Aletschwald showed an average timber reserve of 39 m<sup>3</sup>/ha, while 200 m<sup>3</sup> are expected under normal conditions.*

Stamm- $\phi$ in cm	Aletschwald	normal
16—26	6.3 %	15 %
28—38	11.5 %	20 %
40—50	17.9 %	30 %
> 52	64.3 %	35 %

ren Untersuchungen nicht berücksichtigt. An feuchten Stellen des Waldes bilden Alpen-Erlen oft grosse, meist zungenförmige Bestände (*Alnetum viridis*); im Winter werden sie zum grossen Teil vom Schnee niedergelegt und zugedeckt.

Aus der Vegetationskarte (Tafel 2) ist ersichtlich, dass sich die Bodenvegetation des Lärchen-Arvenwaldes, oft auch als *Rhododendro-Vaccinietum* bezeichnet, über die bei durchschnittlich 2150 m liegende Waldgrenze hinaus bis auf eine Höhe von etwa 2200 m erstreckt, was nach LÜDI (1950) mit der ursprünglichen Waldgrenze übereinstimmen dürfte. Ausserhalb des Waldschattens sind die lichtbedürftigeren Zwergsträucher (*Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium uliginosum*, *Juniperus nana*) meist stärker vertreten als in den tieferen Lagen. Im Mosaik mit den Zwergsträuchern befinden sich hier vor allem an Stellen mit langer Schneebedeckung Krautweiderasen *Salicetum herbaceae* (Tab. 7). Die schattigsten Stellen unter dem Grat der Hohfluh werden von einer Krähenbeer-Vaccinienheide *Empetro-Vaccinietum* (Tab. 8) eingenommen, die für das Birkwild kaum, für das Schneehuhn jedoch von grosser Bedeutung ist (A. BOSSERT, pers. Mitt.).

Auf der viehbestossenen, nicht mehr zum Reservat zählenden Hohfluh sind  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  der Fläche von alpinen Rasen bedeckt (in erster Linie *Nardetum* mit viel *Leontodon helveticus*). Die Restfläche besteht aus runden, vom Gletscher

TABELLE 7. Durchschnittlicher Deckungsgrad der häufigeren Pflanzen der Krautweidenrasen *Salicetum herbaceae* (nach RICHARD 1968). Zeichenerklärung s. Tab. 3, deutsche Pflanzennamen s. Anhang. — *Mean cover of the more numerous plants of the Salicetum herbaceae. For the symbols see table 3.*

<i>Salix herbacea</i>	2	<i>Potentilla aurea</i>	+— 1
<i>Alchemilla pentaphyllea</i>	3	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+— 1
<i>Gnaphalium supinum</i>	1	<i>Leontodon helveticus</i>	1
<i>Luzula spadicea</i>	1—2	<i>Viola calcarata</i>	+
<i>Veronica alpina</i>	1	<i>Sieversia montana</i>	+
<i>Soldanella alpina</i>	1	<i>Agrostis rupestris</i>	+
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	+— 1	<i>Nardus stricta</i>	+
<i>Sibbaldia procumbens</i>	1	<i>Ranunculus montanus</i>	+
<i>Poa alpina</i>	1—2	<i>Vaccinium myrtillus</i>	(+)
<i>Ligusticum mutellina</i>	1	<i>Vaccinium uliginosum</i>	r
<i>Homogyne alpina</i>	1—2	<i>Euphrasia minima</i>	r

TABELLE 8. Durchschnittlicher Deckungsgrad der häufigeren und für das Birkwild wichtigeren Pflanzen der Krähenbeerheide *Empetro-Vaccinietum* (nach RICHARD 1968). Zeichenerklärung s. Tab 3, deutsche Pflanzennamen s. Anhang. — *Mean cover of the more numerous and to the grouse more important plants of the crowberry-whortleberry heath. For the symbols see table 3.*

<i>Empetrum hermaphroditum</i>	2	<i>Avena versicolor</i>	+
<i>Lycopodium alpinum</i>	1—2	<i>Deschampsia flexuosa</i>	+— 1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2—3	<i>Nardus stricta</i>	+
<i>Loiseleuria procumbens</i>	2	<i>Hieracium alpinum</i>	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1—2	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	+
<i>Homogyne alpina</i>	1—2	<i>Luzula lutea</i>	+
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1	<i>Euphrasia minima</i>	+
<i>Pinus cembra</i> , Jungwuchs	r — +	<i>Trifolium alpinum</i>	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	<i>Melampyrum pratense</i>	+
<i>Ligusticum mutellina</i>	+	<i>Cetraria islandica</i>	1—2
<i>Potentilla aurea</i>	+	<i>Cladonia rangiferina</i>	2
<i>Leontodon helveticus</i>	1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	+

geschliffenen Gneisbuckeln, die vielfach mit Zwergsträuchern (*Juniperus nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Loiseleuria procumbens*, seltener *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus* und *Calluna vulgaris*) bewachsen sind. Teilweise findet man auch in grösserer Anzahl Felsenpflanzen wie *Sempervivum montanum*, *Saxifraga aizoon*, *Veronica fruticans* und *Silene rupestris*, um nur die wichtigsten zu nennen. Der waldfreie Rücken der Hohfluh (wie auch der NE daran anstossenden Moosfluh) wird im Winter gelegentlich von Hähnen nach der Morgenbalz zu Fuss aufgesucht, um auf aperen Stellen zu äsen. Im Winter 1973/74 jedoch hielten sich erstaunlicherweise mehrere Hähne und Hennen längere Zeit auf dem erwähnten Rücken auf und nächtigten mindestens zum Teil dort (pers. Mitt. A. BOSSERT und H.-R. PAULI). — Der Westabfall der Hohfluh gegen die Riederfurka ist bewaldet (vor allem mit Arven und Fichten) und ziemlich felsig. Die Bodenbedeckung des Lärchen-Arvenwaldes (wegen der Windexposition hier mit dem Schwergewicht auf den frostunempfindlicheren *Juniperus nana* und *Vaccinium uliginosum*) steht in einem mosaikartigen Übergang zu Rasengesellschaften. An den Felsen gedeihen die schon oben erwähnten Felsenpflanzen und Spaliersträucher (*Arctostaphylos uva-ursi* und *Vaccinium vitis-idaea*). Da dieser Hang im Frühjahr zeitig ausapert und in milden

Wintern stellenweise schneefrei bleibt, kommt ihm für die Birkhühner im Raume Riederfurka besondere Bedeutung zu. — Der Südhang der Hohfluh weist ein ganz anderes Vegetationsbild auf: Neben den beweideten Flächen sind vor allem an den steileren Expositionen ausgedehnte Bestände der Wacholder-Bärentrauben-Heide *Junipero-Arctostaphyletum* vom *Calluna-* und *Juniperus*-Typ (SCHWEINGRUBER 1972) vorhanden. Diese Pflanzengesellschaft erträgt die extremen Klimabedingungen (unregelmässiger Schneeschutz) besser als die bereits besprochenen Zwergstrauchgesellschaften am Nordhang. Als Bäume kommen vor allem kleine Fichten vor. Die Birkhühner besuchen diesen Südhang sehr unregelmässig; im Februar/März 1969 lag der Hang aber im Aktionsraum der Balzgruppe Riederfurka (PAULI 1971 und 1974, U. GLUTZ pers. Mitt.).

### 3. Material und Methoden

Die untersuchten Kotproben (pro Monat mindestens 10) stammen hauptsächlich aus dem ganzjährigen Aufenthaltsraum der ♂ der Balzgruppen auf der Riederfurka (A + B, vgl. PAULI 1974) und im hinteren Aletschwald (Weidenhang, D), weil in diesen beiden Gebieten optimale Beobachtungsverhältnisse herrschen und wir nach Möglichkeit nur die Losung von direkt beobachteten Tieren sammelten (Tab. 9). Meine Abwesenheit im September 1970 bedingte das Nachholen dieser Proben im nächsten Jahr; in beiden Jahren war der September eine ausgesprochene Beerenzeit. — Als Ergänzung und zum Vergleich untersuchte ich auch Proben vom mittleren Aletschwald (C), von den Jungmoränen (E) und vom Südosthang des Riederhorns (F), wie auch solche vom März bis Mai 1970 und Januar/April 1973.

#### 3.1. Sammeln der Losung

Wie bereits erwähnt, sammelten wir vor allem frische Losung mit genau bekannter Herkunft. Im Winter war dies möglich in den Nacht- und Tagesschlafhöhlen, unter Schlafbäumen sowie entlang von Spuren. Im Frühling ist es ein Leichtes, auf dem Balzplatz Losung zu sammeln; die Ausbeute ist jedoch gering, da der Darm offenbar nach der Nachtruhe fast vollständig entleert ist. Während des Sommerhalbjahres konnte die Losung an den Ruheplätzen durch Einweisen eines zweiten Beobachters mit Funk gefunden werden. Der Kot wurde in getrocknetem Zustande aufbewahrt. Vergleichsanalysen von alkoholfixiertem Material ergaben keine qualitativen Unterschiede.

#### 3.2. Qualitative Kotanalyse

Die Losung muss in die einzelnen Partikel aufgelöst und so zubereitet werden, dass die Erkennungsmerkmale der Pflanzenfragmente gut sichtbar sind. Entsprechend muss pflanzliches Vergleichsmaterial verarbeitet werden, um die Pflanzenteile im Kot bestimmen zu können (s. ZETTEL 1974). Die Aufbereitungsmethode wurde grösstenteils von HEGG (1961) übernommen und für den speziellen Fall der Tetraoniden abgeändert:

- Die trockene Kotprobe wird in einer Glycerin-Wasser-Mischung (1 : 1) einige Minuten gekocht um das Material aufzuweichen.
- Die Kotwürstchen werden mit einer Pinzette fein zerteilt, da sich stark verflochtene Teile oft auch bei der chemischen Behandlung nicht auflösen und eine Quantifizierung erschweren oder verunmöglichen. Magensteine, Xylemteile und andere, die spätere Präparation störende Partikel werden gleichzeitig entfernt. Grössere Insektenfragmente können eventuell bestimmt werden.

TABELLE 9. Verteilung der untersuchten Kotproben nach Herkunft und Datum. A+B = Region Riederfurka, mit Nordhang (ausserhalb Reservat) und Südwestabfall der Hohfluh, C = Mittlerer Aletschwald, D = Hinterer Aletschwald (Balzplatz Weidenhang), E = Jungmoränen mit Lärchen-Birkenwald, F = Südosthang des Riederhornes (gleiche Gebietsbezeichnung wie PAULI 1974). — *Distribution of the analysed dropping samples according to origin and date. A+B = Riederfurka, including Nordhang and the southwestern descent of the Hohfluh, C = central Aletschwald, D = Weidenhang, E = young moraines with open larch-birch stands, F = southwestern slope of the Riederhorn.*

Gebiet		A+B	C	D	E	F	Total
Juni	1970	5	—	7	—	—	12
Juli	1970	1	4	8	—	1	14
August	1970	—	—	11	—	—	11
September	1971	—	5	5	—	—	10
Oktober	1970	1	—	9	—	—	10
November	1970	6	3	5	—	—	14
Dezember	1970	3	—	7	—	—	10
Januar	1971	3	—	5	6	—	14
Februar	1971	2	2	9	—	—	13
März	1971	5	—	5	—	—	10
April	1971	5	—	5	—	—	10
Mai	1971	6	—	5	—	2	13
März	1970	2	—	2	—	—	4
April	1970	2	—	2	—	—	4
Mai	1970	2	—	—	—	—	2
Januar	1973	3	—	3	—	—	6
April	1973	2	—	1	—	—	3
Total		48	14	89	6	3	160

- In 10<sup>0</sup>/oiger Kalilauge (KOH) wird das Material etwa 5 Minuten gekocht. Die genaue Dauer richtet sich nach der Nahrungszusammensetzung; Nadeln und Knospen müssen länger gekocht werden als Kräuter. Spülen mit destilliertem Wasser.
- Bei der anschliessenden Erhitzung in einem mazerierenden Gemisch von Chrom- und Salpetersäure (H<sub>2</sub>CrO<sub>3</sub> und HNO<sub>3</sub> je 10<sup>0</sup>%, im Verhältnis 1 : 1) ist Vorsicht geboten, da eine zu starke Einwirkung der Säuren die Epidermen zerstört. Am besten wird die Losung mit der Säure im Wasserbad erhitzt bis sich Blasen bilden und anschliessend abgekühlt. Durch die Wirkung der Säure wird das pflanzliche Material gebleicht und mazeriert. Im Idealfall liegen nun neben zerfallenden Mesenchymteilen intakte Epidermen mit anhaftender Cuticula vor. Durch heftiges Einsaugen mit einer Pipette können die Epidermen noch von anhaftenden Mesenchymzellen befreit werden. Mehrmals mit dest. Wasser spülen bis das Material vollkommen entfärbt ist.
- Mindestens eine Stunde Färben in einer gesättigten alkoholischen Lösung von Sudan III, die vor der Verwendung mit etwa 1/4 Alkohol verdünnt wird. Mehrmals waschen in dest. Wasser.
- Einbetten in Glycerin-Gelatine, Deckglas mit einem Wachsrand umgeben.

Solche Dauerpräparate können jahrelang aufbewahrt werden. Bei der Herstellung von Vergleichspräparaten wird gleich verfahren. Frisches Pflanzenmaterial braucht man nicht in Glycerin-Wasser aufzukochen. Das Kochen in KOH dauert nur so lange bis sich die Epidermen beim Schütteln zu lösen beginnen, danach werden mit einer Pinzette möglichst grosse Stücke abgezupft und weiter verarbeitet. Beim Einbetten bringt man die Epidermen in einem Wassertropfen auf die erstarrte Glycerin-Gelatine, breitet sie aus und saugt das Wasser ab.

### 3.3. Quantitative Kotanalyse

Für die Quantifizierung der Stichproben wählte ich folgende Methode (bereits in ZETTEL 1972a kurz beschrieben):

Indem nur Epidermen gezählt wurden, konnte eine Überbewertung von verholzten Nahrungsbestandteilen vermieden werden; ferner zählte ich nur leicht erkennbare, arttypische Epidermistteile («recognition items», z.B. von der Alpenrose nur Blattunterseite, von den Arvennadeln nur Stücke mit Spaltöffnungen usw.). Unspezifische Fragmente konnten dank dieser Zählmethode unberücksichtigt bleiben. Als sp. bezeichnete ich nur Unbekannte oder Unbestimmbare, die sicher keiner der sonst vorhandenen Arten angehörten. Cuticularteile ohne Epidermiszellen (spärlich vorhanden, in der Regel nicht bestimmbar) wurden ebenfalls nicht gezählt, da auch zarte Kräuterepidermen neben derben Stücken voll erhalten blieben und freie Cuticulastücke nach der Färbung von allen Pflanzenarten stammen können. Durch heftiges Pipettieren wurden die Epidermen je nach Eigenschaften in unterschiedlich grosse Stücke zerkleinert: Spröde Nadeln, Knospenschuppen und die offenbar zarte Unterseite der Alpenrosenblätter lieferten meist kleine, weiche Blätter mit elastischer Epidermis meist grosse Stücke.

Nun verarbeitete ich eine bekannte Frischgewichtmenge einer Futterpflanze wie eine Kotprobe und zerkleinerte die Epidermis möglichst auf die in den Kotproben vorhandene Stückgrösse. Aus Stückzahl und Frischgewicht wurde ein Umrechnungsfaktor (U) gewonnen, mit dessen Hilfe ich die Zählergebnisse der Probe (n) in Frischgewicht (FG) umrechnen konnte. Das Verhältnis der Stückgrösse im Kotpräparat und im quantitativen Vergleichspräparat ergab einen zusätzlichen Korrekturfaktor (K). Tab. 10 erläutert diese Umrechnung an einem einfachen Beispiel. Prozentangaben im Text beziehen sich, wenn nicht anders angegeben, immer auf das aufgenommene Frischgewicht (% FG). Diese Masseinheit wurde gewählt, weil sie einerseits im vorliegenden Falle (kleine Mengen) am genauesten zu bestimmen war und andererseits eher mit Volum-% vergleichbar ist als Angaben in Trockengewicht; Volumen bzw. Frischgewicht spielen für das Huhn im Moment der Nahrungsaufnahme eine ausschlaggebende Rolle, während Trockengewicht mehr als Ausgangspunkt für chemische Berechnungen zu betrachten ist.

Weil es im Gegensatz zu der pflanzlichen Kost nicht möglich ist, Insekten mit Hilfe von typischen Fragmenten («recognition items» sind zu selten) auf die aufgenommene Gewichtsmenge zu schliessen, benutzte ich die Anzahl Insektenfragmente pro Einheit Pflanzenkost (100 mg) als Vergleichsmass; damit war wenigstens eine Gegenüberstellung von Probengruppen möglich.

TAFEL 1a. Birkhahn beim Verzehren von Lärchenlangtrieben, welche den wichtigsten Ersatz für die Ericaceen darstellen. Auf den dünnen Lärchenzweigen bleibt selten Schnee liegen (vgl. Tafel 6a). — *Male black grouse, browsing on long twigs of larch, which are the most important substitute for the Ericaceae. The snow seldom remains on the narrow larch twigs (compare plate 6a).*

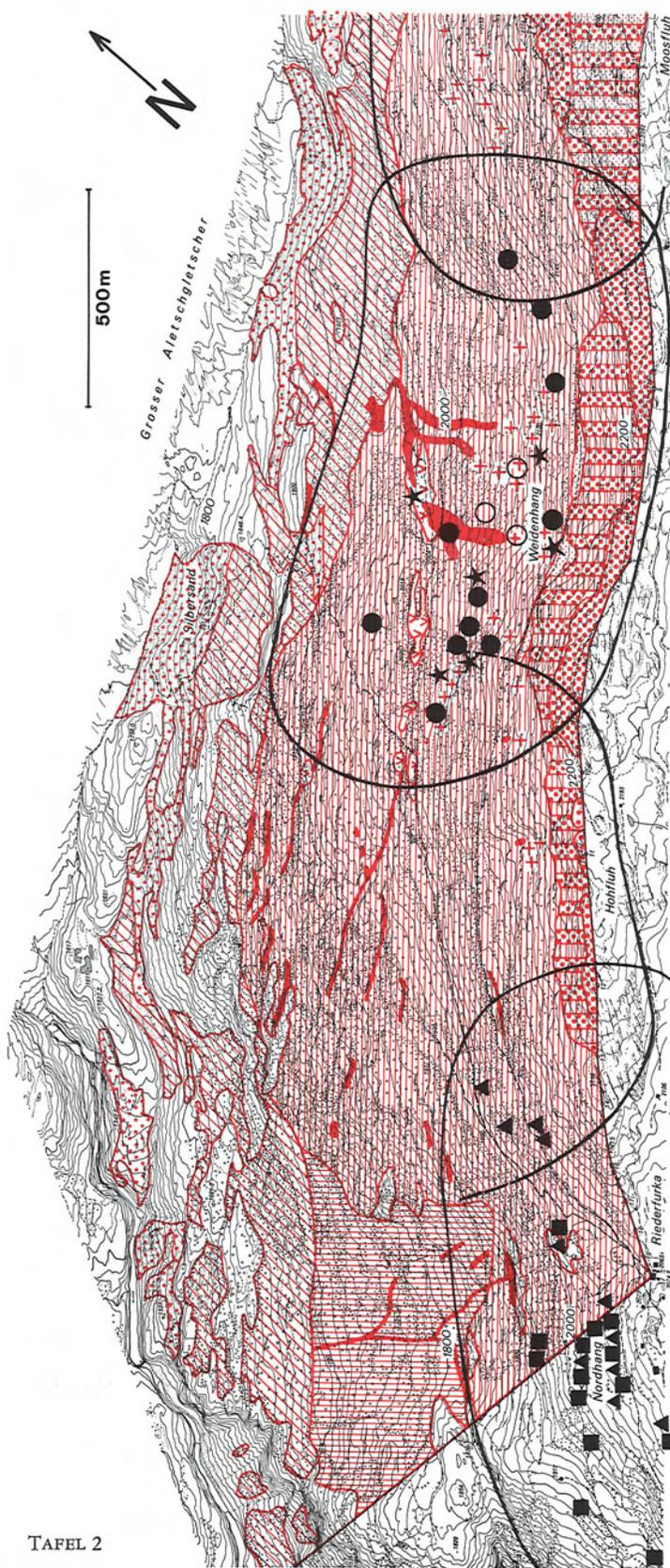
TAFEL 1b. Birkhahn beim Verlassen seiner Schneehöhle. — *Male black grouse leaving its snow burrow.*

TAFEL 2. Aktionsgebiet der Birkhähne und Vegetation (Vegetationskarte nach RICHARD 1968, vereinfacht). — = ganzjähriger Aufenthaltsraum der Balzgruppen (A—E, vgl. Tab. 3 in PAULI) adulter Hähne. Von 3 markierten Hähnen sind die Wiederbeobachtungsorte eingezeichnet: Im Raum Weidenhang (D) dasselbe Individuum in 3 aufeinanderfolgenden Jahren (○ = 1971, 25. 2.—30. 5., ★ = 1972, 4. 1.—5. 6. und 29.—31. 12., ● = 1973, 1. 1.—25. 6.), im Raum Riederfurka-Nordhang (A + B) 2 Hähne im Jahr 1973 (▲ = 5. 3.—25. 6., ■ = 7. 3.—11. 6.). — *Home range of male black grouse and vegetation. — = the year's home range of the lek groups (A—E, see table 3 in PAULI). The positions of reobservation of 3 marked cocks are drawn in: in the region Weidenhang (D) the same individual in 3 consecutive years (○ = 1971, ★ = 1972, ● = 1973), in the region Riederfurka-Nordhang (A+B) 2 cocks in 1973 (▲, ■). The vegetation map (after RICHARD 1968, simplified) shows the following plant associations: 1 = alders *Alnetum viridis*, 2 = pioneer vegetation without birch, 3 = pioneer vegetation with birch, 4 = spruce forest *Piceetum subalpinum*, 5 = larch-Arolla pine forest *Rhododendro-Cembretum*, 6 = peat-bogs, 7 = *Salicetum herbaceae*, 8 = crowberry-whortleberry heath *Empetro-Vaccinietum*, 9 = stands of *Salix helvetica*.*

Karte reproduziert mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie vom 24. 7. 1974.



TAFEL 1a und 1b



1 Grünerlenbestände  
*Alnetum viridis*

2 Pioniergesellschaften ohne Birken

3 Pioniergesellschaften mit Birken

4 Tiefwald  
*Piceetum subalpinum*

5 Lärchen-Arvenwald  
*Rhododendro-Cembraetum*

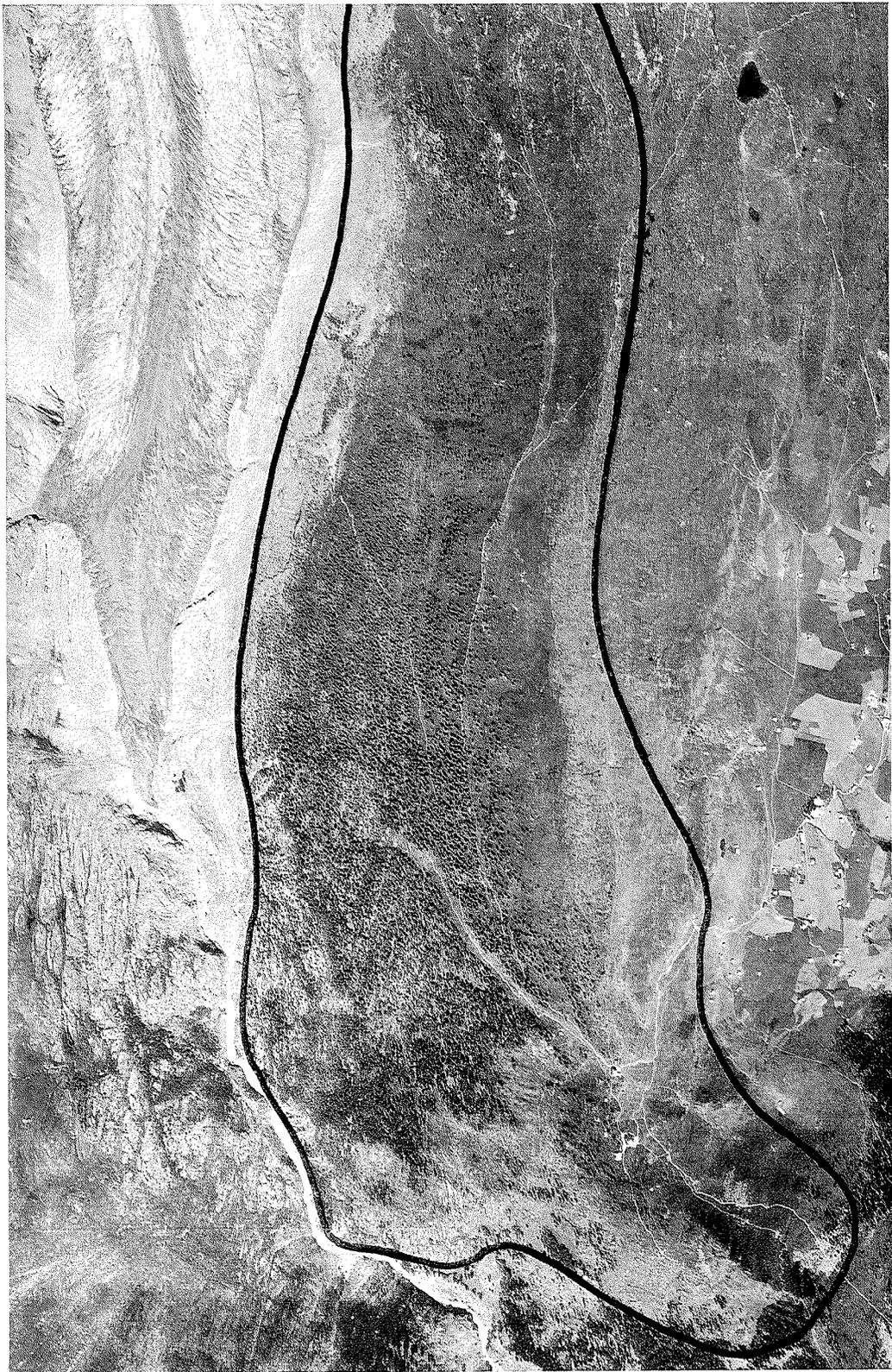
6 sumpfige Seggenbestände

7 Krautweiderasen  
*Salicetum herbaceae*

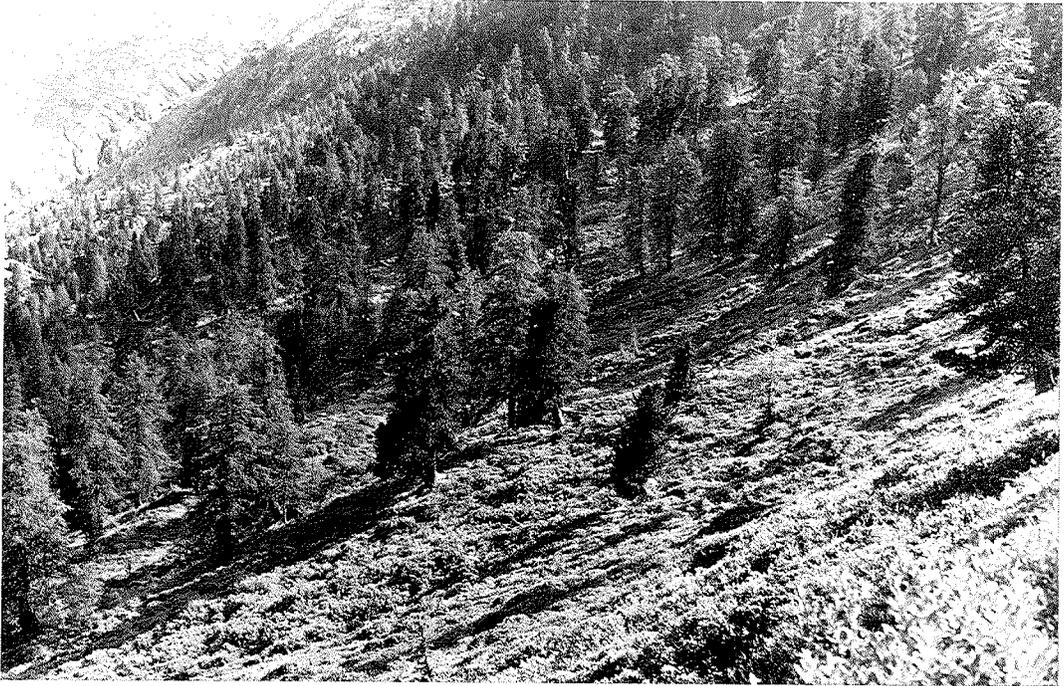
8 Krähenbeerheide  
*Empetrum Vaccinietum*

9 Bestände der Weide  
*Salix helvetica*

TAFEL 2



TAFEL 3



TAFEL 4a und 4b

### 3.4. Diskussion: Möglichkeiten der Kotanalyse

Bei Kotanalysen bestehen vor allem zwei Schwierigkeiten: Können alle Nahrungsbestandteile nachgewiesen werden? — Lassen die Befunde quantitative Rückschlüsse auf die aufgenommenen Mengen zu?

Wie bereits SWANSON (1940) betonte, liefern praktisch alle Nahrungsbestandteile nachweisbare Rückstände. Von Pflanzen sind es primär Epidermen bzw. deren Cuticula, aber auch sklerenchymatische Gewebepartien, bei Arthropoden (Insekten, Spinnen usw.) der Chitinpanzer, bei Wirbeltieren Skelettreste; weiche Tiere wie Würmer und Nacktschnecken dürften in der Losung kaum nachweisbar sein (von letzteren wird allerdings die Radula nicht verdaut). Somit ist es bei Pflanzenfressern nur eine Angelegenheit der Methode, ob z. B. auch zarte Kräuter erfasst werden oder nicht. Zarte Zellverbände können durch Anfärben besser sichtbar gemacht werden; die Färbungen, wie sie von DUSI (1949), MARTIN (1955) und STORR (1961) für die Herstellung von Vergleichspräparaten angegeben werden, haben aber den Nachteil, dass kein Gewebetyp spezifisch hervorgehoben werden kann, wie das bei HEGG's (1961) Methode möglich ist: Durch Sudan III werden bei guter Präparation nur Cutin und eventuell noch vorhandene Fette angefärbt. Nach unseren Erfahrungen besitzen nur sehr wenige Pflanzen eine nicht oder kaum färbbare Cuticula (z. B. Kryptogamen, Koniferen-antheren), jedoch sind diese an ihren charakteristischen Zellmustern leicht zu erkennen und nicht übersehbar. SWANSON (1940), STORR (1961) und PORKERT (1969) weisen darauf hin, dass zarte Kräuter mit Kotanalyse nicht oder nur unvollständig erfasst werden können, wogegen Arten mit härteren Rückständen überbewertet werden. Dies ist sicher der Fall, wenn die Losung nur zerzupft und mit geringer Vergrößerung (Lupe) untersucht wird, wie es MARTIN (1955),

TAFEL 3. Aletschwald mit Aletschgletscher. Der lichte Lärchen-Arvenwald am NW-Hang des Grates Riederfurka (2065 m ü. M., unten im Bild) — Höhfluh — Moosfluh (2335 m ü. M., oberer Bildrand) weist eine dichte Zwergstrauchvegetation auf, die sich vom Weidegebiet auf der SE-Seite des Grates durch die dunklere Tönung abhebt. Das Untersuchungsgebiet ist durch eine Linie umrissen. (Flugaufnahme der Eidg. Landestopographie vom 26. 7. 1961. Veröffentlicht mit Bewilligung vom 13. 9. 1974). — *Aletschwald and Aletsch Glacier. The open larch-Arolla pine forest on the NW-slope of the ridge stretching between Riederfurka (on the bottom) — Höhfluh and Moosfluh (on the top) has a dense vegetation of dwarf shrubs, which can be clearly distinguished by its darker shade from the pastures on the SE side of the ridge. The area investigated is outlined.*

TAFEL 4a. Weidenhang, aufgenommen von Pt. 2150 aus in NNE-Richtung, 1. März 1970. Im Extremfall sind die Zwergsträucher vollständig zugeschnitten und die Hühner sind für Nahrung auf die Bäume (vor allem Lärchen und Arven) und für die Deckung auf den Schnee oder die Arven und Fichten angewiesen. Unterhalb des Lärchen-Arvenwaldes ist deutlich die mit lockerem Lärchen-Birkenwald bestandene Jungmoräne zu sehen. — *Weidenhang in March, with extremely deep snow. The grouse are left as food supply the trees (mainly larch and Arolla pine) and as shelter the snow or Arolla pines and spruces. Below the larch-Arolla pine forest the young moraine with its open larch-birch stands can be clearly distinguished.*

TAFEL 4b. Weidenhang am 1. August 1970, gleicher Ausschnitt wie oben. Eine dichte Zwergstrauchvegetation (vor allem Heidelbeeren und Alpenrosen) bedeckt den Boden des Aletschwaldes und bietet dem Birkwild Nahrung und Deckung. — *Weidenhang in summer. A dense dwarf shrub vegetation (dominated by bilberry and rhododendron) covers the ground and supplies food and shelter for the grouse.*

TABELLE 10. Umrechnung der Zählergebnisse einer Stichprobe (19. 11. 1970, Nr. 2, ♂, Weidenhang) in Frischgewicht.  $n$  = gezählte Epidermisstücke in der Kotprobe,  $K$  = Korrekturfaktor, ermittelt aus Stückgröße im Kot- und Vergleichspräparat,  $U$  = Umrechnungsfaktor, gewonnen aus dem Vergleichspräparat,  $FG$  = Frischgewicht in mg ( $FG = n \cdot K \cdot U$ ), %  $FG$  = Prozentuale Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung. — *Calculation of the fresh weight from the counts in one sample.  $n$  = counted epidermal pieces in the dropping specimens,  $K$  = correction factor, determined by the fragment size in the droppings and the quantitative reference specimens,  $U$  = conversion factor, obtained from the reference specimens,  $FG$  = fresh weight in mg, %  $FG$  = composition of the eaten food in percent.*

Pflanzenart	$n$	$K$	$n \cdot K$	$U$	$FG$	% $FG$
<i>Vaccinium myrtillus</i> Stengel	73	0.5	36.5	$5.6 \cdot 10^{-2}$	2.04	7.2
<i>Rhododendron</i> Blattunterseite	530	0.05	26.5	$3.6 \cdot 10^{-1}$	9.5	33.4
<i>Rhododendron</i> Knospen	1940	1	1940	$8.7 \cdot 10^{-3}$	16.9	59.4

ADAMS (1957) und EYGENRAAM (1965) durchführten. Zarte und spröde Strukturen werden zerstört, wenn die Proben durch feine Siebe gewaschen oder gar gerieben werden (Methoden von POLDERBOER 1942, KUC 1964 und EASTMAN & JENKINS 1970).

Die meisten Autoren zählten nicht alle Teile, sondern nur bestimmte, leicht erkennbare Fragmente («recognition items»), was die zeitraubende Arbeit erleichtert. Vielfach werden nur die relative Häufigkeit (Proben mit positivem Befund) oder die Zahl der gezählten Fragmente angegeben. Einige Autoren versuchten durch Fütterungsexperimente mit gekäfigten Versuchstieren Umrechnungsfaktoren zu erhalten, um von der Kotzusammensetzung auf die aufgenommene Nahrungsmenge zu schliessen (ADAMS 1957, STORR 1961, ADAMS, O'REGAN & DUNAWAY 1962). STORR (1961) wies nach, dass die Futterzusammensetzung im Kot recht gut wiedergegeben wird und sich die Epidermisfläche innerhalb einer systematischen Pflanzengruppe proportional zum Trockengewicht verhält. Da meine Methode auch zarte Kräuter vollständig erfassen kann, darf man annehmen, dass die pflanzliche Nahrung in den richtigen Proportionen wiedergegeben wird. Derbe Pflanzen können nicht überbewertet werden, weil nur Epidermen ausgezählt werden. Einzig der quantitative Nachweis von Sämereien und tierischer Nahrung dürfte kaum realisierbar sein.

Die Nahrungszusammensetzung, wie sie aus einer Kotprobe ermittelt wird, gibt nur einen momentanen Ausschnitt der betreffenden Aktivitätsphase wieder

TABELLE 11. 10 Proben aus dem gleichen Losungshaufen (Schlafhöhle eines ♂, 11. 1. 71, Region Weidenhang). Die Proben sind so geordnet, dass sich von links nach rechts eine Zunahme von *Juniperus* und gleichzeitig eine Abnahme von *Rhododendron* ergibt (einzig die Proben 5 und 8 lassen sich nicht eindeutig einordnen), während die Werte von *Vaccinium* um einen Mittelwert pendeln. Werte in % Frischgewicht,  $s$  = Standardabweichung. — *10 samples from the same dropping heap. The samples are so arranged that juniper increases from left to right while rhododendron decreases (only the samples 5 and 8 cannot be properly classified) and the bilberry data fluctuates around a mean value. Data in % fresh weight,  $s$  = standard deviation.*

Probe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mittel	$s$
<i>V. myrtillus</i>	52	54	52	56	68	54	40	64	53	48	54	± 8
<i>Rhododendron</i>	45	42	40	30	19	28	25	10	6	5	25	± 11
<i>Juniperus</i>	2	4	8	13	13	19	35	27	40	48	21	± 16

(STORR 1961). Die Unterschiede zwischen den Werten von mehreren Proben aus dem gleichen Losungshaufen sind z. T. erstaunlich gering, lassen aber eine gewisse Reihenfolge in der Verteilung der Fraktionen erkennen, die der sich ändernden Nahrungszusammensetzung im Verlaufe der Aktivitätsphase entsprechen dürfte (s. Tab. 11). Durch eine genügend hohe Anzahl von Stichproben kann diese Ungenauigkeit jedoch weitgehend eliminiert werden, wobei man bei der Auswahl eventuelle Gewohnheiten der zu untersuchenden Tiere berücksichtigen muss.

#### 4. Resultate aus dem Aletschwald

##### 4.1. Die Birkwildnahrung im Jahresverlauf

Für die folgenden Betrachtungen verwende ich vor allem die Ergebnisse aus dem hinteren Aletschwald (Region Weidenhang, D), weil dort die Vegetation im «home range» der Balzgruppe recht einheitlich ist und dem *Rhododendro-Cembretum typicum* (Tab. 4) entspricht; dadurch wird der Vergleich zwischen Angebot und Nahrung erleichtert. Beim Betrachten der Nahrungszusammensetzung im Jahresverlauf (Abb. 1) fällt sofort auf, dass die Ericaceen gesamthaft über die Hälfte der Nahrung liefern (60 % der Jahresgesamtmenge). Nur eine kompakte Schneedecke (zunehmend vom Januar zum März) und der Zeitpunkt des Blühens und Spriessens bei der Lärche (Mai/Juni) vermögen die Zwergsträucher zu verdrängen.

Im Aletschwald dauert der Winter 7—8 Monate. Mit den ersten Schneefällen ändert sich die Nahrung des Birkwildes schlagartig: Die Heidel- und Moorbeeren verlieren ihre bereits farbigen Blätter, ein Grossteil der Beeren fällt zu Boden und wird dadurch aus dem Angebot entfernt; durch vorangehende Fröste starben die letzten annuellen Kräuter ab. Somit stellen sich innerhalb weniger Tage Verhältnisse ein, die sich im Verlaufe der nächsten Monate oft nur wenig verändern. Mit dem Ausapern der ersten Flecken und mit dem Spriessen der Lärchen verändert sich die Nahrung im Frühling erneut stark. Auch wenn die Futterpflanzen teilweise dieselben bleiben, so sind es doch andere Teile, die nun verzehrt werden.

Alle folgenden jahreszeitlichen Darstellungen beginnen mit dem ersten Wintermonat, weil die Winternahrung für die Birkhühner qualitativ und quantitativ von grösserer Bedeutung ist als die Sommernahrung. Die Werte vom Mai (1971) und Juni (1970) werden zusammengefasst, weil die beiden Monate gleiche Vegetationsverhältnisse aufwiesen.

OKTOBER. — Vegetationsverhältnisse: Trotz 10—25 cm Schnee sind am leicht gestuften Hang auf Kanten und Erhöhungen überall noch Vaccinien und andere Zwergsträucher verfügbar. Heidel- und Moorbeere verlieren ihre Blätter, tragen aber z. T. noch alte geschrumpfte Beeren. — Nahrung: Kräuter sind dem Angebot entsprechend nur noch in Spuren vorhanden (je einmal Sämereien und *Dryas octopetala*, zweimal Gräser und *Luzula silvatica*). Mit 70 % ändert sich der Anteil der Ericales gegenüber dem September wenig, die Zusammensetzung ist aber ganz verschieden: Im September fast ausschliesslich *Vaccinium*-Beeren, im Oktober etwa die Hälfte Heidelbeertriebe,  $\frac{1}{3}$  Alpenrosenblätter und nur noch  $\frac{1}{6}$  Beeren. Die Arve ist erst in Spuren vorhanden, obschon sie fast von der Hälfte der Hühner gefressen wird (nur eine Probe enthielt eine nennenswerte Menge: 65 % FG); auch die Lärche bleibt noch bedeutungslos. Mit Weidenknospen sind

TABELLE 12. Nahrungszusammensetzung in der Region Weidenhang. Angaben in % Frischgewicht, Werte auf ganze Zahlen gerundet.<sup>1</sup> + = weniger als 2%. Arten mit minimalen Anteilen sind nur im Text vermerkt. Abkürzungen: B = Blätter, Be = Beeren, Bl = Blüten, Fr = Früchte, Kä = Kätzchen, Kn = Knospen, Kt = Kurztriebe, Lt = Langtriebe, Na = Nadeln, St = Stengel, Za = Zapfen. — Food composition in the region Weidenhang; data in % fresh weight, corrected to the nearest whole number. + = less than 2%. Species with very small amounts are mentioned only in the text. Abbreviations: B = leaves, Be = berries, Bl = flowers, Fr = seeds, Kä = catkins, Kn = buds, Kt = short twigs, Lt = long twigs, Na = needles, St = stems, Za = cones.

	Monat	O	N	D	J	F	M	A	M J	J	A	SMittel	
	n	7	5	7	5	9	5	5	12	8	10	5 78	
GANZJÄHRIGE NAHRUNG													
<i>Vacc. myrtillus</i> St		33	47	44	56	23	+	58	2	2	5	+	25
<i>Rhododendron</i> B		20	12	6	11	20	17	10	+	+	4	+	9
<i>Rhododendron</i> Kn		+	13	13	18	3	3	+	+	10	+	+	5
WINTERNAHRUNG													
<i>Larix</i> Lt		+	9	4	+	23	37	4	+			+	7
<i>Larix</i> Kt			7	7	+	4	5		+			+	2
<i>Alnus</i> Kä + Kn			6	+	6	18	25	4					5
<i>Pinus</i> Na		9		12	+	+	7	19	+	+	+	+	4
<i>Pinus</i> Kn		+		7	+	+	+	+	+	+	+		+
<i>Pinus</i> ♀ Za		+		+		+							+
<i>Salix</i> Kn		11	4	3	+	+	3	+	+				2
<i>Juniperus</i> Na		7	+	+	+	5		+	+				+
<i>Vacc. vitis-idaea</i> B		+	+	+	5	+		+					+
<i>Picea</i> Na		+			+	+				+			+
SOMMERNÄHRUNG													
<i>Vacc. sp.</i> Be		15	+	+		+		+	5	+	6	77	9
<i>Vacc. uliginosum</i> B										27	41	2	6
<i>Vacc. myrtillus</i> B		+	+						+	11	14		2
<i>Vacc. sp.</i> Bl										29	2		3
<i>Larix</i> Na									43	4	+	15	6
<i>Larix</i> ♂ Za									31				3
<i>Larix</i> ♀ Za									13	3			+
Kompositen Bl									+	9	3		+
<i>Salix</i> B											9	+	+
<i>Empetrum</i> Be		+		+					+	+	3	+	+
<i>Empetrum</i> B		+		+					+		+	+	+
Sämereien		+							+	+	2	+	+
Gramineen		+							+	+	+	+	+
<i>Luzula sp.</i> B		+							+	+	+	+	+
<i>Ranunculus</i> B										+			+
<i>Ranunculus</i> Fr											+		+
<i>Carex sp.</i> B + Bl									+				+
Moose									+	+	+	+	+
Unbest. Pflanzen		+	+	+	+	+	+	+	+	3	5	4	+
Insekten		+		+					+	+	+	+	+

<sup>1</sup> Auf die Wiedergabe von Kommastellen wird verzichtet, da die durch die kleinen Stichproben bedingte Ungenauigkeit ohnehin im Rahmen von Prozenten liegen dürfte.

die Laubhölzer erstmals wieder in grösserer Menge vertreten. Bei mildem Herbstwetter (z. B. 1973) werden im Oktober noch vorwiegend Beeren gefressen.

NOVEMBER. — Vegetationsverhältnisse: 30 cm Schnee, unter grossen Lärchen und vor allem Arven liegt praktisch kein Schnee. Auf freien Flächen überragen

TABELLE 13. Nahrungszusammensetzung in der Region Weidenhang. Angaben in % Häufigkeit (Proben mit positivem Befund). Werte auf ganze Zahlen gerundet. Arten mit minimalen Anteilen sind nur im Text vermerkt. Abkürzungen siehe Tab. 12. — *Food composition in the region Weidenhang; frequency of occurrence, values corrected to the nearest whole number. Species with very small amounts are mentioned only in the text. For the abbreviations see table 12.*

	Monat n	O 7	N <sup>r</sup> 5	D 7	J 5	F 9	M 5	A 5	M J 12	J 8	A 10	S Mittel 5 78	
GANZJÄHRIGE NÄHRUNG													
<i>Vacc. myrtillus</i> St	100	100	100	100	100	100	20	100	100	100	70	40	84
<i>Rhododendron</i> B	100	100	100	100	100	100	80	100	44	63	90	100	89
<i>Rhododendron</i> Kn	86	100	100	100	100	100	60	100	49	50	40	100	80
WINTERNÄHRUNG													
<i>Larix</i> Lt	29	80	72	40	100	100	40	45				20	47
<i>Larix</i> Kt		60	14	20	44	80		50				40	28
<i>Alnus</i> Kä + Kn		60	14	40	100	100	20						30
<i>Pinus</i> Na	43		29	40	67	40	40	15	63	10	60		37
<i>Pinus</i> Kn	12		43		33	40	40	15	25	10			20
<i>Pinus</i> ♀ Za	12		29		11								5
<i>Salix</i> Kn	86	40	72	40	67	80	60	17					42
<i>Juniperus</i> Na	72	40	72	100	67		60	25					40
<i>Vacc. vitis-idaea</i> B	72	20	43	80	23		60						27
<i>Picea</i> Na	29			20	11					13			7
SOMMERNÄHRUNG													
<i>Vacc. sp.</i> Be	57	40	14			11		20	7	25	80	100	32
<i>Vacc. uliginosum</i> B										88	100	100	26
<i>Vacc. myrtillus</i> B	12	20							22	88	100		22
<i>Vacc. sp.</i> Bl										63	30		8
<i>Larix</i> Na								100	63	30	100		27
<i>Larix</i> ♂ Za								79					7
<i>Larix</i> ♀ Za								49	13				6
Kompositen Bl								7	38	50			9
<i>Salix</i> B										70	40		10
<i>Empetrum</i> Be	25		29					15	25	50	60		19
<i>Empetrum</i> B	12		29					7		20	20		8
Sämereien	12							7	13	30	80		12
Gramineen	29							7	63	70	100		24
<i>Luzula</i> sp. B	12							7	50	10	20		9
<i>Ranunculus</i> B										25			2
<i>Ranunculus</i> Fr											40		4
<i>Carex</i> sp. B + Bl								15					1
Moose										13	10	20	5
Unbest. Pflanzen	100	40	100	100	56	60	80	63	88	100	100	100	80
Insekten	12		14						36	100	100	100	33

nur Alpenrosen und Weiden die Schneefläche, von den Heidelbeeren sind höchstens auf Bülden noch die Triebspitzen sichtbar. Den Hühnern stehen demnach genügend Ericaceen zur Verfügung. — Nahrung: Neben der weiterhin dominanten Bodennahrung bilden Lärchenzweige und Laubholzkätzchen bzw. -knospen grössere Anteile. Die Beeren sind praktisch aus der Nahrung verschwunden (40 % der Hühner fressen immer noch davon), dafür haben die überwinternden Teile von Heidelbeere und Alpenrose zugenommen. Kräuter und Sämereien fehlen nun ganz. Je einmal konnte ich *Loiseleuria procumbens* und Knospen von *Rubus idaeus* nachweisen.

DEZEMBER. — Vegetationsverhältnisse: Gleich wie im November, trotz 30 cm Schnee sind die Ericaceen weiterhin gut zugänglich (etwa 5 % des Bodens im Aletschwald sind aper; vgl. Tafel 5). — Nahrung: Die Zusammensetzung hat sich nur unwesentlich verändert. Einzig der Anteil der Arve ist gestiegen (nur in 20 % der Proben nachweisbar, aber zwei Proben mit 57 und 26 % FG).

JANUAR. — Vegetationsverhältnisse: Je nach Lage 20—100 cm Schnee. Die aperen Stellen sind kleiner geworden oder verschwunden. Aus dem Schnee ragen noch Weiden und Alpenrosen, unter Bäumen und an windgefehten Stellen sind aber immer noch vereinzelt Heidelbeertriebe vorhanden. — Nahrung: Trotz dem verringerten Angebot bilden die Ericaceen noch 90 % der Nahrung! Die Zwergsträucher, einschliesslich Wacholder, werden von allen Hühnern gefressen, während Lärche, Arve und Weide nur von 40 % aufgenommen werden. Dies zeigt deutlich die Vorliebe der Birkhühner für Ericaceen! Nachgewiesen wurde ferner einmal *Saxifraga aizoon* (an Felsen).

FEBRUAR. — Vegetationsverhältnisse: 80 cm Schnee; Schneefälle mit heftigen Winden haben die meisten freien Stellen unter den Bäumen zugedeckt. Als Bodennahrung stehen noch wenig Wacholder und Alpenrosen zur Verfügung, nur selten sind Heidelbeerstauden erreichbar. — Nahrung: Obwohl das Angebot an Bodennahrung fast auf Null gesunken ist, bilden Ericaceen noch über ein Drittel der Nahrung. Die Hühner mussten mehrere aperere Stellen suchen, um so viel Heidelbeeren und Alpenrosen aufzunehmen. Gelegentlich werden Zwergsträucher mit dem Schnabel freigelegt. Die Füsse werden höchstens eingesetzt um den bereits angehäuften Schnee nach hinten zu werfen, wie dies auch beim Tunnelgraben der Fall ist. Gezwungenermassen werden jetzt von allen Hühnern Lärchentriebe und Erlenkätzchen gefressen; die Arve tritt wohl in 67 % der Proben, aber immer nur in Spuren auf (vgl. aber S. 211 und 222).

MÄRZ. — Vegetationsverhältnisse: Am Weidenhang 1,5 m Schnee und starke Verwehungen. Zwergsträucher (vor allem Alpenrosen) sind höchstens an Felsen und bei abgerutschten Schneeblettern in kümmerlicher Menge zugänglich (Tafel 5). Die Erlen sind erst teilweise vom Schnee bedeckt. — Nahrung: Diese hochwinterlichen Verhältnisse zwingen die Hühner, den Grossteil ihrer Nahrung auf noch zugänglichen Sträuchern und den Bäumen zu suchen. Auffallend ist der geringe Anteil der Arve, während Erle und Lärche von allen Hühnern in grösseren Mengen aufgenommen werden. Die Alpenrose liefert noch  $\frac{1}{3}$  der Nahrung, während die niedrigere Heidelbeere nicht mehr ins Gewicht fällt.

APRIL. — Vegetationsverhältnisse: Bereits beginnt die Ausaperung, Ericaceen und Wacholder sind erneut überall zugänglich. — Nahrung: Erwartungsgemäss schnellert der Ericaceenanteil wieder stark in die Höhe und die Baumnahrung verliert ihre Bedeutung. Die erstaunlich grosse Arvenmenge ist auf einen Hahn zurückzuführen, dessen Losung 96 % Pinus-Nadeln enthielt.

MAI/JUNI. — Vegetationsverhältnisse: Die Schneedecke ist nicht mehr zusammenhängend. Die Lärchen blühen bereits und ihre Nadeln brechen durch. Die Knospen von Arven und Vaccinien stossen, diejenigen der Alpenrosen und Erlen noch nicht. Die Krähenbeeren blühen, weisen aber auch noch viele vorjährige Beeren auf. — Nahrung: Die spriessenden Organe der Lärche dominieren; die ♀ Zapfen werden vielfach von den Hühnern selektiv gefressen und dürften daher zeitweise noch höhere Anteile erreichen. Ericaceen sind genügend vorhanden und werden von allen Hühnern gefressen, fallen aber mengenmässig nicht ins Gewicht. Bereits tauchen die ersten Kräuter (zweimal *Carex*, einmal *Luzula*

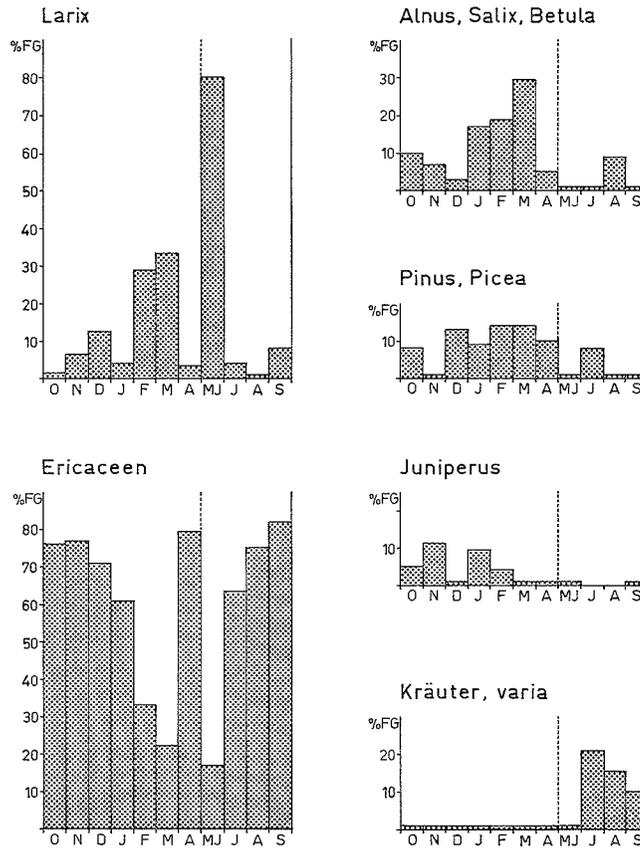


ABB. 1. Nahrungszusammensetzung im Jahresverlauf, ganzer Aletschwald. Die gestrichelte Linie trennt Winter- und Sommerhalbjahr. Mit zunehmender Schneedecke vom Januar bis März nimmt der Anteil von Ericaceen und *Juniperus* (= Bodennahrung) ab, während die Baum- und Buschnahrung (*Larix*, *Alnus*, *Pinus*) zunimmt. — Food composition in the course of the year, for the whole Aletschwald. The stippled line separates winter and summer. With increasing snow cover from January to March, *Ericaceae* and *juniper* (ground food) decrease, whilst the tree and shrub browsing increases (larch, alder, *Arolla pine*).

und *Calluna*) auf; in den Tab. 12 und 13 ebenfalls nicht aufgeführt sind Wacholderbeeren (1 ×). Die im Kot vorhandenen Sämereien müssen vom Boden aufgefunden worden sein. Vom Angebot an Krähenbeeren hat nur 1/6 der Hühner gegessert (bis 13 % FG).

JULI. — Vegetationsverhältnisse: Das sommerliche Nahrungsangebot ist praktisch vollständig (Tab. 4); Fichten, Alpenrosen, *Vaccinien* und die ersten Kräuter blühen. — Nahrung: Die Lärchen sind verblüht, es werden nur noch etwas junge Nadeln und (von einem Hahn) ♀ Zapfen gefressen. Als Frühlingsnahrung zu werten sind die *Vaccinien*blüten und die spriessenden Blütenknospen der Alpenrose. Daneben tritt bereits die typische Sommernahrung quantitativ in Erscheinung: Blätter und junge Stengel der Moor- und Heidelbeere, Blüten von

Kompositen (in erster Linie *Leontodon helveticus* und *Hieracium murorum*) und *Ranunculus montanus*. In den Tab. 12 und 13 sind nicht aufgeführt (je einmal in Spuren): *Euphrasia minima*, *Galium pumilum*, *Taraxacum palustre*, *Crocus albi-florus* und *Veronica* sp.

AUGUST. — Vegetationsverhältnisse: Das Angebot hat sich nicht stark verändert; die Ericaceen blühen nur noch stellenweise. — Nahrung: Die Zusammensetzung hat sich den Verhältnissen angepasst: An die Stelle der zurücktretenden Vaccinienblüten und treibenden Alpenrosenknospen treten junge, noch nicht voll ausgewachsene Alpenrosenblätter. Kompositenköpfchen werden immer noch gefressen, hingegen ist der Hahnenfuss verblüht und seine Früchte treten in Erscheinung. Krähenbeeren, z. T. noch unreife, werden von 50 %, Weidenblätter von 70 % der Hühner verzehrt. Kräuter erreichen in diesem Monat einen beträchtlichen Anteil (einziger Monat mit 100 % Häufigkeit). Die Fraktion setzt sich neben den in Tab. 12 und 13 erwähnten Arten zusammen aus (je einmal in Spuren) *Melampyrum* Blatt und Blüte, *Polygala alpestris*, *Euphrasia minima*, *Bartsia alpina* und *Lonicera coerulea*.

SEPTEMBER. — Vegetationsverhältnisse: Im Angebot dominieren die Vaccinienbeeren. Die meisten Kräuter sind am Verwelken. — Nahrung: Die Beeren dominieren ebenfalls in der Nahrung, jedoch erreichen sie höchstens 88 % FG; der Rest setzt sich zusammen aus Lärchennadeln, Moorbeerblättern, Kräutern und Spuren von Alpenrosenblättern.

Wie aus Abb. 1 hervorgeht, setzt sich die Nahrung in beiden Jahreshälften zur Hauptsache aus sieben bzw. sechs Pflanzenarten zusammen, von denen drei identisch sind und die restlichen typische Winter- bzw. Sommernahrung darstellen (nach Bedeutung geordnet):

## WINTER

*Vaccinium myrtillus*  
*Rhododendron ferrugineum*  
*Larix decidua*  
*Alnus viridis*  
*Pinus cembra*  
*Juniperus nana*  
*Salix helvetica*

## SOMMER

*Larix decidua*  
*Vaccinium uliginosum*  
 Beeren von *Vaccinium*  
 Kräuter  
*Vaccinium myrtillus*  
*Rhododendron ferrugineum*

## 4.2. Abhängigkeit vom Angebot und Präferenzen

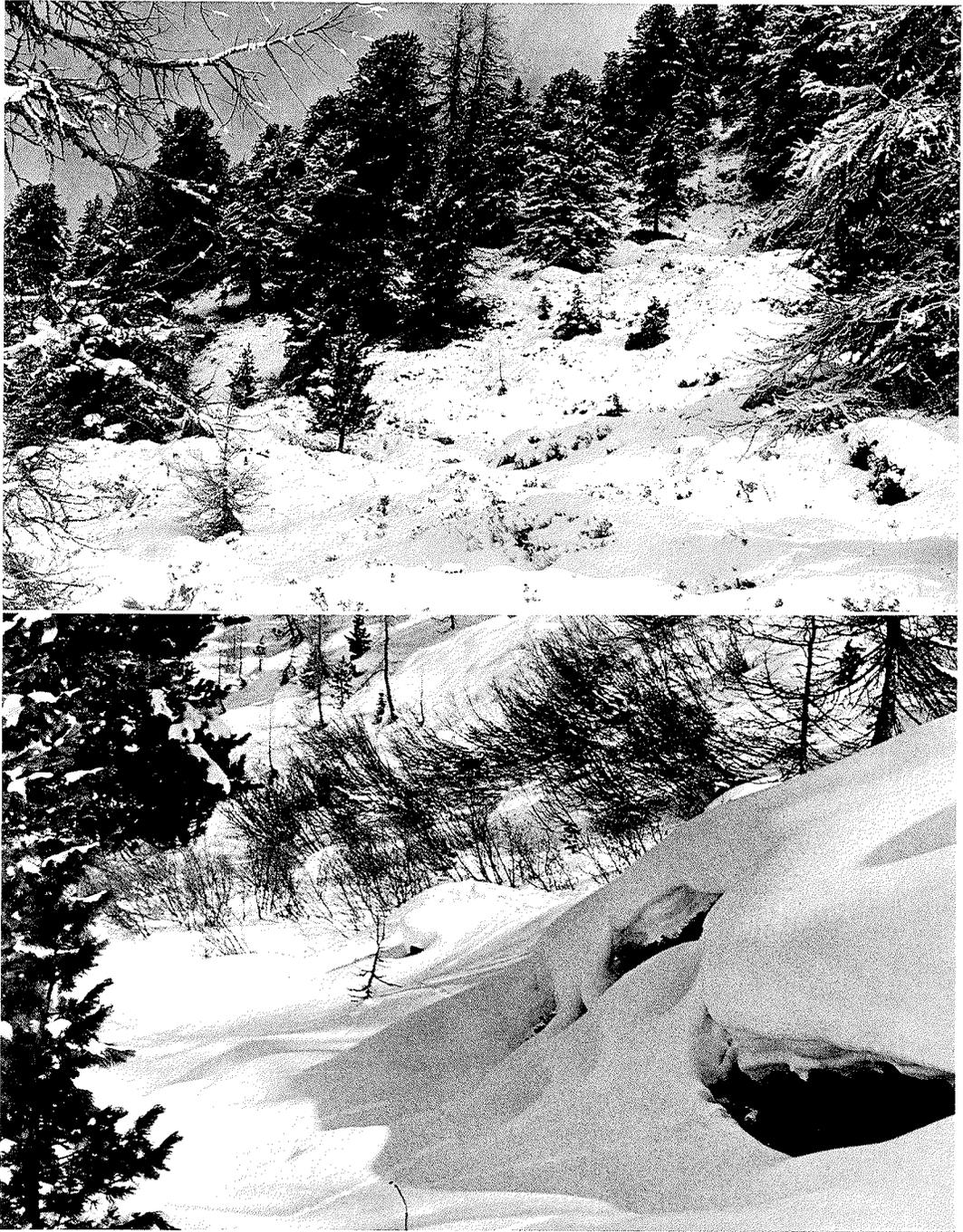
### 4.2.1. Vergleich verschiedener Wintermonate

In Tab. 14 sind sich verschiedene Wintermonate gegenübergestellt. Die Erlen sind in dieser Zusammenstellung weggelassen, weil sie entsprechend ihrem Vorkommen (eingesprengte Reinbestände) unregelmässig in der Nahrung erscheinen und sich

---

TAFEL 5a. Geringe Schneedecke im Dezember 1970: Unter den Bäumen liegt kein Schnee, auf den freien Flächen sind noch überall Alpenrosen und Heidelbeertriebe zugänglich. — *Thin snow cover in December 1970: no snow beneath the trees, in open areas rhododendron and bilberry stems are still everywhere accessible.*

TAFEL 5b. Hochwinterliche Verhältnisse im März 1971. Im Vordergrund führen Birkhuhnsuren zu den letzten noch zugänglichen Zwergsträuchern am Fusse von Felsen. Die Erlen unterhalb des Weidenhanges sind erst zu einem kleinen Teil schneebedeckt. — *Deep winter conditions in March 1971: in the foreground traces of black grouse lead to the last accessible dwarf shrubs at the base of rocks. The alders beneath the Weidenhang are partly covered by snow.*



TAFEL 5a und 5b



TAFEL 6a und 6b

nicht für einen Vergleich eignen. Deutlich ist die Vorliebe für Ericaceen; sie werden so lange wie möglich an schneefreien Stellen aktiv gesucht (Tafel 5) und bilden die Hauptnahrung, werden aber selten freigelegt, selbst wenn nur ein geringer Aufwand notwendig wäre. *Rhododendron* ist weniger beliebt als *Vaccinium* (b) und erreicht erst grössere Bedeutung wenn die Heidelbeeren schneebedeckt sind (a, c). Die vegetativen Teile von Arve und Lärche sind nur als Zusatz- oder Ersatznahrung anzusehen. Als Ergänzung zu Ericaceen haben beide dieselbe Bedeutung (b); sobald sie aber die Hauptnahrung darstellen, zeigt sich eine deutliche Bevorzugung der Lärche (a). Dieses Verhältnis kann nur durch ein erhöhtes Zapfchenangebot der Arve verändert werden, wie es im Winter 1972/73 der Fall war (c, Januar 54 % Zapfchen). Das Zapfchenangebot reichte aber nicht für den ganzen Winter aus und im Spätwinter (c, April) dominierte bereits wieder die Lärche (ausnahmsweise können ähnliche Stichproben auch in Wintern mit normalem Zapfenangebot auftreten: Der Kropf eines am 28. 2. 72 gefundenen Hahnes enthielt 68 % Arvenzapfchen, in Trockengewicht). Diese Analysenresultate bestätigen das Bild der Feldbeobachtungen: Im Gegensatz zu den vorangehenden Wintern frassen die Birkhühner auffallend viel auf Arve (vor allem Zapfchen) und erst ab März wieder vermehrt auf Lärche.

#### 4.2.2. Vergleich der Winternahrung am Weidenhang und in der Region Riederfurka

Beim Vergleich der beiden Aktionsräume lassen sich drei Pflanzengruppen unterscheiden (Tab. 15, Abb. 2a, b). Das Angebot ist aus Tab. 4 ersichtlich, wobei das *Rhododendro-Cembretum typicum* dem Weidenhang und das *Rhododendro-Cembretum juniperetosum* dem SW-Abfall der Hohfluh (= hauptsächlichlicher Aufenthaltsort der Balzgruppe Riederfurka) entsprechen. Das unterschiedliche Auftreten der Pflanzen in der Nahrung ist durchwegs mit dem Angebot korreliert: — *Salix* ist am Weidenhang in Gruppen, in der Region Riederfurka aber nur eingesprengt vorhanden. — Am Balzplatz Erlenhang (NW Riederfurka) und am westlichen Ende des Waldes sind grössere Erlenbestände zugänglich als am Weidenhang. Neben den beiden in Tab. 15 aufgeführten Arten sind auf der Riederfurka häufiger oder allein vertreten: *Calluna* und Pflanzen felsiger Standorte wie *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea* und *Veronica fruticans*.

#### 4.2.3. Frühjahrsnahrung am Westabfall der Hohfluh

Die Ausaperung der ersten Stellen an der Hohfluh lässt die Hähne des Balzplatzes Riederfurka (A) während ganzer Aktivitätszeiten den schneefreien Stellen nachgehen. Weil sich solche zuerst an Felsen bilden ist es nicht erstaunlich, dass 57 % der Nahrung aus Pflanzen felsiger Standorte bestehen. Typisch ist auch das Verzehren von vorjährigen Beeren. Zwei Proben vom Mai 1970 zeigen

---

TAFEL 6a. Auf den Nadelbüscheln von *Pinus* (hier Berg-Kiefer *P. mugo*) häuft sich der Schnee leicht an und muss von den Hühnern mit dem Schnabel weggefegt oder -gepickt werden, bevor sie die Nadeln fressen können. — *On the dense needle bunches of Pinus (here P. mugo) the snow accumulates easily and has to be picked away by the grouse before the needles can be taken up.*

TAFEL 6b. Typischer Verbiss durch Birkwild an *Pinus* (hier Berg-Kiefer *P. mugo*): Die Knospen und einjährigen Nadeln werden bevorzugt. — *Typical browsing of black grouse on Pinus (here P. mugo): buds and one year old needles are preferred.*

TABELLE 14. Vergleich von Wintermonaten mit unterschiedlichen Vegetationsverhältnissen. a = hohe Schneedecke, Bodennahrung nur spärlich verfügbar (Tafel 4, 5); b = unter Bäumen überall Ericaceen zugänglich (Tafel 5); c = etwa intermediär, Angebot an Vaccinien eingeschränkt. 1972/73 war ein Winter mit überdurchschnittlichem Angebot an jungen Arvenzapfen (Mastjahr). %H = Proben mit positivem Befund, %FG = Frischgewicht. — *Comparison of winter months with different vegetation conditions: a = deep snow, ground vegetation only sparsely accessible (plate 4, 5); b = Ericaceae accessible everywhere under the trees (plate 5); c = intermediate between a and b, the supply of bilberry is limited. Winter 1972/73 had an above average supply of young Arolla pine cones. % H = frequency of occurrence, % FG = % fresh weight.*

(n)	a				b				c			
	März 70 (4)		Apr. 70 (4)		Dez. 70 (10)		Jan. 71 (8)		Jan. 73 (6)		Apr. 73 (3)	
	%H	%FG	%H	%FG	%H	%FG	%H	%FG	%H	%FG	%H	%FG
<i>V. myrt.</i>	50	+	75	+	100	42	100	43	67	9	100	+
<i>Rhodod.</i>	50	4	50	+	100	18	100	30	100	27	100	9
<i>Larix</i>	100	71	100	51	70	12	38	+	50	+	100	55
<i>Pinus</i>	100	8	100	7	40	13	53	+	100	58	33	12

folgendes Bild (in Frischgewicht): Vorjährige Beeren (*Arctostaphylos uva-ursi* 45 %, *Vaccinium* sp. 15 %, Spuren von *Empetrum hermaphroditum*), *Vaccinium myrtillus* Stengel (22 %), *Veronica fruticans* (8 %), *Thymus serpyllum* (4 %) sowie Spuren von *Arctostaphylos* Blättern, *Rhododendron* Knospen, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Larix decidua*, *Juniperus nana*, *Salix helvetica*, *Pulsatilla vernalis*, Gramineen und Insekten.

#### 4.2.4. Frühjahrsnahrung am Riederhorn

Im Mai und Juli holte ich 2 bzw. 1 Proben von SE-Hang des Riederhorns, um den viel früher ausgeparten und andere Vegetation aufweisenden Hang stichprobenweise mit dem engeren Untersuchungsgebiet zu vergleichen. Im Mai bleibt

TABELLE 15. Vergleich der Winternahrung in den Regionen Weidenhang und Riederfurka (November bis April). — *Comparison of the winter food in the regions Weidenhang and Riederfurka (November to April.) Limits of significance 5 %; a = on Weidenhang eaten to a greater extent, b = on Riederfurka eaten to a greater extent, c = difference is not significant statistically. % H = frequency of occurrence, % FG = % fresh weight.*

	Weidenhang (n = 36)		Riederfurka (n = 24)	
	% H	% FG	% H	% FG
a) Am Weidenhang gesichert mehr gefressen <sup>1</sup>				
<i>Salix helvetica</i>	63	2	21	+
b) Auf der Riederfurka gesichert mehr gefressen				
<i>Alnus viridis</i>	56	10	62	15
<i>Juniperus nana</i>	59	+	73	8
c) Differenz nicht gesichert				
<i>Vaccinium myrtillus</i>	87	38	100	27
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	97	21	100	22
<i>Larix decidua</i>	72	17	61	12
<i>Pinus cembra</i>	45	6	62	5
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	8	+	18	3
<i>Picea abies</i>	5	+	12	+

<sup>1</sup> Signifikanzschwelle jeweils P = 5 %.

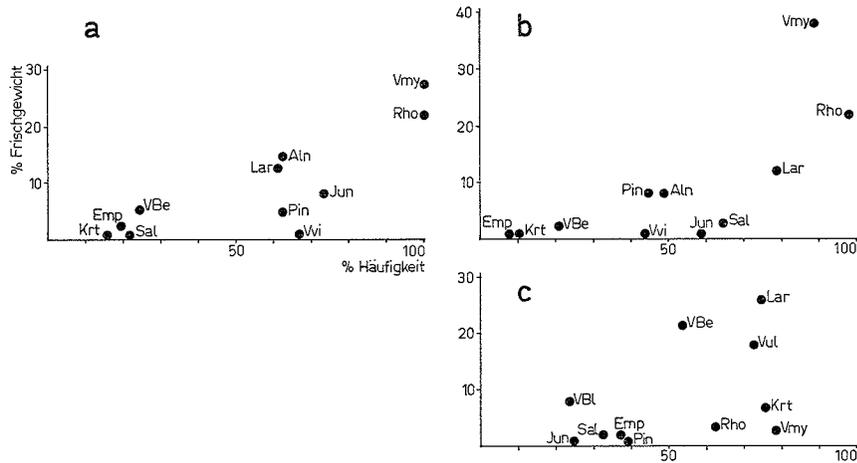


ABB. 2. Winternahrung im Raume Riederfurka (a) und Weidenhang (b) sowie Sommer-nahrung am Weidenhang (c). Aln = *Alnus*, Emp = *Empetrum*, Jun = *Juniperus*, Krt = Kräuter, Lar = *Larix*, Pin = *Pinus*, Rho = *Rhododendron*, Sal = *Salix*, VBe = *Vaccinium* sp. Beeren, VBl = *Vaccinium* sp. Blüten, Vmy = *V. myrtillus*, Vul = *V. uliginosum*, Vvi = *V. vitis-idaea*. Nur wenige Arten (*Vaccinien*, *Larix*, *Rhododendron*) sind ganz-jährig von Bedeutung. Deutsche Pflanzennamen S. 245. — *Comparison of the food composition in different areas and times of year: a = Riederfurka, winter, b = Weidenhang, winter, c = Weidenhang, summer. Aln = alder, Emp = crowberry, Jun = juniper, Krt = herbs, Lar = larch, Pin = pine, Rho = rhododendron, Sal = willow, VBe = berries of Vaccinium sp., VBl = flowers of Vaccinium sp., Vmy = bilberry, Vul = bog whortleberry, Vvi = cowberry. Only few species are important throughout the year (Vaccinium, larch, rhododendron).*

die eine Probe durchaus mit den anderen vergleichbar (97 % ♂ Lärchenzäpfchen, 2 % Heidelbeertriebe sowie Spuren von Lärchentrieben, Lärchennadeln, Weidenknospen und Gräsern); in der zweiten (quantitative Zusammensetzung geschätzt) fehlt die Lärche vollständig, dafür sind 40 % Heidelbeertriebe, 50 % *Veronica*-Blätter und 7 % junge Himbeerblätter vorhanden, ferner Spuren von Weidenknospen, Alpenrosen- und Preiselbeerblättern und Heidelbeeren. — Die Probe vom Juli (Mauserplatz eines Hahnes, quantitative Zusammensetzung geschätzt) sticht aus allen anderen Proben des Monats heraus: 40 % Kompositenblüten, 20 % *Ranunculus*-Früchte, 20 % *Trifolium*-Blätter und Spuren von Bulbillen von *Polygonum viviparum*, Arvennadeln, Moorbeerblättern und *Myosotis* sp. In den unteren Partien des Hanges reifen die Heidelbeeren bereits heran, so dass dort äsende Hühner bereits blaue, sehr weiche Losung abgeben.

#### 4.2.5. Vergleich Arve — Lärche in der Nahrung

Im Winter spielen beide Koniferen als Zusatz- oder Ersatznahrung eine wichtige Rolle. Ohne Abernten ist es unmöglich, genaue Angaben über die angebotene Menge an einjährigen (= von den Birkhühnern bevorzugt gefressenen) Pflanzenteilen zu machen; das potentielle Angebot dürfte pro Stamm mit gleichem Durchmesser bei beiden Arten ungefähr gleich sein. Auf den Arven fressen die Hühner fast ausschliesslich in der Krone (siehe auch S. 233), auf Lärchen haben sie die Tendenz in der oberen Baumhälfte zu äsen nur, wenn sie von weither anfliegen und dabei in der Regel im Wipfel aufbauen.

Solange die beliebten Ericaceen zur Verfügung stehen, sind Lärche und Arve als Zusatznahrung gleichbedeutend, d. h. dem Angebot entsprechend vertreten (in den vier relativ schneearmen Monaten Oktober 1970 bis Januar 1971, 42 Proben). Anders verhält es sich, wenn sie in den schneereichen Monaten (März/April 1970, Februar/März 1971, April 1973, 34 Proben) als fast alleinige Nahrungsquelle auftreten: Sofort wird die Lärche stark bevorzugt; sowohl bei der Betrachtung der Werte aus dem gesamten Aletschwald als auch derjenigen vom Weidenhang allein ist die Bevorzugung der Lärche und die Abweichung gegenüber dem Verhältnis bei unvollständiger Schneedecke gesichert (Stammverhältnis am Weidenhang Arve : Lärche 55 : 45, in der Nahrung Verhältnis 6 : 43<sup>1</sup>). Der Grund der Bevorzugung der Lärche dürfte in deren höherem Gehalt an umsetzbarer Energie zu suchen sein (PAULI 1971). Dass sich dieses Verhältnis je nach Zapfchenangebot der Arve ändern kann, wurde bereits erwähnt (S. 211). — Im Sommerhalbjahr spielen die proteinreichen jungen Nadeln der Lärche eine sehr wichtige Rolle, die vegetativen Teile der Arve dagegen haben keine Bedeutung. Die generativen Teile der Lärche sind zur Blütezeit ebenfalls sehr wichtig. Die ♂-Zapfen der Arve (wie diejenigen aller Koniferen) dürften ebenfalls eine beliebte Nahrung darstellen, jedoch wurde der richtige Zeitpunkt von den Stichproben nicht erfasst. Die ♀-Zapfen werden erst im Winterhalbjahr wichtig.

#### 4.2.6. Vergleich verschiedener Ericaceen-Anteile in der Nahrung

Für den Vergleich Heidelbeere-Alpenrose in der Winternahrung können die Angaben aus den schneereichen Monaten nicht verwendet werden, da Alpenrosen länger aus dem Schnee ragen als Heidelbeertriebe. Bei Verwendung der Werte aus den schneearmen Monaten (Tafel 5, Oktober 1970 bis Januar 1971) muss berücksichtigt werden, dass das Angebot bei der Heidelbeere durch den Blattabfall gewichtsmässig auf einen Drittel reduziert wird (nur einjährige Teile berücksichtigt). Es ergibt sich eine zweifache Bevorzugung von *V. myrtillus* (Verhältnis im Angebot *Vaccinium* : *Rhododendron* 21 % : 27 %, in der Nahrung 43 % : 26 %). — Im Sommer müssen die sich ergänzenden Heidelbeere und Moorbeere (Beeren ausgeschlossen) gemeinsam der Alpenrose gegenübergestellt werden. Im Angebot sind 72 % *Vaccinien* und 27 % Alpenrose vorhanden, in der Nahrung sind sie im Verhältnis 48 % : 5 % vertreten, was einer (gesicherten) Präferenz der *Vaccinien* entspricht.<sup>1</sup> — Betrachtet man schliesslich die Blätter der Moor- und Heidelbeere, so zeigt sich, dass die Hühner Moorbeerblätter stark bevorzugen: Im Angebot sind Moor- und Heidelbeere im Verhältnis 1 : 3 vertreten, ihre Blätter dagegen werden in einem Verhältnis von 3,8 : 1 verzehrt. Auch diese Bevorzugung ist statistisch gesichert<sup>1</sup> (siehe auch S. 233 und 234).

#### 4.2.7. Winternahrung auf den Jungmoränen (Lärchen-Birkenwald) und die Rolle der Birke im Aletschwald

Fünf Kotproben vom Januar 1971 (Tab. 16) vermitteln ein Bild der Winternahrung auf den Jungmoränen (vgl. Tafel 4). Der Aufenthaltsort spiegelt sich deutlich in der Nahrungszusammensetzung wider: Den erstaunlich hohen Zwergstrauch-Anteil holen sich die Hühner an den über der Jungmoräne gelegenen Felsen (die kümmerlichen Ericaceen auf den Jungmoränen sind schneebedeckt). Im Gegensatz zum Weidenhang (vgl. Tab. 12) liefern Bäume 38 % der Nahrung, mehr als die Hälfte davon allein die Birke. Die scheinbare Bevorzugung der

<sup>1</sup>  $P < 0,1 \%$ , t-Test.

TABELLE 16. Nahrung im Januar 1971 im Lärchen-Birkenwald (Jungmoränen); n = 5, % H = Proben mit positivem Befund, % FG = Frischgewicht. — *Food composition in January 1971 in the larch-birch stands on the young moraines. % H = frequency of occurrence, % FG = % fresh weight.*

	% H	% FG
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	100	38
<i>Betula pendula</i>	100	22
<i>Larix decidua</i>	100	10
<i>Vaccinium myrtillus</i>	100	8
<i>Juniperus nana</i>	80	7
<i>Picea abies</i>	80	6
<i>Alnus viridis</i>	80	5
<i>Salix</i>	80	+
<i>Pinus cembra</i>	40	+

TABELLE 17. Vergleich von Baumnahrung und Angebot auf den Jungmoränen (Lärchen-Birkenwald). Stammzahlen nach FISCHER (1966). — *Comparison of tree browsing and supply on the young moraines (open larch-birch stands).*

	<i>Pinus</i>	<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Larix</i>
Stammzahl	100	213	293	1800
Verhältnis im Angebot	1	: 2.1	: 2.9	: 18
Verhältnis in der Nahrung	1	: 10	: 37	: 18

Fichte ist auf ihr gehäuftes Vorkommen am Aufenthaltsort der Hühner zurückzuführen; als Zusatznahrung sind auch Lärche und Arve dem Angebot entsprechend vertreten (vgl. S. 214). Die Birke dagegen ist deutlich bevorzugt (in der Nahrung 13 × stärker vertreten als im Angebot, Tab. 17).

In N- und E-Europa ist die Birke Winterhauptnahrung, d. h. Ersatz für die schneebedeckten Ericaceen (siehe S. 233). Die Birkenbestände des Aletschwaldes (Tab. 5) können nun nicht mit solchen z. B. in Skandinavien verglichen werden. Bei uns erreichen die Birken nur in den ältesten Pionierstadien (unterhalb Tiefwald) eine Höhe von 10—12 m, auf den übrigen Jungmoränen sind sie kaum höher als 6 m, verglichen mit 15—20 m bei optimalen Wuchsbedingungen! Als Ersatz für *Betula* steht im Alpenraum die Lärche zur Verfügung, die in N- und E-Europa fehlt. Grössere Birkenbestände befinden sich in unserem Gebiet auf der anderen Seite des Gletschers, in einer Entfernung von nur 1—3 km. Erstaunlicherweise fehlen in den Alpen die im Norden bekannten, oft über viele km führenden Nahrungsflüge (GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973) und diese Birken werden vermutlich nie aufgesucht; die Birkhühner des Aletschwaldes sind sehr ortstreu, adulte ♂ verschieben sich selten weiter als einige hundert Meter (s. auch PAULI 1971 und 1974). Auch die im «home range» der Balzgruppe Weidenhang gelegenen Birkenbestände auf den Jungmoränen werden nur unregelmässig besucht, vor allem wenn wegen einer hohen Schneedecke im Lärchen-Arvenwald keine Ericaceen mehr verfügbar sind, was aber trotzdem nicht zu einer systematischen Nutzung des Birkenangebotes führt.

Nun treffen die eben beschriebenen Verhältnisse auf die adulten Hähne zu, gelten aber nur zum Teil für die Hennen und jungen Hähne; diese zeigen bekanntlich keine so starke Bindung an den Balzplatz und durchstreifen in Gruppen den ganzen Aletschwald. Dabei verschwinden sie oft tage- oder wochenlang aus dem von uns kontrollierten Gebiet (PAULI 1974). Eine naheliegende Erklä-

TABELLE 18. 3 aufeinanderfolgende Proben des ♂ Z-7903 vom Weidenhang, 25. 2. 72. a = vor dem Fang, b = nach dem Fang, c = in der folgenden Nacht, nach gestörter Aktivität abgegeben. Angaben in % Frischgewicht. — 3 successive samples from a ♂ in the Weidenhang region, 25. 2. 72: a = before caught, b = after caught, c = in the following night, after disturbed activity (in % fresh weight).

	a	b	c
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	3	8	57
<i>Juniperus nana</i>	4	11	17
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	6	10
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	—	3
<i>Larix decidua</i>	66	31	11
<i>Salix (helvetica)</i>	+	+	+
<i>Alnus viridis</i>	21	44	+

rung wäre ein Aufenthalt in den Birkenbeständen unterhalb des Tiefwaldes, auf deren Begehung wir aus Sicherheitsgründen verzichten mussten. — Die folgende Extrapolation zeigt, dass dies durchaus möglich ist. Nach Tab. 5 stehen im betreffenden Raume etwa 1600 10—12 m hohe Birken. SEISKARI (1962) berechnete einen benötigten Wintervorrat von 12—32 Birken (je nach Baumgrösse) pro Huhn. Angenommen, dass die Birken auf den Moränen einen geringeren Vorrat bieten, wären 50—80 Birken pro Huhn und Winter erforderlich. Für die rund 40 Hennen und jungen Hähne würde das Angebot somit für 3—4 Monate ausreichen; dabei ist zu bedenken, dass die Birken ihre Attraktivität verlieren, bevor sie vollständig kahl gefressen sind. Vom Angebot aus gesehen wäre es also möglich, dass sich Hennen und junge Hähne für längere Zeit in die schwer zugänglichen untersten Waldpartien zurückziehen, um sich dort fast ausschliesslich von Birken (und dem zahlenmässig ebenfalls gut vertretenen *Sorbus?*) zu ernähren.

So lässt sich folgende Hypothese aufstellen: Das nicht mit ausseralpinen Verhältnissen vergleichbare Birkenangebot des Aletschwaldes liegt zum grössten Teil ausserhalb des Aktionsraumes der sehr ortstreuen adulten Hähne. Es wird deshalb nur von den Hennen und jungen Hähnen genutzt, die ihre Wintereinstände zeitweise dorthin verlegen, aber nach unseren Beobachtungen nicht in die jenseits des Gletschers gelegenen Birkenbestände fliegen. Dass die alten Hähne in der Umgebung des Balzplatzes bleiben, lässt meines Erachtens darauf schliessen, dass *Larix* ein qualitativ ausreichender *Betula*-Ersatz ist. Dies um so mehr als die Hähne im ersten Lebensjahr, wenn sie noch nicht an einen Balzplatz gebunden sind, die Möglichkeit haben, diese Birkenbestände kennen zu lernen.

### 4.3. Nahrungsunterschiede zwischen Hennen und Hähnen

Weil die Hennen unregelmässiger zu beobachten sind als die ortstreuen Hähne überwiegt das Material von letzteren deutlich (Sommerproben: 10 ♀, 38 ♂. Winterproben: 9 ♀, 67 ♂). Wegen der grossen Streuung der Werte lassen sich nur wenige Befunde statistisch sichern. Alle deuten auf eine Bevorzugung von proteinreicher Nahrung durch die ♀ hin: In den auswertbaren Wintermonaten (Oktober, Dezember, Januar, April) frassen die ♀ mehr Arvennadeln als die ♂ (8 ♀ durchschnittlich 31 %, 25 ♂ nur 0,2 %;  $P < 0,1$  %). Nach PAULI (1971) sind Arvennadeln nach den Erlenkätzchen die proteinreichste verfügbare Winternahrung. — Im Frühsommer (vor und während der Eiablage Juni/Juli) nahmen die Hennen mehr Insekten auf als die Hähne (4 ♀ durchschnittlich 104 Insekten-

TABELLE 19. 2 aufeinanderfolgende Proben vom ♂ Z-7902, mittlerer Aletschwald, 23./24. 2. 71. a = am Abend, b = in der Nacht abgegeben. a dürfte den Anfang, b die spätere Phase der Nachmittagsaktivität widerspiegeln, beide ungestört. Angaben in % Frischgewicht. — 2 successive samples from a ♂ in the central Aletschwald, 23./24. 2. 71: a = in the evening, b = during the night. a may reflect the beginning and b the later phase of the afternoon activity, both undisturbed (in % fresh weight).

	a	b
<i>Vaccinium myrtillus</i>	13	2
<i>Pinus cembra</i> Nadeln	+	12
<i>Pinus cembra</i> Zäpfchen	76	16
<i>Pinus cembra</i> Knospen	+	+
<i>Larix decidua</i>	+	65
<i>Salix (helvetica)</i>	+	+
<i>Alnus viridis</i>	+	4
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	+	+
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	+	+

fragmente auf 100 mg Pflanzennahrung, 13 ♂ nur 21; P 1,25 %) und fressen mehr Moorbeerblätter (4 ♀ im Juli durchschnittlich 47 %, 6 ♂ 33 %; Differenz allerdings nicht gesichert, P 25—30 %). — Im August dagegen fressen die führenden Hennen weniger Insekten als die Hähne (3 ♀ 33 Fragmente auf 100 mg Pflanzennahrung, 6 ♂ 147; Differenz nicht gesichert, P 15—20 %) und auch weniger Moorbeerblätter (3 ♀ 10 %, 7 ♂ 54 %; P 1,25—2,5 %).

Diese Befunde sind eigentlich zu erwarten: Vor und während der Eiproduktion möglichst proteinreiche Nahrung, während der Führungszeit Verzicht auf diese, zugunsten der Küken. Meine Resultate zeigen also in die gleiche Richtung wie die Angaben von SWÄRDSON (1957, zit. GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973), welcher der proteinreichen Winternahrung der Hennen eine grosse Bedeutung beimisst, sowie denjenigen von GARDARSSON & MOSS (1970), die bei Schneehennen eine besonders proteinreiche Nahrung vor der Eiproduktion feststellen konnten. Nach SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ (1959) schliesslich fressen junge Auerhühner mehr Moorbeerblätter als adulte; über die Nahrung von führenden Hennen ist unseres Wissens bisher nichts bekannt (wohl wegen der normalerweise verwendeten Methode: Führende Hennen werden nicht von den Küken weggeschossen).

#### 4.4. Proben-Serien von einzelnen Birkhühnern

Von individuell markierten Tieren (Methode s. PAULI 1974) konnte ich einige Proben-Serien gewinnen, die zeigen, wie stark die Nahrungszusammensetzung innerhalb einer Aktivitätsphase, von Aktivitätsphase zu Aktivitätsphase, bzw. von Tag zu Tag variieren kann. Dazu hier drei Beispiele:

1) Zu Tab. 18: Der Hahn erlitt bei der Behandlung einen Schock (nach unseren Erfahrungen als Ausnahme zu taxieren), verkroch sich sofort unter Alpenrosen im Schnee und verbrachte die folgende Nachmittagsaktivität an einigen aperen Stellen, im Gegensatz zu der restlichen Gruppe: Die vier Zwergsträucher nehmen in der Probe c zu; a und b stellen zwei verschiedene Zeitpunkte der Morgenaktivität dar.

2) Tab. 19 zeigt, dass innerhalb einer Aktivität auch ohne Störung grosse Verschiebungen auftreten können.

TABELLE 20. Proben vom ♂ Z-7902, Mai 71, Balzplatz Riederfurka, von 4 aufeinanderfolgenden Tagen. Angaben in % Frischgewicht. — *Samples from a ♂, May 1971, on 4 consecutive days (in % fresh weight)*.

	13. 5.	14. 5.	15. 5.	16. 5.
<i>Larix</i> ♂ Zäpfchen	79	56	43	30
<i>Larix</i> Zweige	+	12	13	2
<i>Larix</i> Nadeln	—	+	—	68
<i>Vaccinium myrtillus</i>	19	30	43	—
<i>Rhododendron</i>	2	+	+	—
Gramineen	+	—	—	—
<i>Salix</i> Knospen	—	—	+	—
<i>Alnus</i> Kätzchen	—	—	+	—
<i>Empetrum</i> Beeren	—	—	+	—

3) Tab. 20 zeigt stichprobenweise vier aufeinanderfolgende Nachmittagsaktivitäten bei gleichbleibendem Angebot. Der Hahn hatte im Raume Riederfurka genügend Frischgrün zur Verfügung, frass aber fast ausschliesslich Lärche und Heidelbeertriebe.

#### 4.5. Bedeutung der einzelnen Futterpflanzen und ihr Verbiss durch das Birkwild

##### 4.5.1. Ganzjährige Hauptfutterpflanzen

###### *Vaccinium myrtillus*, Heidelbeere

Im Aletschwald ist die Heidelbeere die wichtigste Nahrungspflanze des Birkwildes. Allein die Triebe und Blätter erreichen im Jahresdurchschnitt 27 %. Die Lärche als zweitwichtigste Nahrungsquelle liefert einen Gesamtanteil von 13 %. In relativ schneearmen Wintermonaten ist die Heidelbeere von grösserer Bedeutung, in schneereichen und im Sommer die Lärche (Tab. 12 und 13, Abb. 1—3). Im Aletschwald ist die Heidelbeere die häufigste Bodenpflanze (Tab. 4), dicht gefolgt von der Alpenrose. In der Krähenbeerheide tritt sie zugunsten der winterhärteren Moorbeere zurück. Gefressen werden alle jungen Teile der Stauden: Die einjährigen Triebe, Knospen, Blätter, Blüten und Beeren. Viel schneller und deutlicher als *Rhododendron* spiegelt die gefressene Menge der Heidelbeertriebe die Schneehöhe wieder, da sie eher zugedeckt werden als die höheren Alpenrosenbüsche (Tab. 14). In der Regel werden die einjährigen Triebe in Stücken von 5—8 mm Länge abgebissen und die mehrjährigen Teile nicht angetastet (Abb. 4). Zwei Mai-Proben vom Weidenhang wiesen so viele Knospen auf, dass auf deren selektives Aufnehmen geschlossen werden muss (austreibende Knospen! Normalerweise ist dies nicht der Fall). Im Sommer sind die jungen Stengel ständig mit Blättern in der Nahrung nachzuweisen, weil vielfach Stengelstücke mit 3—4 Blättern in einem Stück verschluckt werden; Blätter sind aber wichtiger als die Stengel (höchster Anteil 79 %). Nach dem Laubabfall und dem ersten Schnee wird die Heidelbeere sofort wieder zur wichtigsten Futterquelle (von allen Hühnern gefressen, höchster Anteil 92 % FG). Zur Bedeutung der Beeren und Blüten siehe S. 225.

###### *Larix decidua*, Lärche

Die Lärche stellt im Aletschwald nach der Heidelbeere die zweitwichtigste Futterquelle dar (vgl. Abb. 1—3). Im Winter werden die einjährigen Langtriebe

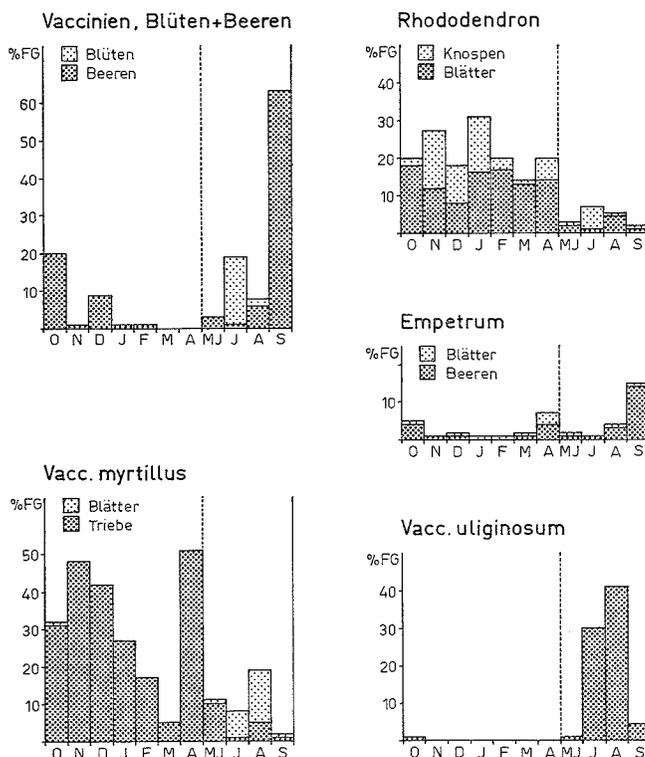


ABB. 3. Nahrungsanteile der verschiedenen Zwergsträucher: *Vaccinium myrtillus* und *Rhododendron* sind primär Winternahrung; *V. uliginosum*, *Empetrum* und Beeren spielen vor allem im Sommer eine Rolle. Deutsche Pflanzennamen S. 245. — *The different dwarf shrub fractions in the food: Vaccinium myrtillus (bilberry) and Rhododendron are primarily winter food, V. uliginosum (bog whortleberry), Empetrum (crowberry) and berries are mainly important during summer.*

in durchschnittlich 5—7 mm langen Stücken abgezackt (Tafel 1) und die knospenartigen Kurztriebe an den älteren Zweigen gefressen, die neben den schützenden alten Nadelbasen im Innern die Anlagen der Nadelbüschel oder Zapfchen enthalten (Abb. 5a, b). Bei anhaftendem Rauheis oder Eis werden die Zweige zuerst kurz und heftig geschüttelt, wobei sie abbrechen können und von den Hühnern fallen gelassen werden (vgl. PAULI 1971 und 1974). Im Frühjahr verlieren die Lang- und Kurztriebe ihre Bedeutung. Die wie bei allen Koniferen in wesentlich geringerer Zahl vorhandenen ♀-Zapfchen werden oft gezielt allein gefressen (bis 70 % FG) und erreichen knapp die Hälfte des Anteils der ♂-Zapfchen. Nach dem Blühen verschwinden die Zapfen bald vollständig aus der Nahrung (die ♀ wachsen schnell heran und sind bereits im Juli 2 cm gross). Nadeln werden weiterhin in unterschiedlicher Menge (bis 34 % FG) aufgenommen solange sie noch grün sind, besonders bei Beerennahrung im September. Den ganzen Winter über findet man Nadeln in der Nahrung, jedoch werden diese passiv mit den Langtrieben aufgenommen, an denen sie (besonders an Jung-

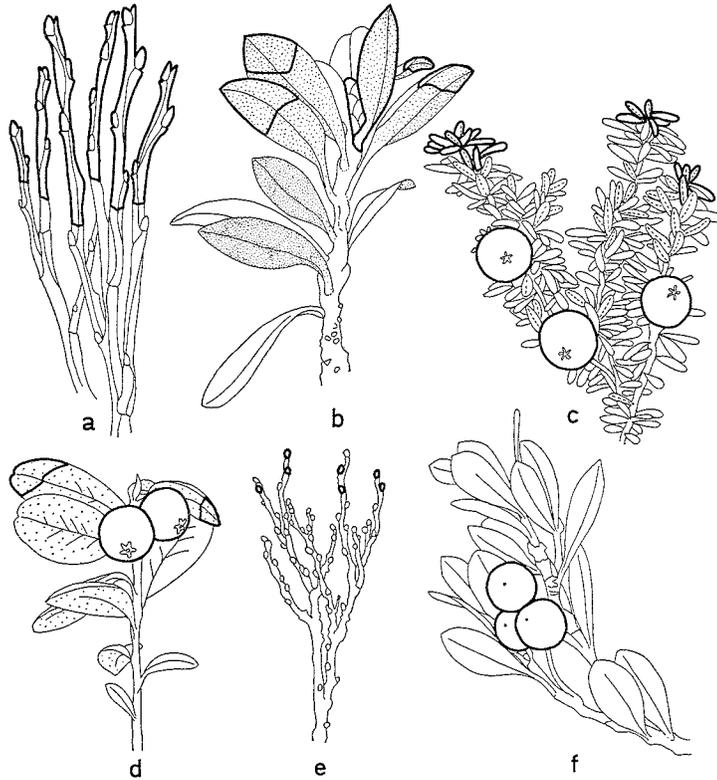


ABB. 4. Winterverbiss an Zwergsträuchern. Die normalerweise verbissenen Teile sind stärker ausgezogen. a = Heidelbeere (einjährige Triebe), b = Alpenrose (junge Blätter und Knospen), c = Krähenbeere (Beeren und seltener junge Blätter), d = Preiselbeere (Beeren und seltener junge Blätter), e = Moorbeere (vereinzelte Knospen), f = Bärentraube (Beeren). — Dwarf shrubs as winter food: the usually eaten parts are drawn in thicker. a = bilberry (young stems), b = rhododendron (young leaves and buds), c = crowberry (berries and occasionally young leaves), d = cowberry (berries and seldom young leaves), e = bog whortleberry (single buds), f = bearberry (berries).

lärchen) gelegentlich stehen bleiben. An den Kurztrieben werden die ganzen Nadelbüschel von der Spitze her gestutzt, wobei meist noch Reste des Büschels zurückbleiben.

Der durch das Birkwild verursachte Lärchenverbiss fällt nicht ins Gewicht. Da nur einzelne Zweige teilweise entnadeln werden, wird der Zuwachs des Baumes nicht beeinträchtigt. Auch die im Winter verzehrte Zweigmenge ist unbedeutend. Bei einem Gesamtbestand von etwa 5000 grösseren Lärchen wird pro Baum durchschnittlich 40—50 g Zweigmaterial gefressen (*Larix*-Anteil nach Tab. 12, mindestens 90 g Futterbedarf (*Betula*) pro Tag nach SEISKARI 1962). Immerhin dürfte der Verbiss örtlich gehäuft auftreten, wie z. B. an einer einzelnen Lärche auf dem Balzplatz Weidenhang. Bei Verlust der primären Langtriebe wachsen mehrere sekundäre aus, was zu einem buschigeren Wuchs führen kann

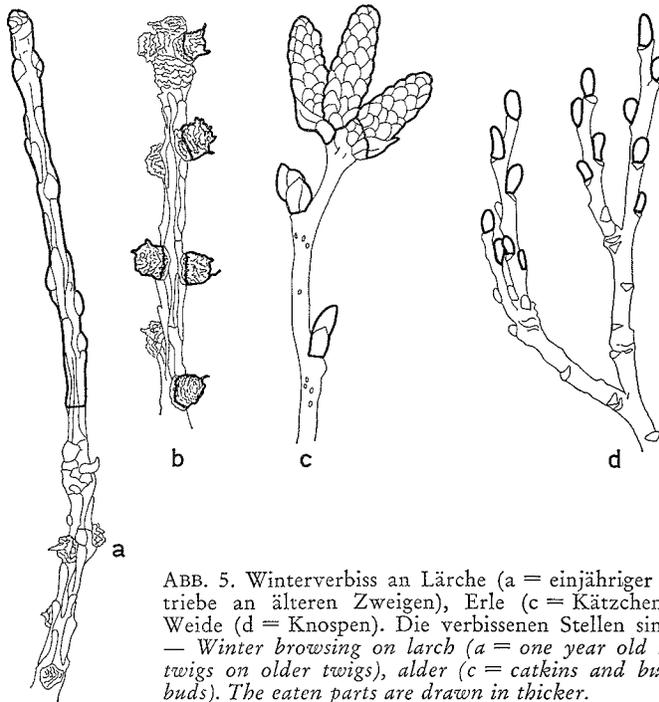


ABB. 5. Winterverbiss an Lärche (a = einjähriger Langtrieb, b = Kurztriebe an älteren Zweigen), Erle (c = Kätzchen und Knospen) und Weide (d = Knospen). Die verbissenen Stellen sind stärker ausgezogen. — Winter browsing on larch (a = one year old long twigs, b = short twigs on older twigs), alder (c = catkins and buds) and willow (d = buds). The eaten parts are drawn in thicker.

(Abb. 6). Weil aber in erster Linie die leichter erreichbaren sekundären und tertiären Langtriebe verbissen werden, sind auch an den Hauptäsungsplätzen keine buschigen Lärchen festzustellen. Typische Verbisswuchsformen, wie sie durch die Gemse hervorgerufen werden, gibt es für das Birkwild somit kaum; hingegen kann in intensiv besuchten Junglärchenpflanzungen an fremden Standorten Schaden angerichtet werden, wie dies EYGENRAAM (1957) beschreibt.

#### *Rhododendron ferrugineum*, Rostblättrige Alpenrose

Aus Abb. 3 ist ersichtlich, dass *Rhododendron* primär als Winternahrung einzuordnen ist. Verbissen werden die jüngsten Blätter sowie Knospen, wobei nebst den Knospen nur selten noch die oberste Stengelpartie angebissen wird (Abb. 4b). Es fällt auf, dass der Anteil der Knospen viel variabler ist als derjenige der Blätter. Während im Februar/März die Heidelbeere wegen Schneebedeckung stark abnimmt, sinkt die Alpenrose weniger ab (Blätter nur um 3% auf 13%), weil die Büsche noch länger aus dem Schnee ragen. Im Sommer nimmt *Rhododendron* vorübergehend zu (Mengen bis 45%), zuerst in Form der aufbrechenden Blütenknospen mit reifem Pollen, anschließend in Form der jungen Blätter im Streckungswachstum. Mit dem Einschneien im Oktober schnell *Rhododendron* sofort wieder auf das winterliche Niveau hoch. Einen sehr interessanten Befund liefert ein am 28. 12. 72 von H.-R. PAULI gerupft aufgefundener Hahn: Nebst 285 Kieselsteinchen und zermahltem Pflanzenmaterial enthielt der Magen 275 Holzstücklein! 58 stammen von *Vaccinium myrtillus* (11 davon sind leicht abgeschliffen) und 217 von *Rhododendron* (15 noch mit Rinde, 95 nicht oder nur leicht abgeschliffen, 87

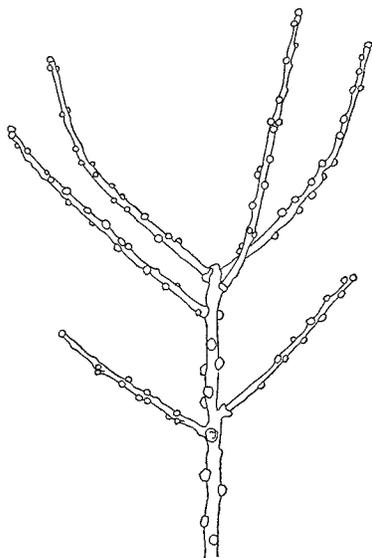


ABB. 6. Beim Verbiss der primären Langtriebe der Lärche treiben mehrere sekundäre als Ersatz aus. — *After the loss of the primary long twigs, the larch throws out several secondary long twigs as substitute.*

stark abgeschliffen). Dünnschnitte zeigen, dass die dicksten Fragmente von achtjährigen Zweigen stammen und somit sicher keine Blätter mehr trugen; diese fallen in einem Alter von 2 1/2 Jahren normalerweise ab. Dies steht in krassm Gegensatz zu den oben erwähnten Befunden über den Verbiss von Zweigen und lässt sich nur so erklären, dass das sehr harte Holz als Ersatz für die im winterlichen Angebot fehlenden Kiesel aufgenommen wurde! Die durchwegs fast gleiche Stückgrösse (meist 6—8 mm) lässt auf ein Abzucken von den Büschen schliessen und nicht auf ein Auflesen vom Boden oder Schnee.

#### 4.5.2. Wichtige, vor allem im Winter genutzte Nahrung

##### *Pinus cembra*, Arve

Obschon nach unseren Feldbeobachtungen im Winter von *Pinus* in erster Linie Knospen und Zapfen gefressen werden, erscheinen Knospen nur in 31 % der Winterproben und in sehr geringen Mengen (ausnahmsweise 35 % bei einer Henne vom Weidenhang, Dezember). Wenn Birkhühner in einem Arvenwipfel aufbaumen, halten sie meistens zuerst Ausschau nach Knospen und Zapfen, die sich in den endständigen Nadelbüscheln befinden. Knospenschuppen kann man in allen Monaten nachweisen (im Sommer austreibende Knospen, später mit spriessenden Nadeln passiv aufgenommene Schuppen und im Herbst bereits wieder junge Knospen). Verbiss von Zweigen konnten wir im Aletschwald nie finden. Die Nadeln werden in Stückchen von 5—30 mm Länge verzehrt und treten mit Ausnahme des schneereichsten Monats (März) nur selten in grösserer Menge auf (Dezember 57 und 26 %, Oktober 66 %, April 96 %; vgl. Abb. 1). Junge Zapfen sind im Winter eine begehrte Nahrung, deren Angebot im Normalfall mengenmässig unwesentlich zu sein scheint (in 12 % der Winterproben, nur in drei Proben mehr als Spuren vorhanden: 11, 16, 76 % FG). In einem zapfenreichen Jahr ändern sich aber die Verhältnisse stark (Tab. 14) und *Pinus* liefert trotz

ausreichendem Ericaceen-Angebot mehr als die Hälfte der Nahrung. Blühende ♂-Zäpfchen konnten nicht nachgewiesen werden, dürften aber im entsprechenden Zeitpunkt (durch die Stichprobenserien nicht erfasst) eine gewisse Rolle spielen (vergleiche *Larix*, *Picea* sowie *Pinus* im Selibüelgebiet, S. 229).

Typischen Nadel- und Knospenverbiss zeigt Tafel 6. Eine Beeinträchtigung der Produktion der Arve kann nur bei den Zapfen erfolgen, obschon das Angebot nie erschöpft wird. Schon die Tatsache, dass bei reichlichem Zapfenbehang über 50mal mehr Zapfen verzehrt werden, obschon das Angebot nur um das fünffache vermehrt ist, zeigt, dass sich der Aufwand für die Ernte nicht mehr lohnt, sobald das Angebot unter einen gewissen Schwellenwert sinkt. In einem Jahr mit normaler Zapfenproduktion erreicht das Angebot diese Attraktivitätsschwelle nicht. Die Zapfen werden nur bei Gelegenheit verzehrt und nicht aktiv gesucht, wodurch der geringere Zapfenbehang geschont wird. Die folgende Rechnung bezieht sich nur auf die Region Weidenhang, weil dieser Waldteil gerade den «home range» einer Balzgruppe wiedergibt. Ausgangswerte: Zapfenanteil in der Nahrung im Januar 1973 (54 % FG); Futterbedarf nach SEISKARI (1962) 90 g *Betula*/Tag, für die energieärmeren Zapfen angenommen somit mindestens 50—60 g/Tag (= 25—30 Zapfen; durchschnittliches Januar-Zapfengewicht im Aletschwald 2 g); Hühnerbestand im Gebiet Weidenhang maximal 20 Exemplare. Nach FISCHER (1966) und Angaben der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen (E. FREHNER, pers. Mitt.) kombiniert ergibt sich ein Angebot von 175 000 Zäpfchen in einem Mastjahr; nimmt man an, dass das Zapfenangebot seine Attraktivität verliert, sobald  $\frac{2}{3}$  davon konsumiert sind, so reicht dieses für rund 190—230 Tage aus. Das würde ungefähr mit der Tatsache übereinstimmen, dass der Zapfenkonsum im Winter 1972/73 vom März an stark absank. (Es ist zu berücksichtigen, dass die Angaben über Zapfenbehang nicht aus dem Aletschwald stammen.)

#### *Alnus viridis*, Alpen-Erle

Verbissen werden Kätzchen, Knospen und Zweigspitzen (Abb. 5 c). Die Erle stellt eine typische Winternahrung dar (Abb. 1; im Sommer werden Erlengebüsche nur als schattiger Ruheplatz aufgesucht). Kätzchen und Knospen werden in dieser Arbeit zusammengefasst, weil ich sie anhand der Epidermis nicht vollständig trennen konnte; Feldbeobachtungen lassen auf eine grössere Bedeutung der Kätzchen schliessen. In der Regel werden die Knospen ganz, die Kätzchen in mehreren Bissen abgezwickelt, wobei die Zweige höchstens geringfügig mitverbissen werden (Rindenepidermis unterscheidet sich nicht von gewissen Knospenpartien; da nur ein kleiner Teil der Knospenepidermis den Rindenhabitus zeigt, lässt sich nach einer quantitativen Korrektur der effektive Zweiganteil feststellen). In 20 % der *Alnus* enthaltenden Proben sind kleine Mengen nachweisbar, nur ausnahmsweise werden grössere Quantitäten gefressen (zweimal 12 %, in den Tab. 12 und 13 nicht aufgeführt); Feldbeobachtungen bestätigen diesen Befund. — Alpen-Erlen sind nicht immer verfügbar. Die meist in Hanglage auf sickerfrischem Boden gedeihenden Büsche (Tafel 5) werden bei hoher Schneedecke vom Schnee niedergelegt und erscheinen erst wieder beim Abschmelzen; in solchen Momenten fressen die Hühner intensiv die vom Boden aus leicht erreichbaren Kätzchen. Wie bereits erwähnt, kommen die Erlenbestände nur lokal vor und liegen nicht immer im momentanen Aktionsraum der Hühner, so dass die Erle selbst bei konstantem Angebot einen unregelmässigen Nahrungsbestandteil bildet.

TABELLE 21. Menge der verschiedenen Birkenanteile in der Nahrung (% FG) von 5 Birkhühnern, die im Lärchen-Birkenwald der Jungmoränen ästen. — *Quantities of the different birch parts (catkins, buds, twigs) eaten by 5 grouse in the open larch-birch stands on the young moraines (in % fresh weight).*

	♀	♂	♂	♂	♂	Mittel
Kätzchen	1	25	8	12	5	10 %
Knospen	19	4	2	+	+	5 %
Zweige	—	20	13	—	—	7 %
Total	20	49	24	12	5	22 %

#### *Juniperus nana*, Zwergwacholder

Wacholder wird als Winternahrung (Abb. 1) ungefähr dem Angebot entsprechend genutzt (am Weidenhang Verhältnis *Juniperus* : *Rhododendron* rund 1 : 15, in der entsprechenden Nahrung 1 : 14. Am Westabfall der Hohfluh ist *Juniperus* häufiger: 1 : 3, in der Nahrung 1 : 3,5). Gefressen werden die Zweigenden mit den jungen Nadeln. Beerenzapfen konnte ich nur in einer Probe finden (Juni, ♀, 3 %); *Juniperus nana* trägt in unserem Gebiet höchst selten Früchte, was wohl durch die Nordlage bedingt ist.

#### *Salix helvetica*, Schweizerische Weide

Da die Zweige von *Salix helvetica* ein Birkhuhn nicht zu tragen vermögen, werden die Knospen vom Boden aus bestä. Das reichere Angebot der oberen Teile der Büsche wird erst bei genügend hoher Schneedecke erreichbar. So wurden im Oktober 1970 nach dem ersten richtigen Schneefall viele Weiden über der Waldgrenze fast vollständig kahl gefressen (Abb. 5 d; bis 39 % *Salix*-Knospen in der Nahrung). Verbiss der Zweige konnte ich nur einmal feststellen (26. 2. 71, ♀). Somit spielen die Weidenknospen nur zu Beginn des Winters eine Rolle, solange noch grössere Bestände aus dem Schnee ragen, von neuem dann wieder im Frühling bevor sie austreiben. Blätter werden erst im August und September, vor allem als Zusatznahrung zu den Beeren, gefressen. Im Winter können auf den Jungmoränen neben *S. helvetica* noch andere Weiden (Tab. 3) von Bedeutung sein.

#### *Betula pendula*, Hänge-Birke

Da die Birke im untersuchten Gebiet nur auf den von den Hühnern unregelmässig im Winter aufgesuchten Jungmoränen vorkommt (auch dort nicht in grosser Zahl, Tab. 5), kann sie unmöglich die Rolle spielen, die ihr z. B. in Skandinavien zukommt. Falls sich aber die Hühner in den erwähnten jungen Waldstadien aufhalten, zeigen sie eine ausgeprägte Vorliebe für die Birke, die in den Feldbeobachtungen und in den Analysen in Erscheinung tritt (Tab. 17). Tab. 21 zeigt die einzelnen Birkenanteile in der Nahrung von fünf Hühnern (siehe auch S. 214). — Im mittleren und hinteren Aletschwald (die Sommerproben stammen aus diesem Gebiet) konnten wir die Birke nicht als Sommernahrung nachweisen. (Auch in Norwegen ist sie im Sommer bedeutungslos; KAASA 1959.)

#### 4.5.3. Wichtige, vor allem im Sommer genutzte Nahrung

##### *Vaccinium uliginosum*, Moorbeere

Im *Rhododendro-Cembretum* ist diese Art unregelmässig, aber zum Teil so stark vertreten wie in der Krähenbeerheide (Tab. 4 und 8). Die sehr hartholzigen Zweige mit den kleinen Knospen (ca. 1 mm) fallen als Winternahrung kaum in

Betracht (Abb. 4e). Bei der Kontrolle von Spuren bei kleinen aperen Flecken konnte ich nur einmal (11. 1. 71, Hohfluh) Knospenverbiss finden. — Im Sommer bildet die Moorbeere einen wichtigen Bestandteil der Nahrung (Abb. 2 und 3). Nach dem Aufbrechen der Knospen im Juni tauchen die Blätter sofort in grosser Menge in der Nahrung auf, mit ihnen fast immer Spuren der jungen, noch zarten Zweige. Die Blätter von *V. uliginosum* werden den häufigeren und zarteren von *V. myrtillus* eindeutig vorgezogen (siehe S. 214) und bilden im August den grössten Anteil der Nahrung (bis 99 %!). Ende September fallen die Blätter ab und damit verschwindet die Art wieder ganz aus der Nahrung. Da ich Beeren und Blüten der Vaccinien nicht bis auf die Art bestimmen konnte, werden sie anschliessend getrennt betrachtet.

#### Beeren und Blüten der Vaccinien

Im Gegensatz zu Krähen- und Preiselbeere fallen die meisten Früchte der Moor- und Heidelbeere spätestens mit den ersten Schneefällen ab; nur vereinzelte verbleiben an den Stauden und werden noch im Frühjahr gerne gefressen, so dass unter Umständen sogar die Losung blau gefärbt wird (es ist anzunehmen, dass solche Mengen auch vom Boden aufgelesen werden). Im August sind die Beeren noch nicht vollreif, werden aber bereits von 80 % der Hühner gefressen; im September lassen sich die Früchte in sämtlichen Proben nachweisen, aber trotz dem reichen Angebot erreichen sie nur einen durchschnittlichen Gewichtsanteil von 63 % (maximal 90 %), als Ergänzung dazu werden vor allem Lärchennadeln und Kräuter gefressen. Obschon ich die Beerenepidermen von *Vaccinium uliginosum* und *myrtillus* nicht unterscheiden konnte, lässt sich vermuten, dass die Heidelbeere mindestens stark überwiegt: Bei grösseren Epidermisstücken konnte ich vielfach den tellerartigen Blütenboden der Heidelbeere finden, und Angaben aus der Literatur (s. S. 234) deuten eher auf eine Bevorzugung der Heidelbeere hin. Da die Preiselbeere im Verhältnis zu den beiden anderen Arten ein gesamthaft betrachtet verschwindend kleines Beerenangebot liefert, dürfte sie in der herbstlichen Fraktion von *Vaccinium*-Beeren praktisch wegfallen. Es stellt sich aber die Frage, ob die Beeren, welche ausserhalb der Reifezeit August-Oktober gefressen werden, zum grössten Teil *V. vitis-idaea* zuzuordnen sind, zumal die Preiselbeeren teilweise Wintersteher sind und die meisten solchen Proben vom Nordhang der Riederfurka stammen; an dieser Stelle konnte ich folgende Beobachtung machen (16. 12. 70, ♂): Auf den aperen Felsrippen, die vom Hahn während mehr als einer Aktivitätsphase abgesucht wurden, waren sehr viele Preiselbeeren vorhanden, nicht aber die Beeren der beiden Schwesterarten. Die Losung des betreffenden Hahnes enthielt 93 % *Vaccinium*-Beeren, die mit Sicherheit von *V. vitis-idaea* stammten (der Kot war nicht blau!). — Im Juli sind die Blüten eine beliebte Nahrung (Abb. 3; auch sie konnte ich nicht bis auf die Art bestimmen. Aufgenommene Mengen 93, 80, 53 und 5 %, zweimal Spuren).

#### *Empetrum nigrum hermaphroditum*, Krähenbeere

Blattverbiss ist in fast allen Monaten (ohne Mai, Juli und November) nachgewiesen. Die nadelförmigen Blätter des niedrigen Zwergstrauches werden das ganze Jahr über gleich häufig aufgenommen (in 14 % der Proben), fallen aber selten ins Gewicht. Von 20 Proben mit positivem Befund weisen 15 weniger als 2 %, vier 2—5 % und eine 30 % auf. *Empetrum*-Blätter sind im Angebot und in

der Nahrung zu gleichen Teilen vertreten. — Die kohlehydratreichen Beeren werden bedeutend mehr gefressen als die Blätter (Abb. 4c). Da sie Wintersteher sind, vermögen sie das ganze Jahr über eine Rolle zu spielen, wobei diese im Winter durch die Schneedecke eingeschränkt wird (im Sommer in 41 %, im Winter in 12 % der Proben). Im Verlaufe des Jahres zeigt der Beerenanteil 2 Maxima: Ein kleines im April und ein grosses in der Zeit August-Oktober (Abb. 3). Im August sind die Beeren noch unreif, grün und erst 2—3 mm gross, werden aber schon von der Hälfte der Hühner gefressen. Im September, zur Reife, ist das Maximum vorhanden und mit dem Einschneien im Oktober sinkt der Anteil steil ab. Beim Ausapern im April erreichen die Beeren erneut einige Bedeutung (hier hervorgerufen durch eine Probe mit 35 % vom Westabfall der Hohfluh, welche bereits im April zur Hälfte schneefrei war). Die Anteile über 15 % betragen 17, 18, 18, 35, 53 und 57 %.

#### Kompositen, Korbblütler

Im Wald vor allem *Hieracium murorum*, auf rasigen Plätzen viel *Leontodon helveticus*; unter anderen gedeihen im Wald auch noch *H. alpinum* und *H. piliferum*. Blätter und Blütenköpfe der beiden erstgenannten Arten konnte ich in der Nahrung nachweisen. Die Blüten sind nicht immer unterscheidbar, so dass in den Tabellen nur die Familie aufgeführt wird. Zur Blütezeit können die Birkhühner beachtliche Mengen der gelben Köpfechen verschlingen. Im Felde kann man beobachten, wie sie alle an ihrem Wege liegenden Köpfechen abzwacken und verschlucken. Die maximal festgestellten Quantitäten sind 70, 61, 60 und 19 %, alle im Juli. Blätter erscheinen seltener in der Nahrung (vgl. Abb. 1).

#### *Ranunculus montanus*, Berg-Hahnenfuss

Von den auf allen rasigen Stellen im Walde vorkommenden Pflanzen werden die gelben Blüten gerne gefressen, wie mehrere Feldbeobachtungen schliessen lassen. Auch die Früchte können grössere Bedeutung erlangen: viermal im August nachgewiesen (einmal 23 %) und einmal im September (siehe auch unter Sämereien).

#### 4.5.4. Begleit- und Gelegenheitsnahrung

*Vaccinium vitis-idaea*, Preiselbeere. — Die Preiselbeere kommt sowohl im Lärchen-Arvenwald (durchschnittliche Artmächtigkeit 1) wie in der Krähenbeerheide (in der Hälfte der Aufnahmen eine 1) vor; sie ist die niedrigste der *Vaccinium*-Arten und unter anderen Zwergsträuchern oder Kräutern mehr oder weniger versteckt. Für die Birkhühner sind ihre immergrünen Blätter nicht von grosser Bedeutung (vgl. Abb. 2 und 4d). In der Sommernahrung fehlen sie fast vollständig (nur 3 Juni- und 1 Septemberprobe von der Hohfluh weisen Blattspuren auf), dagegen erscheinen sie im Winterhalbjahr in mehr als der Hälfte der Proben. Von 41 positiven Proben wiesen zwei 10—15 % auf, zwei 5—10 %, vier 2—5 %, der Rest nur Spuren. Zur Bedeutung der Beeren vgl. S. 225.

*Picea abies*, Fichte. — Fichtennadeln werden unregelmässig während des ganzen Jahres gefressen; allein auf den Jungmoränen und am Nordhang der Hohfluh, wo die Fichte häufiger ist, werden sie in grösserer Menge aufgenommen und können zeitweise zur Hauptnahrung werden (PAULI 1971 und U. GLUTZ briefl.). Die Nadeln der jüngsten Triebe werden wie mit einer Schere abgezwickelt, meist bleiben noch die Nadelstümpfe stehen. Knospen erscheinen noch unregelmässiger in der Nahrung (Nachweise von Januar, Februar sowie Juni, wenn sie spriessen). Männliche blühende Zapfchen wurden nur in einer Probe (Nordhang, Mitte Juli 1970, 100 %) festgestellt, wobei zu bemerken ist, dass die restlichen Proben den Augenblick des Blühens nicht erfassten.

Sämereien. — Kotanalytisch sind Sämereien recht schwierig nachzuweisen; wohl werden Samen von *Empetrum*, *Arctostaphylos* und sicher auch *Vaccinium* in noch keimfähigen

Zustände mit dem Kot abgegeben (Verbreitung!), aber die oft recht spröden und zarten Samenschalen der meisten Kräuter werden mit den Magensteinchen derart zerkleinert, dass sie in der Losung nur in kleinen, schwer zuzuordnenden Fragmenten vorliegen. Abgesehen von *Ranunculus*-Früchten und den Samen der oben erwähnten Ericaceen fand ich erstaunlich wenig Sämereien (immer nur Spuren), so dass auf deren Bestimmung verzichtet wurde.

*Arctostaphylos uva-ursi*, Immergrüne Bärentraube. — Die Bärentraube kommt vor allem als Sparliedstrauch an Felsen vor, mit Vorliebe in sonniger Lage (Südhang und Westseite der Hohfluh). Vom Weidenhang konnte sie demnach erwartungsgemäss nur zweimal nachgewiesen werden (August: Spuren von Beeren). In den Proben vom Westabfall der Hohfluh fand ich *Arctostaphylos* dreimal: April 1970 eine Probe mit Spuren von Blättern und 47% Beeren; Juni einmal Beeren in Spuren; November einmal Blattspuren). PAULI (1971) beobachtete, dass die Hühner in den ausgedehnten Bärentraubenbeständen der Hohfluh Südseite die Beeren, aber kaum Blätter frassen (Bevorzugung der Beeren vor den immergrünen Blättern ist auch bei *Empetrum* und *V. vitis-idaea* der Fall; vgl. Abb. 4 f).

Gramineen, Süssgräser. — Gräser erscheinen in der Nahrung solange sie vorhanden sind (auch im Winter), jedoch nur in Spuren. Einzelne Arten wurden nicht unterschieden. Die häufigsten Arten sind *Calamagrostis villosa*, *Avena versicolor*, *Anthoxanthum odoratum* und *Deschampsia flexuosa*.

*Carex caryophyllaea* (?), Frühlings-Segge. — Nur in 3 Juni-Proben gefunden: Zweimal in Spuren, einmal (♂) 1% Blätter und 31% Blüten.

*Luzula silvatica sieberi*, Grosse Hainsimse. — Unregelmässig in 17% der Sommerproben Blattfragmente, in einer Juli-Probe auch 4% Blüten.

*Crocus albiflorus*, Frühlings-Krokus. — Nur in einer Probe vom Weidenhang gefunden (Juli). Diese Blätter müssen oberhalb der Waldgrenze gefressen worden sein. Wenn ausapernde Hänge mit mehr oder weniger südlicher Exposition besucht werden, dürften vor allem die Blüten eine gewisse Bedeutung erlangen (J. ZETTEL im Gantrischgebiet, siehe auch LÜPS in GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973 über das Steinhuhn).

*Semprevivum montanum*, Berg-Hauswurz. — Der Magen eines am 27. 3. 69 gerissen aufgefundenen Hahnes enthielt unter anderem Blätter dieser Art (5 Vol.%; PAULI 1971).

*Saxifraga*, Steinbrech. — Vermutlich alles *S. aizoon*. Die Blätter konnten mehrmals in Spuren nachgewiesen werden (je einmal im Januar, April und November).

*Rubus idaeus*, Himbeere. — Im Aletschwald eine seltene Pflanze. Nur in einer Probe (11. 1970, Weidenhang) konnte ich Knospen finden. Eine Probe vom SE-Hang des Riederhorns, wo die Himbeere wesentlich häufiger ist, (15. 5. 71) enthielt 7% junge Blätter.

*Potentilla erecta*, Gemeiner Tormentill. — In zwei Proben vom Juli nachgewiesen.

*Dryas octopetala*, Silberwurz. — Im Oktober einmal nachgewiesen (Weidenhang).

*Loiseleuria procumbens*, Alpenazalee. — Im *Rhododendro-Cembretum* kommt sie höchstens sporadisch an Felsen vor, in der Krähenbeerheide dagegen bildet sie einen typischen und häufigen Bestandteil der Pflanzengesellschaft (Tab. 8). *Loiseleuria* konnte bisher nur in einer Probe vom November gefunden werden.

*Calluna vulgaris*, Besenheide. — Die in Heiden ausserhalb des Alpenraumes so wichtige Futterpflanze kommt im Aletschwald nicht im eigentlichen Aktionsraum der Hühner vor. Auf dieser Höhe gedeiht sie fast ausschliesslich an den früh ausapernden süd- und westexponierten Hängen der Hohfluh, an denen die auf winterlichen Schneeschutz angewiesenen Vaccinien und Alpenrosen höchstens in kümmerlicher Form gedeihen. Entsprechend erscheint *Calluna* nur am Westabfall der Hohfluh spurenweise in der Nahrung (März bis Juni 6 ×, 1 × auch am Weidenhang).

*Thymus serpyllum*, Thymian. — Nur im Frühling 1970 von der Hohfluh nachgewiesen (1 × Spuren, einmal 8%), wo er auf den früh ausapernden felsigen Stellen eine der wenigen grünen Pflanzen ist.

*Veronica fruticans*, Felsen-Ehrenpreis. — 6 Proben von der Hohfluh (einmal 17%, zweimal 4%, dreimal +, März bis Juni), eine vom Weidenhang (+, Juli) und eine vom Südosthang des Riederhorns (50%, Mai) wiesen Blätter dieser an felsigen Stellen wachsenden *Veronica*-Art auf. In einer Probe fand ich die auf Magerrasen gedeihende *Veronica bellidioides*.

TABELLE 22. Tierische Nahrung adulter Birkhühner: Anzahl der Proben mit positivem Befund (in %) und durchschnittliche Anzahl Insektenfragmente auf 100 mg Pflanzenmaterial. — *Insect food of adult black grouse: frequency of occurrence and mean number of insect fragments per 100 mg of plants.*

Monate	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mrz	Apr	Mai Jun	Jul	Aug	Sep
% Häufigkeit	10	—	10	7	—	—	—	39	85	100	100
Fragmente pro 100 mg Pflanzen								6	13	108	282

*Bartsia alpina*, Bartschie. — Blätter von *Bartsia* fand ich in 5 Proben vom August/September (Mengen: 3 %, 2 %, +, +, +).

*Melampyrum*, Wachtelweizen. — *M. silvaticum* kommt vor allem im Lärchen-Arvenwald, *M. pratense* in der Krähenbeerheide vor (Tab. 4 und 8). Aus den Monaten Juli—September konnten viermal geringe Mengen nachgewiesen werden (2 × Blatt, 2 × Blüte). Der Kot eines Kükens (1. 8. 70) enthielt 27 % Wachtelweizenblätter!

*Euphrasia minima*, Zwerg-Augentrost. — Die nur sporadisch vorkommende Pflanze fand ich in 3 Proben vom Juli/August.

*Galium pumilum*, Rauhes Labkraut. — Von RICHARD (1968) nicht aufgeführt; je in einer Probe vom Juni und Juli gefunden.

*Lonicera coerulea*, Blaue Heckenkirsche. — Kommt vereinzelt vor. Im August einmal Spuren eines Blattes, im Oktober einmal Spuren einer Knospe gefunden.

*Polygala alpestris*, Voralpen-Kreuzblume. — Im August Spuren in einer Probe vom Weidenhang.

*Heracleum sphondylium*, Bärenklau. — Blattspuren in einer Juliprobe.

*Ligusticum mutellina*, Alpen-Mutterwurz. — In drei Proben vom Juli bzw. August gefunden.

*Bryophyta*, Moose. — Es ist fraglich, ob Moose selektiv aufgenommen werden, obschon hier und da ganze Stämmchen mit vielen Blättchen im Kot erscheinen. Vornehmlich im Juni/Juli lassen sich Moosblättchen nachweisen (im Sommer in 19 % der Proben, im Winter in 1 %), die quantitativ jedoch nie eine Bedeutung erlangen.

*Sphagnum*, Torfmoos. — Nur in einer Dezemberprobe ein Blättchen gefunden.

#### 4.6. Bedeutung der tierischen Nahrung

Mit der Kotanalyse lässt sich tierische Nahrung schlecht bestimmen, weil nur unverdauliche Reste erfasst werden. Bei den gefundenen Überresten handelt es sich mit einer Ausnahme (Schneckenradula) ausschliesslich um Insektenfragmente. Von den den grössten Anteil stellenden Ameisen konnte ich beispielsweise die Schüppchen oder auch die typischen Coxae identifizieren; selten fand ich einen ganzen Kopf oder Thorax. Neben Ameisenfragmenten konnten Käferelytren, Raupenhäute, Dipterenflügel und einmal ein Wanzenbein gefunden werden.

Tab. 22 zeigt deutlich, dass die tierische Nahrung im Laufe des Sommers an Bedeutung gewinnt. Die Streuung der einzelnen Werte ist sehr gross (im September z. B. 1, 3, 5, 6, 12, 17, 40, 48, 91 und 3380 Fragmente pro 100 mg Pflanzen).

Mehrmals konnten wir Birkhähne an Ameisenhaufen oder -strassen beim Aufpicken von Ameisen beobachten. Eine Kotprobe (6. 7. 70, ♂ ad.) enthielt schätzungsweise 25 % Ameisen. Am 28. Mai 1973 traf PAULI (1974) am Morgen nach dem Aktivitätensende der Hähne zwei Hennen, die an einem Ameisenhaufen bzw. einer Ameisenstrasse aktiv waren. Diese Beobachtung unterstreicht die bereits auf S. 216 aufgeführte Feststellung, dass die Hennen vor und während der

Eiproduktion vermehrt auf proteinreiche Nahrung angewiesen sind und deshalb mehr Insekten fressen als die Hähne. — Erwartungsgemäss wies die einzige gefundene Kükenlosung (drosselgrosses Küken, 1. 8. 70) den höchsten Insektenanteil auf: 5330 Fragmente auf 100 mg Pflanzenkost (neben den Insekten enthielt die Losung 37 % *Empetrum*-Beeren, 27 % *Melampyrum*-Blätter, 22 % unbestimmte Kräuter und je 5 % Blätter von *V. uliginosum* und *myrtilus*).

### 5. Resultate aus der Nordalpenzone

Aus den Berner Voralpen (Gantrischgebiet, Selibüel) untersuchte ich einige Stichproben aus den Jahren 1967—69. Sie sollen hier summarisch den Werten aus dem Aletschwald gegenübergestellt werden; sie sind aber nur beschränkt vergleichbar, weil ich nur die Anzahl Pflanzenteile und nicht das aufgenommene Frischgewicht ermittelt hatte.

Das Angebot lässt sich nicht mit demjenigen im Aletschwald vergleichen. Im «home range» der Hühner finden sich Nadelwald, grosse Flächen *Rhododendro-Vaccinietum*, Erlen- und Weidenbestände sowie natürliche Trockenrasengesellschaften und ihre Übergänge zu feuchten, gut gedüngten Weiden. Eine durchschnittlich grössere Schneemenge deckt im Winter sämtliche Ericaceen und den grössten Teil der Erlen zu. Das Koniferen-Angebot setzt sich aus  $\frac{2}{3}$  Fichten,  $\frac{1}{3}$  Berg-Kiefer *Pinus mugo* und wenigen Arven zusammen; die Lärche fehlt. An Laubböhlzern sind neben der Grünerle noch Weiden *Salix grandifolia* und Vogelbeerbaum *Sorbus aucuparia* in grösserer Anzahl vorhanden.

Die kleine untersuchte Hühnergruppe zog die Berg-Kiefer eindeutig der viel häufigeren Fichte vor: Im Angebot sind Fichte und Kiefer im Verhältnis 2 : 1 vorhanden, während sieben Winterproben ein Verhältnis von < 2 % : 62 % ergaben! Die Zweige der regelmässig über längere Zeit aufgesuchten Kieferngruppe waren derart verbissen, dass kaum noch ganze einjährige Nadeln zu finden waren (siehe ZETTEL 1972b). Das *Sorbus*-Angebot wurde gerne genutzt: Eine Probe vom Winteranfang enthielt 29 % *Sorbus*-Knospen und 35 % Früchte (nebst 10 % Ericaceen und 10 % Koniferen). — Im Sommer zeigten sich die gleichen Tendenzen wie im Aletschwald: Blühende Koniferen (hier Berg-Kiefer), später blühende Kompositen und ab August *Vaccinium*-Beeren, sowie in grösserer Masse als im Aletschwald Sämereien (besonders vom häufigen *Polygonum bistorta*). Der Verzehr von Kräutern war dem vielseitigeren Angebot entsprechend variabler. Im August wurden verschiedene Arthropoden festgestellt: Ameisen, Schmetterlingsraupen, Käfer, Wespen, Heuschrecken und Weberknechte *Opiliones*.

## 6. Diskussion

### 6.1. Vergleich der Birkhuhnnahrung in verschiedenen Gebieten

Von allen Autoren wird die Bedeutung der Ericaceen für das Birkhuhn und andere Tetraoniden im Sommer, je nach Vegetations- und Schneeverhältnissen auch im Winter hervorgehoben. Diese Abhängigkeit, in erster Linie von den Beerensträuchern der Gattung *Vaccinium*, kann soweit gehen, dass sich die Hühner zum grössten Teil von einer einzigen Pflanzenart ernähren, wie dies PETERS (1958) für das Moorschneehuhn in Neufundland festgestellt hat, für welches *Vaccinium angustifolium* das ganze Jahr über die bedeutendste Futterpflanze darstellt. *V. angustifolium* (sehr ähnlich *V. uliginosum*) ist nicht unbedingt die häufigste Pflanze; die bereits häufige Lorbeerrose *Kalmia angustifolia* ist in Ausbreitung begriffen, wird aber nicht gefressen. Im Gegensatz zu diesem Befund ist die Abhängigkeit des Schottischen Moorschneehuhnes von *Calluna* dadurch bedingt, dass diese vielfach die einzige Blütenpflanze der Moore ist (WALTER 1968, WATSON & MOSS 1972). Bei allen vergleichenden Betrachtungen müssen also auch die lokalen Vegetationsverhältnisse, die geographische Verbreitung der Pflanzen und eventuelle Einbürgerungen von standortsfremden Arten (z. B. *Larix* in Schottland und Holland) berücksichtigt werden.

Aus diesen Gründen werden hier die in Heiden und Mooren lebenden Populationen getrennt von denjenigen in lockeren Wäldern betrachtet und letztere wiederum aufgeteilt in die alpinen Vorkommen und solche in der Taiga; Angaben aus den mitteleuropäischen Gebirgen lassen sich den alpinen Verhältnissen zuordnen. In der folgenden Zusammenstellung beschränke ich mich auf die wichtigsten Befunde; zusätzliche Einzelheiten sind in Kleindruck wiedergegeben. Für weitergehende Angaben sei auf GLUTZ, BAUER & BEZZEL (1973) verwiesen.

#### 6.1.1. Populationen der niederländisch-norddeutschen Moore und Heiden

Die von *Calluna* dominierten Heide- und Mooregebiete im nördlichen Mitteleuropa stellen keine Klimax-Gesellschaften dar (Klimax = Endstadium in der natürlichen Sukzession von Pflanzengesellschaften bei der Besiedlung eines Standortes; ihre Zusammensetzung ist vom Klima und den Standortfaktoren abhängig). Für ihre Entstehung und Erhaltung sind entweder Viehverbiss, Holzschlag und Plaggenhieb oder Abbrennen notwendig. Sie sind grösstenteils aus laubholzdominierten Mischwäldern hervorgegangen (ELLENBERG 1963); die Entwaldung begann in Schottland bereits im Neolithikum (WALTER 1968).

Junge Heidestadien weisen auch Beerensträucher auf; mit der Überalterung der Bestände nimmt deren Anteil stark ab, wie sich auch der Zuwachs von *Calluna* (und somit ihr Nährstoffgehalt) verringert. In sich selbst überlassener Heide verschlechtern sich die Lebensbedingungen für das Birkwild mit der Zeit in solchem Masse, dass es aus diesen Gebieten abwandert (JOENSEN 1970). Überalterte Heide ist nicht nur für das Birkhuhn minderwertig; durch Plaggenhieb oder Abbrennen erhielten die Bauern die Calluneten in einem für ihr Vieh qualitativ ausreichenden Zustand (für die Erhaltung von *Calluna* ist ein Plaggenhieb alle 8—16 Jahre günstig; bei kürzeren Abständen nehmen unter anderem die Vaccinien überhand; WALTER 1968). Neben *Calluna* sind weitere Ericaceen wie *Erica*, *Vaccinium myrtillus* und *vitis-idaea*, auf moorigen Standorten auch *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda*, *Oxycoccus* sowie *Eriophorum* und *Carex*

vertreten. Dass diese Vegetation nicht eine optimale Ernährungsgrundlage bietet, geht aus den Arbeiten von MOSS (1969), MILLER, WATSON & JENKINS (1970) und WATSON & MOSS (1972) hervor: Bestandsdichte und Bruterfolg des Schottischen Moorschneehuhns sind auf basenreicherem Boden (= nährstoffreichere *Calluna*) grösser; künstlich kann das gleiche Resultat durch Abbrennen (= Verjüngung der *Calluna*) oder Düngung (Erhöhung des Nährstoffgehaltes) erreicht werden! Aus dem gleichen Grunde wurde das Birkhuhn im nördlichen Mitteleuropa zum Kulturfolger; als Ergänzung zu der qualitativ ungenügenden Nahrung in Heide und Moor fliegt es täglich oft mehrere km ins angrenzende Kulturland, um Getreidekörner und Kräuter zu fressen (LINDEMANN 1952b, HAMMER, KOIE & SPÄRCK 1958, LIND 1969, EYGENRAAM 1965, JOENSEN 1970, BRÜLL 1971 und in GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973). DOENECKE & NIETHAMMER (1970) bezeichnen eine teilweise Überführung von Heide in Buchweizen- und Haferfelder als eine für das Birkwild günstige Veränderung. Die erwähnten Nahrungsflüge treffen nicht für die führenden Hennen zu, die mit ihren Küken in der Heide bleiben (KRUIJT, DE VOS & BOSSEMA 1972), wohl in erster Linie wegen der besseren Deckung. Für die Küken stellt sich in den ersten Lebensmonaten wahrscheinlich kein Ernährungsproblem, weil sie sich in dieser Zeit vorwiegend von Insekten ernähren, hingegen dürften sich für die Hennen Konsequenzen ergeben: Wenn der Proteinbedarf in der Heide wie vermutet nicht gedeckt werden kann, sollten sie vermehrt Insekten fressen oder nach der Führungszeit ein Proteindefizit aufweisen!

Von den eigentlichen Moor- und Heidepflanzen werden *Eriophorum*, *Carex*, *Oxycoccus* und *Andromeda* der dominierenden *Calluna* vorgezogen. Weil das nördliche Mitteleuropa dank dem ozeanischen Klima im Winter nur selten eine kompakte Schneedecke aufweist, ist Bodennahrung auch in dieser Jahreszeit vorherrschend. Dabei spielt die immergrüne *Calluna* eine etwas grössere Rolle als im Sommer und in den Übergangszeiten (EYGENRAAM 1957 und 1965, BRÜLL 1961). Als Ergänzung werden Laubholzknospen, Birkenkätzchen, Kiefernadeln usw. gefressen. Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Besiedlung weiter Gebiete im nördlichen Mitteleuropa durch das Birkhuhn erst durch die Moorkultivierung, ausgedehnte Waldrodungen und die damit verbundene Entstehung von Heiden möglich war. Es kann sich aber nur mit Hilfe des Menschen (angrenzendes Kulturland und Bewirtschaftung der Heide) darin halten und die heutigen Vorkommen werden erlöschen, wenn die Heide sich selbst überlassen, zerstört oder in Kulturland (Acker- und Waldbau) umgewandelt wird.

Dass *Calluna* in Anwesenheit anderer Heide- und Moorpflanzen (*Vaccinien*, *Andromeda*, *Oxycoccus*, *Eriophorum*, *Carex*) verschmäht wird, gilt nicht nur für das Birkhuhn (OGILVIE zit. POULTON 1907, LINDEMANN 1952a, KAASA 1959, SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959, RODIONOW 1967), sondern auch für das Moorschneehuhn (HÖGLUND 1970) und das Alpenschneehuhn (RODIONOW 1967, GARDARSSON & MOSS 1970).

### 6.1.2. Vorkommen in der Taiga

In der borealen Nadelwaldzone kommen nebeneinander mehrere Waldtypen vor. Als Klimax gelten auf feuchteren Standorten Fichtenwälder und auf trockenerem Boden Kiefernwälder, beide mit Beimischung von Birken *Betula pendula*. Waldhochmoore sind ebenfalls von Kiefern *Pinus silvestris* bestanden, auf offenen Mooren und an deren Rande gedeihen Moorbirken *Betula pubescens*. Mit zunehmender Kontinentalität des Klimas gegen Osten verliert die Fichte *Picea obo-*

*vata* ihre Konkurrenzkraft und wird in Westsibirien durch die sibirische Tanne *Abies sibirica* und die Arve *Pinus cembra sibirica* verdrängt. Im extrem kontinentalen Ostsibirien herrscht schliesslich die Lärche (*Larix sibirica* und *daburiana*) vor. Alte und reine Fichtenbestände können sehr dicht werden, die Kiefernwälder sind durchwegs lockerer (WALTER 1968). Im ganzen lässt sich die Dichte der Koniferenbestände nicht mit mitteleuropäischen Verhältnissen vergleichen; vielfach stehen die Bäume parkartig locker (Flugaufnahmen bei SOVERI 1940) und die sehr schlanken Fichten sind bis zuunterst beastet. In der südlichen Taiga treten immer häufiger Laubbölzer auf (Birke, Erle, Espe, Eiche, Hasel usw.).

Bei der Verjüngung der Wälder spielen Waldbrände eine sehr wichtige Rolle. Die Fichten werden durch das Feuer vollständig vernichtet, die Birken sind etwas weniger empfindlich und auch Kiefern können teilweise überleben. Die Wiederbesiedlung der Waldbrandflächen erfolgt bei Bäumen durch Samenflug, bei Zwergsträuchern vor allem durch Ausschlagen der unversehrten unterirdischen Teile. *Betula* produziert alljährlich eine grosse Menge keimfähiger Samen, während *Picea* und *Pinus* nicht alle Jahre fruchten (SARVAS 1937a). So stellt sich sofort ein dichter Jungwuchs von Birken ein und erst später siedelt sich wieder die lichtertragende Kiefer an, die nach einigen Jahrzehnten die Birke zurückdrängt (im Norden kann das *Betula*-dominierte Stadium 150 Jahre dauern; WALTER 1968). Auf feuchten Standorten führt die Sukzession weiter zum Fichtenwald (*Picea* wächst als schattenertragender Jungwuchs unter den Kiefern heran), auf trockeneren Standorten bleibt der Kiefernwald Klimax, weil *Picea* nicht konkurrenzfähig ist. So stellt sich die Taiga natürlicherweise als Mosaik von verschiedenen Waldgesellschaften dar; nach SEISKARI (1962) erlebten 70—80 % der finnischen Wälder innerhalb der heute lebenden Baumgeneration einen Waldbrand (mehrere pro Jahr allein durch Blitze entfacht).

Die Fichtenwälder werden in drei Typen aufgeteilt: 1) *Piceetum typicum oxalidetosum* in der südlichen Taiga; mit relativ viel Laubbölzern, Bodenvegetation beherrscht von Kräutern (*Oxalis* u. a.), *Vaccinium myrtillus* und Gräsern. 2) *-myrtillosum* auf feuchteren Standorten, mit der Heidelbeere als dominante Bodenbedeckung nebst Moosen (Überleitung zu den Mooren). 3) *-vaccinosum* auf trockeneren Standorten, dominiert von *V. vitis-idaea*; bereits als Bindeglied zu den Kiefernwäldern aufzufassen. Die auf trockeneren Standorten stockenden Kiefernwälder weisen eine grössere ökologische Amplitude auf und lassen sich in die gleichen Subassoziationen auftrennen; als trockenster Typ kommt noch *-cladinosum* dazu, mit einer Bodenbedeckung von Flechten, *Calluna* und *Arctostaphylos*, im Extremfall nur noch mit Flechten (*Calluna* kann hier einzig im Schatten von Kiefern bestandsbildend auftreten, während sie im Westen als lichthungrige Freilandpflanze auftritt; WALTER 1968).

Die Birkhühner besiedeln im Sommer die lockeren, feuchten Fichten- und Kiefernwälder mit grossem Birkenanteil (Typen *oxalidetosum* und *myrtillosum*; SOVERI 1940, SEISKARI 1962); vielfach bedecken die Bäume nur 40 % der Fläche. Hier findet das Birkhuhn seine bevorzugte Sommernahrung: *Vaccinium myrtillus* (an moorigen Stellen auch *uliginosum*), verschiedene Kräuter und Sämereien und im Herbst Beeren. Die dichter stehenden und weniger *Betula* aufweisenden Fichtenwälder werden gemieden. — Im Winter verschwinden die Ericaceen schnell unter einer beträchtlichen Schneedecke, so dass die Birkhühner abrupt auf Ersatznahrung ausweichen müssen: Sie äsen (übereinstimmend nach allen Autoren) hauptsächlich auf Birken, ergänzend auf Kiefern und Erlen;

Fichten werden verschmäht. Weil die im Sommer bevorzugten Wälder zuwenig Birken aufweisen, streichen die Birkhühner in Schwärmen umher und halten sich bevorzugt in lockeren und jungen Wäldern (*Betula*-dominiert) auf. Bei der Wahl der Fressplätze spielt auch die Offenheit des Geländes eine bedeutende Rolle (55 % auf zwei Seiten, 39 % auf einer Seite an freie Flächen grenzend, welche als Schlafplätze geeignet sind; SEISKARI 1962). Gerne werden auch die Beerenzapfen des in lockeren und trockenen Kiefernwäldern wachsenden Wacholders *Juniperus communis* gefressen (DUBROWSKIJ 1930, LOBATSCHEW & STSCHERBAKOW 1933, DEMENTJEW & GLADKOW 1952, KAASA 1959, IWANTER 1963), dies aber nur in der mittleren und südlichen Taiga, wo die aufrechte Form ssp. *communis* wächst; die ssp. *nana* am Nordrand der Taiga wird ebenso schnell vom Schnee bedeckt wie die Ericaceen). Während nach KOSKIMIES (1957), KAASA (1959), NIKULZEW (1968) und SEISKARI (1962) so lange wie möglich Bodennahrung aufgenommen wird, nimmt TEFLOW (1947) an, dass die Ericaceen qualitativ nicht als *Betula*-Ersatz ausreichen (die Beobachtung von WEEDEN 1969, wonach alle drei alaskischen Schneehuhnarten bereits zwei Monate vor dem Einschneien bevorzugt Birkenkätzchen und -knospen fressen, lässt auf einen hohen Nährstoffgehalt dieser Pflanzenteile schliessen).

Nun drängt sich die Frage nach den Gründen des Biotopwechsels zwischen Sommer und Winter auf. Im Winter liefert die Baumschicht der Fichtenmischwälder zuwenig Nahrung, so dass die Hühner in Gebiete mit besserem Angebot ausweichen müssen. Dass sie sich nicht auch im Sommer in den jungen birkenreichen Wäldern aufhalten, dürfte an deren dichtem Kronenschluss liegen (Fluchtmöglichkeiten eingeschränkt); die Zusammensetzung der Bodenvegetation kann nicht dafür verantwortlich sein, da gerade die drei *Vaccinium* nach Waldbränden am schnellsten regenerieren, gemeinsam mit *Polytrichum* und *Deschampsia* (SARVAS 1937b).

Das Birkhuhn ist also in der Taiga auf eine ständige Waldverjüngung angewiesen; in Finnland, wo man die Staatswälder immer mehr bewirtschaftet und schneller in die forstwirtschaftlich begehrteren reinen Koniferenwälder überführt, werden seine Bestände beträchtlich zurückgehen, wenn nicht natürlichere Waldzusammensetzungen angestrebt werden (SEISKARI 1962).

Von Birke und Erle werden die Kätzchen den Knospen vorgezogen (KOSKIMIES 1957, SEISKARI 1962). Nicht alle *Pinus*-Arten sind gleichermassen beliebt: Bevorzugt wird *P. mugo* vor *P. silvestris* (HAKER & MYRBERGET 1969) und *P. cembra* (ZETTEL 1969); das Auerhuhn zieht *P. mugo* (KROTT 1966) und vermutlich auch *P. cembra* (DEMENTJEW & GLADKOW 1952) der Waldkiefer vor. TEFLOW (1947), SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ (1959) und IWANTER (1963) bezeichnen die jungen ♀ Zapfen als z. T. bedeutende Winternahrung (vor allem in Mastjahren; bis zu 42 % der Winternahrung, TEFLOW 1947). In gleicher Weise wie das Auerhuhn frisst das Birkhuhn fast ausschliesslich in den *Pinus*-Kronen (LINDROTH & LINDGREN 1950, SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959, PULLIAINEN 1970), was auf ein selektives Fressen der proteinreicheren Nadeln zurückzuführen ist (zum Proteingehalt der Nadeln siehe LOWRY & AVARD 1965, FIEDLER, WUNDERLICH & HÖHNE 1967). Im Gegensatz zum Auerwild werden die Zweige nicht verbissen; selbst bei stärkstem Verbiss (ZETTEL 1969, STREULE 1973) bleibt die Rinde intakt. ZWICKEL (1966) vermutet allerdings, dass das Auerhuhn die Zweige passiv mit Knospen, Zapfen und Nadeln aufnimmt.

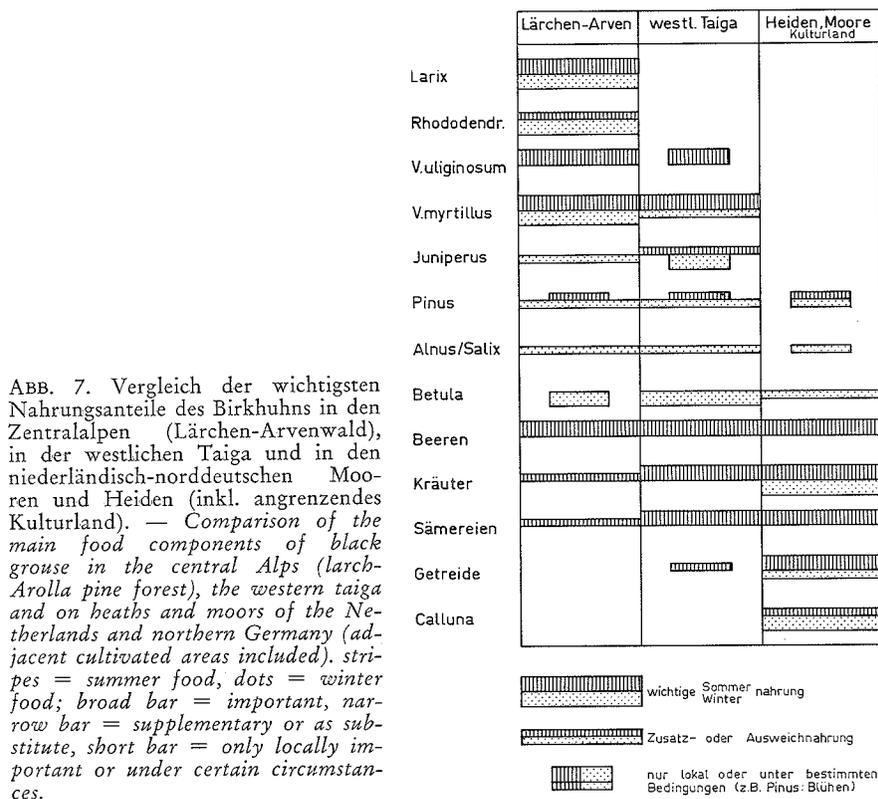
Mit Ausnahme von RODIONOW (1967) streichen alle Autoren die grosse Bedeutung von *Vaccinium myrtillus* als Übergangs- und nach Möglichkeit Winternahrung hervor. Im Sommer werden die Blätter von *V. myrtillus* denjenigen von *V. uliginosum* vorgezogen (DEMENTJEW & GLADKOW 1952, SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959) oder sind ungefähr gleich beliebt (KAASA 1959); LOBATSCHEW & STSCHERBAKOW (1933) und RODIONOW

(1967) erwähnen *V. uliginosum*-Blätter überhaupt nicht. SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ (1959) konnte feststellen, dass junge Auerhühner mehr Moorbeerblätter frassen als adulte. — Sowohl beim Birkhuhn (SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959) wie beim Auerhuhn (LOBATSCHEW & STSCHERBAKOW 1936, SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959, RODIONOW 1967) und Moorschneehuhn (HÖGLUND 1970) sind Heidelbeeren beliebter als Moorbeeren. KAASA (1959) misst ihnen jedoch gleiche Bedeutung für das Birkhuhn bei und RODIONOW (1967) erwähnt eine Bevorzugung der Moorbeere. SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ (1959) stellte fest, dass die Küken Moor und Heidelbeeren erst mit der Zeit unterscheiden lernten und immer weniger Moorbeeren frassen. Der gleiche Autor gibt für das Birkhuhn die Präferenzreihe Heidel-, Moor-, Preisel- und Krähenbeere an, für das Auerhuhn Heidel-, Krähen-, Preisel- und Moorbeere. Von *V. vitis-idaea* und *Empetrum* werden nur wenig (immergrüne) Blätter gefressen, wohl aber die Beeren, vor allem im Frühling (beide Arten sind Wintersteher). Allgemein werden Beeren schon vor der Reife gefressen und als Zusatznahrung figuriert neben den Beeren immer etwas Frischgrün (SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959). Eine beliebte Frühlingsnahrung sind blühende ♂-Zäpfchen vor allem von *Pinus* (EYGENRAAM 1965, HAKER & MYRBERGET 1969) und im Sommer werden gerne Sämereien, in erster Linie von *Carex*, *Luzula* und *Melampyrum* aufgenommen.

### 6.1.3. Vergleich mit den alpinen Vorkommen

In den Alpen hält sich das Birkhuhn an die obere Waldgrenze. Nach KUOCH (1954) und HESS (1942) wird letztere in den Zentralalpen von Lärchen-Arven- oder Lärchen-Fichtenwald, auf der Alpensüdseite teilweise auch von reinem Lärchenwald, auf der Alpennordseite in erster Linie von subalpinem Fichtenwald gebildet; vor allem auf der Alpennordseite und in den östlichen Alpen kommt der Berg-Kiefer grössere Bedeutung zu (z. B. KURTH, WEIDMANN & THOMMEN 1960, SCHWEINGRUBER 1972). Daraus geht hervor, dass unsere Untersuchung im Aletschwald nur als Beispiel für einen begrenzten Teil der Alpen Gültigkeit haben kann. — Aus den Alpen fehlten bisher ausführliche Untersuchungen. Die umfassende Nahrungsliste von COUTURIER (1964) ist leider kaum für einen quantitativen Vergleich verwendbar. Weitere Angaben, z. T. nur einzelne Hinweise, finden sich bei LOOS (1896/97), BUSSMANN & GWERDER (1935), GUGGISBERG (1954), BILLE (1969), GLUTZ (1962), PORKERT (1969), ZETTEL (1969 und 1972b), PAULI (1971) und STREULE (1973).

Wie aus Abb. 7 hervorgeht, lässt sich die Birkhuhnnahrung in der Taiga und in den Alpen durchaus vergleichen. Es zeigt sich, dass der lichte Lärchen-Arvenwald ein ideales Birkhuhngebiet ist (vgl. Tafeln 3, 4) und dadurch den Taiga-Verhältnissen recht nahe kommt. Alle deutlichen Nahrungsunterschiede sind auf das lokale Angebot zurückzuführen. Im Alpenraum kann die Birke höchstens lokal eine Rolle spielen, weil sie in der vom Birkwild bewohnten Höhenstufe nur als Pionier in suboptimaler Wuchsform auf Rohböden (junge Moränen, vgl. S. 214) in grösserer Anzahl vorkommt; die beschränkten Birkenbestände der Hochmoore dürften kaum die Hauptwinternahrung der ansässigen Hühner bilden. Anstelle von *Alnus incana* (sie wird 5—25 m hoch und fehlt nur in den nördlichsten Gebieten, z. B. Kola-Halbinsel, dem Untersuchungsgebiet von SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ; MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965) finden wir in den Alpen die Büsche von *Alnus viridis*, die in schneereichen Wintern nicht mehr verfügbar sind, weil sie vom Schnee zugedeckt werden (vgl. S. 223). Dieser Mangel an Laubhölzern wird in den Zentralalpen einerseits durch das Vorkommen der Lärche (Verbreitungskarte für Eurasien in MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965 und WALTER 1968, für die Schweiz in HESS 1942) wettgemacht, die einen ausreichenden Ersatz für die bevorzugte *Betula* darzustellen scheint (vgl. S. 215), an-



dererseits durch ein besseres Angebot an Ericaceen: Durch das stärker gegliederte Gelände sind sie besser zugänglich als in der Taiga; im weiteren kommt die Alpenrose *Rhododendron* (Verbreitungskarte in HULTÉN 1958) dazu, deren bis über 1 m hohe Büsche länger aus dem Schnee ragen als alle anderen Ericaceen. Dafür sind in den Alpen *Oxycoccus* und *Andromeda* selten, die im Norden eine Rolle spielen (GAWRIN 1956, SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ 1959, RODIONOW 1967). *Juniperus* ist im Aletschwald in der ssp. *nana* vertreten, fruchtet am Nordhang kaum und ist somit nicht vergleichbar mit den Angaben aus dem borealen Nadelwaldgürtel (vgl. S. 233). *Pinus* erscheint in beiden Gebieten als winterliche Zusatznahrung, die jungen ♀-Zäpfchen können aber in Mastjahren zur Hauptnahrung werden (vgl. S. 211 und 222). — Die Sommerangebote lassen sich durchaus vergleichen, auch wenn z. T. andere Arten vorkommen. In den Zentralalpen und in Sibirien sind die zarten Lärchennadeln als den Kräutern (und evtl. spriessenden Laubhölzern) gleichwertig anzusehen.

Beim Vergleich von Alpen und Taiga mit den sekundär besiedelten Heidegebieten kann man vor allem eine Verschiebung der Ersatznahrung feststellen: Wegen ungenügendem Ericaceenangebot weichen die Hühner der Heiden oft ins Kulturland aus, während das Baumangebot nur selten mehr als eine Zusatznahrung darstellt.

*Larix* stellt allgemein eine sehr beliebte Tetraonidennahrung dar. Als Winternahrung erwähnen sie LOOS (1896/97, Böhmen), BERGMAN (1944, Korea) und aus den Alpen BILLE (1960 und 1969), COUTURIER (1964), PAULI (1971), ZETTEL (1972b) und STREULE (1973); die Nadeln und blühenden Zapfchen führen LOOS (1896/97), COUTURIER (1964), PAULI (1971) und ZETTEL (1972b) an. Auch für das Auerhuhn stellt die Lärche oft die bedeutendste Nahrung neben *Pinus* dar (LOBATSCHEW & STSCHERBAKOW 1936, DEMENTJEW & GLADKOW 1952, SOKOLOWSKI 1958 und ZWICKEL 1966). Ebenso grosse Bedeutung erlangen die amerikanischen Lärchen beim Tannenwaldhuhn *Canachites canadensis* (Spruce grouse; MARTIN 1951 in Brit. Columbia, CRICHTON 1963 in Ontario, JONKEL & GREER 1963 in NW-Montana) und beim Felsengebirgshuhn *Dendragapus obscurus* (Blue grouse; BEER 1943 in Washington und Idaho).

*Larix*-Aufforstungen ausserhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes werden in der Regel sehr stark verbissen (EYGENRAAM 1957 und ZWICKEL 1966). Auch künstliche Konzentrationen einheimischer Koniferen können beschädigt werden: STREULE (1973) stellte in einer jungen Aufforstung bei Davos Verbissschäden durch Birkwild an Lärchen, Arven und Bergföhren (nicht aber an Fichten!) fest.

## 6.2. Schlussbetrachtung

Ein Vergleich von Nahrungsuntersuchungen in verschiedenen Lebensräumen kann viele Fragen beantworten, aber mindestens ebensoviele Probleme werden neu aufgeworfen und warten auf eine Antwort:

1. Wo die Waldgrenze in schneereichen Gebieten durch nahezu reinen Fichtenwald gebildet wird (Nordalpenzone), wären Probleme in der winterlichen Nährstoffversorgung möglich, die auch ein Ausweichen in günstigere Wintereinstände zur Folge haben könnten. Über ein Verstreichen von Birkhühnern ist bisher nichts bekannt; immerhin weisen die Beobachtungen von BUSSMANN & GWERDER (1935) auf diese Möglichkeit hin. Auch bergkiefernreiche Wälder (vor allem Ostalpen) sollten daraufhin geprüft werden.

2. Es stellt sich die Frage, ob bei qualitativ schlechter Winternahrung (im Fichtenwald vielleicht an das Existenzminimum grenzend) der Bruterfolg beeinflusst wird, wie dies SWÄRDSON (1957, zit. GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1973) postuliert (das Birkhuhn scheint in den Alpen ohnehin in solchen Wäldern am empfindlichsten auf Veränderungen zu reagieren; U. GLUTZ, pers. Mitt.); in ähnlicher Weise konnte in Schottland (z. B. WATSON & MOSS 1972) nachgewiesen werden, dass sich schlechte Nahrungsqualität auf den Bruterfolg des Moorschneehuhnes auswirkt.

3. Die Ernährungsbedingungen sollten auch im flächenmässig zunehmenden Wirtschaftswald in der Taiga-Zone untersucht werden, sofern sich das Birkwild überhaupt in diesen Wäldern halten kann.

4. Interessant wären Angaben über die Nahrungszusammensetzung der Winternahrung in Sibirien, wo Lärche und Birke häufig in gemischten Beständen vorkommen (HÄMET-AHTI 1970). Die Beobachtungen von BERGMAN (1944) lassen vermuten, dass die Lärche auch neben der Birke von Bedeutung ist.

5. Die Nahrung der führenden Hennen in den niederländisch-norddeutschen Heiden sollte untersucht und mit derjenigen von nicht führenden Hennen und Hähnen verglichen werden (vgl. S. 231). Daraus könnten sich wichtige Aspekte für die Ernährung des Birkwildes in diesen Gebieten ergeben.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende Nahrungsstudie wurde mit Hilfe von Kotanalysen und Feldbeobachtungen durchgeführt. Die verwendete Methode erlaubte ein genaues qualitatives und quantitatives Erfassen der Nahrung (ausgenommen Sämereien und tierische Nahrung).

2. Das untersuchte Aletschwald-Reservat umfasst einen gelockerten, vom Menschen beeinflussten Lärchen-Arvenwald, der auf einer Moräne aus der Würm-Eiszeit stockt. Jüngere Moränen weisen verschiedene Pionierstadien von Pflanzengesellschaften auf. Die waldfreie Alpenrosen-Heidelbeergesellschaft zeigt, dass die Waldgrenze heute 50—100 m unter der ursprünglichen liegt.

3. *Nahrungszusammensetzung.* Die Bodenvegetation liefert dem Birkwild fast während des ganzen Jahres die Hauptnahrung. Im Winter werden vor allem Heidelbeertriebe und Alpenrosen gefressen, in einigem Abstand gefolgt von Lärche, Erle, Wacholder, Arve und Weide. Im Frühling äsen die Hühner für kurze Zeit grösstenteils auf blühenden und spriessenden Lärchen. Im Sommer fallen Heidelbeere und Alpenrose mengenmässig zurück; neben den jetzt wichtigen Moorbeerblättern erreichen nur Kompositen- und Hahnenfussblüten einige Bedeutung. Im Herbst treten Beeren in den Vordergrund und die winterstehenden Preisel- und Krähenbeeren werden noch bis zum Frühjahr gerne gefressen, sofern sie zugänglich sind.

4. *Präferenzen.* Im Winter wird wenn möglich Bodennahrung aufgenommen, wobei Heidelbeertriebe der Alpenrose vorgezogen werden. Als Zusatz zu den Ericaceen sind Lärche und Arve gleichbedeutend, als Ersatznahrung dagegen spielt die Lärche eine viel grössere Rolle. Im Sommer werden die sich ergänzenden Vaccinien (*V. myrtillus* und *uliginosum*) der Alpenrose vorgezogen, wobei die Blätter der Moorbeere beliebter sind als diejenigen der häufigeren Heidelbeere.

5. *Abhängigkeit vom Angebot.* Wacholder, Weiden und Erlen sind nicht überall im Aletschwald gleich stark vertreten, was zu lokalen Unterschieden in der Nahrungszusammensetzung führt. Birken sind auf den jungen Moränen, besonders in der (von uns aus Sicherheitsgründen nicht aufgesuchten) SW-Ecke des Reservates vorhanden. Die Birkenbestände werden von den Hühnern vor allem aufgesucht, wenn die Ericaceen unter einer hohen Schneedecke liegen, aber selbst dann nicht systematisch genutzt. Wir vermuten, dass sich Hennen und junge Hähne im Winter zu einem grösseren Teil von Birken ernähren als die an die engste Umgebung des Balzplatzes gebundenen alten Hähne; offenbar bildet die Lärche für letztere einen ausreichenden *Betula*-Ersatz. Normalerweise werden Arvenzäpfchen kaum gefressen, weil das Angebot zu gering ist. In einem Mastjahr (z. B. 1972/73) bilden sie aber über die Hälfte der Nahrung und werden aufgenommen, solange das Angebot dies erlaubt.

6. *Unterschiede zwischen Hennen und Hähnen.* Im Winter nehmen die Hennen mehr proteinreiche Nahrung (Arvennadeln) auf als die Hähne, ebenso vor der Eiablage (Insekten, Moorbeerblätter). Führende Hennen dagegen fressen weniger Insekten und Moorbeerblätter, weil sie offenbar zugunsten der Küken darauf verzichten.

7. *Diskussion.* Beim Vergleich unserer Resultate mit ausseralpinen Befunden lassen sich einige weitgehende Parallelen mit den Verhältnissen in der Taiga feststellen; deutliche Unterschiede sind auf die lokalen Angebote (z. B. Birke im Norden, Alpenrose nur in den Alpen) und die geschlossenere Schneedecke im Winter in der Taiga zurückzuführen. Die Populationen des niederländisch-norddeutschen Tieflandes fallen insofern aus dem Rahmen, als mit der Überalterung und zunehmenden Einförmigkeit der nicht mehr bewirtschafteten Heiderelikte der Nährstoffbedarf vielfach nur noch durch zusätzliche Nahrung aus dem Kulturland gedeckt werden kann.

## SUMMARY

1. In the Alps, the black grouse inhabits different forest types at the upper tree line; the present paper originates from a larch-Arolla pine forest (Aletschwald, Kt. Valais) and consequently only provides an example for the central Alps with a continental climate (= alpine larch distribution).

2. In the area investigated the grouse have lived undisturbed since the establishment of the nature reserve 40 years ago and in summer the tourists, although increasing in number, are restricted to certain paths. Problems have only developed since 1961/62 as Riederalp has become a well known winter sport centre and the position of a ski slope

from a 1968/69 installed skilift lead to the abandonment of a traditional arena on the borders of the reserve. This shows that the danger of disturbance of the reserves game in winter is even greater than in summer (see GLUTZ, PAULI & ZETTEL 1973). From RICHARD (1968), the vegetation of the Aletschwald is well known. The vegetation map (plate 2) and the tables 3, 4, 7 and 8 are taken from this paper and show mainly the ground vegetation (dominated by bilberry, rhododendron, bog whortleberry and juniper); tables 5 and 6 illustrate the thinning out and the changes in the Aletschwald induced by man before it became a reserve.

3. *Methods.* The feeding investigations were carried out by field observations and dropping analysis. By careful preparation of the faeces (p. 194) and counting only the epidermal fragments, stained specifically with Sudan III, delicate herbs could be fully included and an overestimation of lignified tissues be avoided. The determinations were carried out with the aid of a collection of reference specimens including most of the plants of the study area. For the morphological features of some 90 possible food plants see ZETTEL (1974). The calculation of the eaten food quantity (given in % fresh weight) was realized by the use of calibration factors obtained from quantitative reference specimens (= simulation of the digestion by the grouse). Table 10 gives an example of this conversion.

4. *Food composition.* The ground vegetation of the larch-Arolla pine forest supplies the main browsing almost throughout the year (tables 12, 13 and fig. 1). In the steep and rocky terrain, Ericaceae are accessible even with deep snow (plate 5). In winter the grouse feed mainly on bilberry (stems) and rhododendron (young leaves and buds); the latter forms higher shrubs than the bilberry and thus remains for a longer time above the snow, which has an effect on the food composition (table 14). Larch, alder, juniper, Arolla pine and willow are the further food components. For a short time in spring, the grouse browse mainly on larch (flowering cones and sprouting needles, see peak in fig. 1). In summer bilberry and rhododendron are less important than leaves of bog whortleberry and flowers of Compositae and buttercup. In autumn berries are the main food (mostly bilberry and perhaps also bog whortleberry; the two species could not be distinguished from one another by their epidermis fragments); also cowberries and crowberries, remaining on the twigs until spring, can be of some importance if accessible. Berries alone however never form the only food, they are always supplemented by herbs or larch needles.

5. *Preferences.* Ericaceae are a preferred food even in winter (fig. 1). Bilberry stems are preferred to rhododendron (proportion in the supply 21 : 27 %, in the food 43 : 26 %). From bog whortleberry, the very hard twigs are left and at most only the tiny buds taken. The leaves of the perennial dwarf shrubs (cowberry, crowberry, bearberry) are rather neglected, but the berries are readily eaten. Larch and Arolla pine, as a supplement to Ericaceae, are equally represented in the food. But when the dwarf shrubs are covered by snow, larch is preferred to the more frequent Arolla pine (proportion of trees 45 : 55 %, proportion in the food 43 : 6 %. See also table 14). In summer, rhododendron is less preferred than *Vaccinium* (72 % *Vaccinium* and 27 % rhododendron in the supply, proportion in the food 48 : 5 %), and the leaves of bog whortleberry are preferred to those of bilberry (in the supply 1 : 3, in the food 3.8 : 1).

6. *Dependance from the supply.* Willow, alder and juniper are not equally distributed throughout the Aletschwald, which leads to local differences of browsing composition. The small shrubs of *Salix helvetica* are covered by snow in the course of winter and so can be important only during snowing up (tables 12, 13). Catkins and buds of alder are a preferred food, but the shrubs, growing only on slopes, may disappear in deep snow. Juniper grows mainly above the present tree line and on open places in the larch-Arolla pine forest, but it barely produces berries in our region. Its needles are an additional winter food supply of minor importance, because it becomes covered by the snow like the other dwarf shrubs (creeping ssp. *nana*). Some birches grow on the young moraines below the larch-Arolla pine forest, in an open larch-birch wood, but they are not higher than 6 m. Larger stands are only found in the NW-corner of the reserve with trees 10 to 12 m in height (see table 5; this area is not included in our investigations for safety reasons especially in winter).

The birches are frequented by the grouse only when the Ericaceae are completely covered by snow, but even then they are not exploited systematically. Hens and young cocks sometimes disappear for days or weeks from the investigated area and it is possible that they are then in the large birch stands in the NW of the reserve (max. distance

2—3 km). It seems that the adult cocks remain in the immediate surroundings of their arena and therefore can browse on birch only to a small extent, the larch being obviously a sufficient substitute. Under normal conditions young cones of Arolla pine are hardly consumed, because the supply is too low. In a winter with a large supply (e. g. 1972/73) they constitute more than half of the food and are consumed as long as possible (in 1973 until March. A calculation on page 223 shows that the cone supply could indeed suffice for 5 to 6 months).

7. *Differences between hens and cocks.* It is more difficult to observe ♀, so the available material is very small but a few differences are significant: in winter the ♀ take up more protein-rich food than the ♂ (8 ♀ with an average of 31% Arolla pine needles, 25 ♂ only 0.2%; Arolla pine needles are the 2nd most protein-rich available winter food, the catkins of alder having the highest protein content; PAULI 1971). Also before egg-laying the ♀ are searching for protein-rich food: leaves of bog whortleberry (4 ♀ in July with an average of 47%, 6 ♂ 33%, the difference not significant) and insects (4 ♀ in July showed a mean of 104 insect fragments per 100 mg of plants, 12 ♂ only 28. Insects could not be converted into fresh weight with the method employed; so they are given as the number of insect fragments, mostly ants, per 100 mg of plants to compare different groups of samples). On the other hand, the ♀ with a brood took less insects than the ♂ (3 ♀ 33 fragments, 6 ♂ 146, difference not significant) and also less leaves of bog whortleberry (3 ♀ 10%, 7 ♂ 54%), obviously because they refrain from this food supply in favour of their chicks.

8. *Discussion.* Comparing our results with those from other areas outside the Alps (fig. 7) we can find some essential parallels with the situation in the Taiga: in summer in both areas the nutrition base is formed by bilberry and bog whortleberry together with herbs, flowers and seeds; herbs and seeds seem to be of minor importance in the Alps, but the bog whortleberry is more important and also the larch needles can be considered as substitute for the herbs (figs. 1, 3). In the Taiga, where the black grouse lives in younger and birch-rich stands, there is a more complete and deeper snow cover than in the Alps, so that dwarf shrubs normally disappear completely from the supply in winter. The role of the birch in the boreal zone is taken over by the larch in the central Alps. In our area rhododendron is of some importance, above all as winter food (figs. 2, 3). The populations living on the heaths and moors of the Netherlands and northern Germany show a completely different food composition: heather when older is no longer of adequate nutritional value for black grouse and therefore they have to search for a part of their food (herbs, seeds, cereales) throughout the whole year on the adjacent cultivated areas; due to an incomplete snow cover they seldom have to browse on shrubs or trees.

9. Finally some open questions on the nutritional ecology of the black grouse are raised:

- It is possible that difficulties in winter nutrient supply exist in the northern parts of the Alps, where the tree line is formed by almost pure spruce stands, resulting in a shift of the grouse into more favourable regions.
- Perhaps the breeding success is influenced by a winter food supply of poor quality (e. g. in spruce stands).
- The nutrient supply in the plantation forests of the Taiga, which are increasing in area, should be investigated.
- It would be interesting to obtain data on the winter food composition in Siberia, where larch and birch form mixed stands.
- On heaths, the food consumed by hens with a brood (p. 231) should be compared to that of hens without youngsters and also to that of the cocks.

## RÉSUMÉ

1. Dans les Alpes, le Tétrás lyre habite surtout les forêts subalpines près de leur limite supérieure. Ce travail ayant été exécuté dans une forêt de mélèzes et d'aroles (forêt d'Aletsch, canton du Valais), ne peut servir d'exemple que pour les Alpes centrales à climat continental (= distribution du mélèze).

2. Les Tétrás n'ont plus été dérangés depuis la mise en réserve de la forêt d'Aletsch il y a 40 ans et les touristes toujours plus nombreux ne peuvent suivre que certains chemins. Ce n'est que lorsque Riederalp devint une station de sports d'hiver (1961/62) que les problèmes surgirent; par exemple la piste d'un téléski installé en 1968/69 traverse une place de parade traditionnelle au bord de la réserve et causa sa disparition. Ce fait dé-

montre que le dérangement de la réserve peut être plus grand en hiver qu'en été (v. GLUTZ, PAULI & ZETTEL 1973). Grâce aux recherches de RICHARD (1968), la végétation de la réserve est bien connue. La carte de végétation (planche 2) et les tableaux 3, 4, 7 et 8 proviennent de ce travail et montrent premièrement la végétation des strates arbustive et herbacée (dominée par la myrtille *Vaccinium myrtillus*, le rhododendron *Rhododendron ferrugineum*, l'airelle des marais *V. uliginosum* et le genévrier nain *Juniperus communis nana*; les tableaux 5 et 6 montrent qu'avant sa protection, la forêt d'Aletsch a été modifiée et éclaircie par l'homme.

3. *Méthodes.* La nourriture fut étudiée par des observations sur le terrain et par l'analyse de crottes. Un traitement approprié (v. p. 194) permet de déterminer des fragments d'épiderme dans les crottes, même lorsqu'ils proviennent d'herbes tendres. La détermination fut faite d'après des préparations de référence comprenant la plupart des plantes de la région. Le Soudan III a permis de ne colorer que la cuticule; la détermination fut possible avec les épidermes seulement et sans tenir compte des fragments durs, ce qui évite de surestimer les plantes à fragments ligneux. ZETTEL (1974) donne les caractéristiques des épidermes d'environ 90 plantes fourragères potentielles. La quantité de nourriture ingérée en poids frais fut estimée à l'aide de facteurs de calibre fournis par des préparations de référence (= simulation de la digestion par le Tétrás). Un exemple de cette conversion est donné au tableau 10 (n = nombre des fragments comptés, K = facteur de correction, déterminé par la proportion de la grandeur des épidermes dans les préparations d'analyse et de référence, U = facteur de calibre, FG = poids frais).

4. *Composition de la nourriture.* Les strates arbustive et herbacée de la forêt fournissent l'essentiel de la nourriture presque toute l'année (tableaux 12 et 13, fig. 1). Grâce au terrain accidenté un petit nombre d'éricacées demeurent accessibles même par neige épaisse (pl. 5). En hiver, les Tétrás mangent surtout des myrtilles (tiges) et des rhododendrons (jeunes feuilles et bourgeons). Ceux-ci dépassent les myrtilles en hauteur et ne sont donc pas recouverts aussi vite par la neige, ce qui se répercute sur la composition de la nourriture (tableau 14, fig. 3). Le mélèze, l'aulne, le genévrier, l'arole et les saules sont aussi consommés. Au printemps, durant une courte période les Tétrás se nourrissent principalement de mélèze (cônes en fleuraison, jeunes aiguilles, fig. 1). En été, les feuilles de l'airelle des marais et les fleurs de composées et de renouées ont plus d'importance que le rhododendron et la myrtille. En automne les baies (surtout de la myrtille, peut-être aussi de l'airelle des marais) constituent la nourriture principale. Les baies de l'airelle rouge *Vaccinium vitis-idaea* et de la camarine *Empetrum hermaphroditum* restent sur les tiges en hiver et jouent un certain rôle tant qu'elles demeurent accessibles. Les baies sont toujours complétées par des herbes ou des aiguilles de mélèze.

5. *Préférences.* Les éricacées sont préférées même en hiver (fig. 1); la myrtille est préférée au rhododendron (proportion dans l'offre 21 : 27 %, dans la nourriture 43 : 26 %). Les rameaux très durs de l'airelle des marais ne sont pas touchés, tout au plus les petits bourgeons. Les feuilles pérennes de l'airelle rouge, de la camarine et du raisin d'ours *Arctostaphylos uva-ursi* sont plutôt dédaignées, mais leurs baies recherchées. Le mélèze et l'arole sont représentés en portions égales en complément des éricacées. Lorsque les arbustes nains disparaissent sous une couche de neige, le mélèze est préféré à l'arole qui est plus fréquent (proportion des fûts 45 : 55 %, proportion dans la nourriture 43 : 6 %; v. aussi tableau 14). En été, le rhododendron est moins recherché que les airelles (dans l'offre 72 % d'airelles et 27 % de rhododendron, proportion dans la nourriture 48 : 5 %). Les feuilles de l'airelle des marais sont préférées à celles de la myrtille (dans l'offre 1 : 3, dans la nourriture 3.8 : 1).

6. *Dépendance de l'offre.* Aulnes, saules et genévrier n'ont pas une fréquence égale dans toute la forêt, ce qui amène des différences locales dans la composition de la nourriture. *Salix helvetica* peut jouer un rôle avant d'être recouvert de neige (tableaux 12 et 13). Les chatons et bourgeons d'aulnes sont aussi très recherchés, mais ces buissons, se trouvant seulement sur les pentes, peuvent disparaître sous une épaisse couche de neige pendant l'hiver. Le genévrier qui croît surtout dans les clairières et au dessus de la limite supérieure actuelle de la forêt ne produit guère des baies; ses aiguilles ont peu d'importance en hiver, parce qu'il est recouvert de neige comme les éricacées. Sur les moraines récentes en dessous de la forêt de mélèze et d'aroles apparaissent des bouleaux d'une hauteur de moins de 6 m. Un peuplement de bouleaux plus important atteignant 10 à 12 m de hauteur existe au sud-ouest de la réserve (tableau 5). Les bouleaux ne sont recherchés par les Tétrás que lorsque les éricacées sont enfouies sous la neige, mais même alors ils ne sont pas utilisés systématiquement. Les femelles et les jeunes coqs disparais-

sent parfois pour quelque temps de la région d'observation; il est possible qu'ils séjournent alors dans les grands peuplements de bouleaux au sud-ouest de la réserve. Les coqs adultes ne quittent guère les alentours de la place de parade et se nourrissent moins de bouleaux; il semble que le mélèze les remplace favorablement. Habituellement les jeunes cônes de l'arole n'ont point d'importance, parce que l'offre est trop petite. Mais lorsqu'ils abondent, ils constituent plus de la moitié de la nourriture (en 1973 ils furent disponibles jusqu'en mars, v. tableau 14). Une estimation (p. 223) montre que l'offre en cônes aurait pu suffire pour 5 à 6 mois.

7. *Différences entre femelles et coqs.* En hiver, les femelles ont ingéré plus de nourriture riche en protéine que les coqs (8 ♀ en moyenne 31 % d'aiguilles d'arole, 25 ♂ 0.2 %; les aiguilles d'arole sont la nourriture la plus riche en protéine après les chatons d'aulnes; PAULI 1971). Avant la ponte, les ♀ recherchent également une nourriture plus riche en protéine: feuilles d'airèle des marais (4 ♀ en moyenne 47 %, 6 ♂ 33 %; différence non significative) et insectes (4 ♀ en moyenne 104 fragments d'insectes par 100 mg de plantes, 12 ♂ seulement 28). En août, les femelles avec poussins ont mangé moins d'insectes que les coqs (3 ♀ en moyenne 33 fragments, 6 ♂ 146; différence non significative) et moins de feuilles d'airèle des marais (3 ♀ 10 %, 7 ♂ 54 %), probablement parce qu'elles y renonçaient en faveur de leurs poussins.

8. *Discussion.* On constate beaucoup de points communs entre nos résultats et ceux obtenus dans la taïga (fig. 7): en été, la base de l'alimentation assurée par la myrtille et l'airèle des marais est complétée par plantes herbacées (feuilles, fleurs, grains); dans les Alpes la moindre importance de ces dernières est compensée par l'airèle des marais et les aiguilles de mélèze (figs. 1, 3). En hiver, dans les forêts jeunes et riches en bouleaux de la taïga que le Tétrás lyre habite, la couche de neige empêche habituellement l'utilisation des arbustes nains. Dans les Alpes centrales le mélèze prend la place du bouleau et le rhododendron, qui manque dans la taïga, est alors très important (figs. 2, 3). Dans les landes et les marais des plaines des Pays-Bas et du nord de l'Allemagne le régime du Tétrás lyre est tout différent: la lande trop vieille n'offre pas une nourriture suffisante et de ce fait les Tétrás sont obligés de chercher un complément (herbes, grains, céréales) dans les cultures voisines.

9. Les recherches futures sur l'écologie alimentaire devraient porter sur les points suivants:

- Difficultés possibles d'approvisionnement en substances nutritives pendant l'hiver dans les zones des Préalpes où la limite supérieure de la forêt est constituée par des épicéas.
- Le succès de ponte est-il influencé par une nourriture de valeur inférieure en hiver (forêt d'épicéas)?
- Etudes des conditions de nutrition dans la taïga où les forêts exploitées augmentent en surface.
- Il serait intéressant de connaître la nourriture hivernale en Sibérie, aux endroits où le mélèze et le bouleau forment des peuplements mixtes.
- Dans les landes, comparaison de la nourriture des femelles accompagnées de poussins et de femelles sans poussins et de coqs (v. p. 231).

## LITERATUR

- ADAMS, L. (1957): A way to analyse herbivore food habits by fecal examination. Trans. N. Am. Wildl. Conf. 22: 152—159.
- ADAMS, L., W. G. O'REGAN & D. J. DUNAWAY (1962): Analysis of forage consumption by fecal examination. J. Wildl. Mgmt 26: 108—111.
- ALMASAN, H. (1970): Beitrag zur Kenntnis der Nahrung des Auerhahns während der Balzzeit. Z. Jagdwiss. 16: 7—13.
- AUER, CH. (1947): Untersuchungen über die natürliche Verjüngung der Lärche im Arven-Lärchenwald des Oberengadins. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers'wes. 25: 1—140.
- BEER, J. (1943): Food habits of the blue grouse. J. Wildl. Mgmt 7: 32—44.
- BERGMAN, S. (1944): Durch Korea. Streifzüge im Lande der Morgenstille. Zürich.
- BILLE, R. P. (1960): Le monde sauvage de l'alpe. Paris.
- (1969): Sur le comportement hivernal et les gîtes du Tétrás lyre dans les Alpes. Nos Oiseaux 30: 80—86.

- BRÜLL, H. (1961): Birkwildforschung und Birkwildhege in Schleswig-Holstein. Z. Jagdwiss. 7: 104—126.
- (1971): Studien am Birkwild im Beobachtungsrevier «Dellstedter Birkwildmoor» über 16 Jahre 1954—1969. Z. Jagdwiss. 1: 53—59.
- BUSSMANN, J. & S. GWERDER (1935): Birkwild im Urserntal. Orn. Beob. 32: 82—84.
- COUTURIER, M. (1964): Le gibier des montagnes françaises. Grenoble.
- CRICHTON, V. (1963): Autumn and winter foods of the spruce grouse in central Ontario. J. Wild. Mgmt 27: 597.
- DEMENTJEW, G. P. & N. A. GLADKOW (1952): Handbuch der Vögel der Sowjetunion. Moskau.
- DOENECKE, M. & G. NIETHAMMER (1970): Bestandsänderungen des Birkwildes und die Wandlung der Bodennutzung im westlichen Münsterland im Verlauf der letzten 100 Jahre. Z. Jagdwiss. 16: 97—115.
- DUBROWSKI, A. N. (1930): Material zum Studium der Ernährung des Birkhuhns im Polnischen Rayon des Nowgoroder Gebietes. Schr. experiment. Forstwesen CLOS, H. 5.
- DUSI, J. L. (1949): Methods for the determination of food habits by plant microtechniques and histology and their application to cottontail rabbit food habits. J. Wildl. Mgmt 13: 729—735.
- EASTMAN, D. S. & D. JENKINS (1970): Comparative food habits of red grouse in north-east Scotland, using fecal analysis. J. Wildl. Mgmt 34: 612—620.
- ELLENBERG, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Phytologie Bd. 4 (Ed. H. WALTER) Stuttgart.
- EYGENRAAM, J. A. (1957): Über die Behandlung des Birkhühnerbestandes. Z. Jagdwiss.: 3: 79—87.
- (1965): Ecologie van het Korhoen. ITBON Meded. Nr. 66.
- FIEDLER, H.-J., H. WUNDERLICH & H. HÖHNE (1967): Über den Einfluss des Baumalters und der Standortsform auf die Ausbildung und den Nährelementgehalt der Kiefernnadeln. Arch. Forstwes. 16: 609—616.
- FISCHER, F. (1966): Der Aletschwald. Z. Schweiz. Forstvereins, Beiheft Nr. 41 (79 S.).
- GARDARSSON, A. & R. MOSS (1970): Selection of food by Icelandic ptarmigan in relation to its availability and nutritive value. In WATSON, A. (Ed.): Animal population in relation to their food resources. Brit. Ecol. Soc. Symp. 10: 647—727.
- GAWRIN, W. F. (1956): Ökologie der Tetraoniden des Bjelowescher Walddickichts. Cand. Diss., Alma Ata.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5: *Galliformes* und *Gruiformes*. Frankfurt am Main.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., H.-R. PAULI & J. ZETTEL (1973): Das Birkwild im Aletschwald. In: Wald und Wild; Seminar Int. Verb. Forstl. Forsch'anstalten vom 28. 8. bis 2. 9. 1972 an der ETH Zürich. Beiheft Nr. 52 zu Z. Schweiz. Forstvereins: 249—254.
- GUGGISBERG, C. A. W. (1954): Das Tierleben der Alpen, Bd. 1. Bern.
- HAKER, M. & S. MYRBERGET (1969): Browsing by *Lyrurus tetrrix* on *Pinus mugo*. Sterna 8: 243—247.
- HÄMET-AHTI, L. (1970): A. K. CAJANDER's vascular plant collection from the Leena River, Siberia, with his ecological and floristic notes. Ann. Bot. Fenn. 7: 255—324.
- HAMMER, M., M. KOJIB & R. SPÄRCK (1958): Investigations on the food of partridges, pheasants and black grouse in Denmark. Dan. Rev. Game Biol. 3: 185—208.
- HEGG, O. (1961): Analysen von Grosswildkot aus dem schweizerischen Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung. Rev. suisse Zool. 68: 156—165.
- HESS, E. (1942): Etudes sur la répartition du mélèze en Suisse. Z. Schweiz. Forstvereins, Beiheft Nr. 20: 80 S.
- HÖGLUND, N. H. (1970): On the ecology of the willow grouse in a mountaneous area in Sweden. Proc. 8th Int. Congr. Game Biol.: 118—120.
- HULTÉN, E. (1958): The amphi-atlantic plants. Kungl. svenska vetenskapsakademiens handlingar Serie 4 Bd. 7, Nr. 1.
- IWANTER, A. W. (1963): Das Birkhuhn in Karelien. Ornitologija 6: 68—80.
- JOENSEN, A. H. (1970): The past and present status of black grouse in Denmark. Finn. Game Res. 30: 160—163.

- JONKEL, C. J. & K. R. GREER (1963): Fall food habits of spruce grouse in northwestern Montana. *J. Wildl. Mgmt* 27: 593—596.
- KAASA, J. (1959): En undersøkelse over naeringen hos orrfuglen i Norge. *Medd. Stat. viltundersøkelse* 2/4: 1—112.
- KIRCHNER, O., E. LOEW & C. SCHRÖTER (1908): *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas* Bd. 1, Abt. 1. Stuttgart.
- KRUIJT, J. P., G. J. DE VOS & I. BOSSEMA (1972): The arena behaviour of black grouse. *Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970*: 399—423.
- KUOCH, R. (1954): Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers'wes.* 30: 131—260.
- KUOCH, R. & R. AMIET (1970): Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers'wes.* 46: 159—329.
- KURTH, A., A. WEIDMANN & F. THOMMEN (1960): Beitrag zur Kenntnis der Waldverhältnisse im Schweizerischen Nationalpark. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers'wes.* 36: 221—378.
- KOSKIMIES, J. (1957): Flocking behaviour in capercaillie and blackgame. *Pap. Game Res.* 18: 2—32.
- KROTT, P. (1966): Das Schicksal eines Auerhuhngesperres. *Bonn. zool. Beitr.* 17: 53—86.
- KUC, M. (1964): A botanical analysis of excrements of the northern ptarmigan (*L. m. hyperboreus*) from Hornsund (SW Spitzbergen). *Ekol. Polska A* 12: 395—399.
- LIND, E. A. (1969): The structure of feeding fields of tetraonid birds. *Suomen Riista* 21: 40—48.
- LINDEMANN, W. (1952a): Biotopansprüche des Birkwildes. *Wild und Hund* 55: 1—3.
- (1952b): Über die Anpassungsfähigkeit des Birkwildes. *Wild und Hund* 55: 17—18.
- LINDROTH, H. & L. LINDGREN (1950): On the significance for forestry of the capercaillie feeding on pine needles. *Suomen Riista* 5: 60—81.
- LOBATSCHEW, S. W. & F. A. STSCHERBAKOW (1933): Die natürliche Ernährung des Birkhahns im Zusammenhang mit den Aufgaben der Jagdwirtschaft. *Bull. Soc. Nat. Moscou (Biol.)* 42: 42—61.
- (1936): Die natürliche Ernährung des Auerhuhns im Zusammenhang mit den Aufgaben der Jagdwirtschaft. *Zool. Journ.* 15: 307—320.
- LOOS, C. (1896/97): *Zur Ernährung unserer Vögel*. Ver. Schr. Forst-, Jagd- Naturkde. Prag.
- LOWRY, G. L. & P. M. AVARD (1965): Nutrient content of black spruce needles. *Pulp and paper res. inst. of Canada* Nr. 171.
- LÜDI, W. (1950): Die Pflanzenwelt des Aletschreservates bei Brig. *Bull. Murithienne* 67.
- MARTIN, A. C., H. S. ZIM & A. L. NELSON (1951): *American wildlife and plants*. New York.
- MARTIN, D. J. (1955): Features of plant cuticle. An aid to the analysis of the natural diet of grazing animals with especial reference to the scottish hill sheep. *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 36, 4: 278—288.
- MEUSEL, H., E. JÄGER & E. WEINERT (1965): *Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora*. Jena.
- MERCANTON, P. L. (1940): La température de l'air en forêt d'Aletsch de 1936 à 1941. *Ann. Schweiz. Meteorologischen Zentralanstalt* 77 (Anhang S. 3).
- MEYER, K. A. (1966): Frühere Verbreitung der Holzarten und einstige Waldgrenze im Kanton Wallis. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers'wes.* 31: 563—668.
- MILLER, G. R., A. WATSON & D. JENKINS (1970): Responses of red grouse populations to experimental improvement of their food. In WATSON, A. (Ed.): *Animal populations in relation to their food resources*. *Brit. Ecol. Soc. Symp.* 10: 323—336.
- MOSS, R. (1969): A comparison of red grouse stocks with the production and nutritive value of heather. *J. Anim. Ecol.* 38: 103—112.
- MÜLLER, E. (1943): Der Aletschwald als Forstreservat. *Schweiz. Naturschutz* 9: 109—117.
- (1966): Das Aletschwaldreservat. *Hespa Mitt.* 16: 2—9.
- NIKULZEW, A. P. (1968): Materialien über die Ernährung des Birkwildes im Kirowskaja-Bezirk. In KIRIKOW, S. W. & O. N. SCHUBNIKOWA: *Die Bestände der Raufhuhnhühner in der UdSSR*. Materialien der Konferenz vom 2.—4. April 1968. Moskau.
- PALLMANN, H. & P. HAFFTER (1933): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung *Rhodoreto-Vaccinietalia*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 42: 357—466.

- PAULI, H.-R. (1971): Beitrag zur Winteraktivität und Ernährungsökologie des Birkhuhns in den Alpen. Gymnasiallehrerarbeit am Zool. Inst. Univ. Bern (Mskr. 112 S.).
- (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* L. in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 247—278.
- PETERS, S. S. (1958): Food habits of the Newfoundland willow ptarmigan. J. Wildl. Mgmt 22: 384—394.
- POLDERBOER, E. B. (1942): Seasonal food preference trends of eastern grouse in Iowa as shown by dropping analysis. Iowa State Coll. J. Sci. 16: 331—335.
- PORKERT, J. (1969): Skelettreste von Kleinsäugetern in der Losung von Birkwild in der Winterperiode. Z. Jagdwiss. 15: 137—144.
- POULTON, E. B. (1907): Insect and other food of blackgame. Trans. Entom. Soc. London.
- PULLIAINEN, E. (1970): Composition and selection of winter food by the capercaillie in northeastern Finnish Lapland. Suomen Riista 22: 67—73.
- RICHARD, J.-L. (1968): Les groupements végétaux de la réserve d'Aletsch. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 51: 30 S.
- RICKLI, M. (1909): Die Arve in der Schweiz. Neue Denkschr. schweiz. nat'forsch. Ges. 44.
- RODIONOW, M. A. (1967): Über Nahrung, Mauser und Fortpflanzung der Hühnervögel in den nordwestlichen Bezirken der UdSSR. Proc. 5th Balt. Orn. Conf. Tartu 1963: 105—123.
- SARVAS, R. (1937a): Über die natürliche Bewaldung der Waldbrandflächen. Acta Forest. Fenn. 46: 1—146.
- (1937b): Beobachtungen über die Entwicklung der Vegetation auf den Waldbrandflächen Nordfinlands. Silva Fenn. 44: 1—64.
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1972): Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers'wes. 48: 197—504.
- SEISKARI, P. (1962): On the winter ecology of the capercaillie and the black grouse in Finland. Pap. Game Res. 22: 1—119.
- SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ, O. I. (1959): Die Ökologie der Birkhuhnvögel. Trudy Laplandskogo Gosudarstvennogo Sapowednika 5: 1—318. (Ins Deutsche übersetzt vom Statens Naturvetenskapliga Forskningsråd Översättningsjätten, Stockholm.)
- SOKOLOWSKI, J. (1958): Die Vögel Polens, Bd. 2. Warschau.
- SOVERI, J. (1940): Die Vogelfauna von Lammi. Acta Zool. Fenn. 27: 1—176.
- STORR, G. M. (1961): Microscopic analysis of faeces, a technique for ascertaining the diet of herbivorous mammals. Australian J. Biol. Sci. 14: 157—164.
- STREULE, A. (1973): Schäden in Gebirgsaufforstung durch das Birkhuhn. Bündnerwald 26: 249—254.
- SWANSON, G. (1940): Food habits of the sharp tailed grouse by analysis of droppings. J. Wildl. Mgmt 4: 432—436.
- TENGER, E. (1943): Zehn Jahre Aletschbann. Schweiz. Naturschutz 9: 101—107.
- TEPLOW, W. P. (1947): Das Auerhuhn im Petschora-Ilytsch-Naturschutzgebiet. Trudy Petschersko-Ilytschskogo Gos. Sapowedn. 4: 3—76.
- WALTER, H. (1968): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung, Bd. 2: Die gemässigten und arktischen Zonen. Jena.
- WATSON, A. & R. MOSS (1972): A current model of population dynamics in red grouse. Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970: 182—183.
- WEEDEN, R. B. (1969): Foods of rock and willow ptarmigan in central Alaska with comments on interspecific competition. Auk 86: 271—281.
- ZETTEL, J. (1969): Beiträge zum Tagesrhythmus und zur Nahrungsökologie des Birkhuhnes. Gymnasiallehrerarbeit am Zool. Inst. Univ. Bern (Mskr. 66 S.).
- (1972a): Zur Methodik der qualitativen und quantitativen Kotanalyse bei Tetraoniden. Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970: 711—712.
- (1972b): Nahrungsökologische Untersuchungen an Birkhühnern in den Schweizer Alpen. Vorläufige Mitteilung. Rev. suisse Zool. 79: 1170—1176.
- (1974): Mikroskopische Epidermiskennzeichen von Pflanzen als Bestimmungshilfen. Mikrokosmos 63: 106—111, 136—139, 177—181, 201—206.
- ZWICKEL, F. C. (1966): Winter food habits of capercaillie in NE-Scotland. Brit. Birds 59: 325—336.

ANHANG: Verzeichnis der Pflanzennamen <sup>1</sup>

<i>Agrostis rupestris</i>	Felsen-Straussgras
<i>Alchemilla pentaphyllea</i>	Schneetälchen-Frauenmantel
<i>Alnus incana</i>	Grau-Erle
<i>Alnus viridis</i>	Alpen-Erle, Grün-Erle
<i>Andromeda polifolia</i>	Rosmarin-Heide
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Ruchgras
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	Immergrüne Bärentraube
<i>Avena versicolor</i>	Bunt-Hafer
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	Bärlappähnliches Spitzmoos (Lebermoos)
<i>Bartsia alpina</i>	Bartschie
<i>Betula pendula</i>	Hänge-Birke
<i>Betula pubescens</i>	Moor-Birke
<i>Calamagrostis villosa</i>	Wolliges Reitgras
<i>Calluna vulgaris</i>	Besenheide
<i>Carex caryophyllea</i>	Frühlings-Segge
<i>Cetraria islandica</i>	Isländisch Moos (Flechte)
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	Alpen-Margerite
<i>Cladonia rangiferina</i>	Rentier-Flechte
<i>Crocus albiflorus</i>	Frühlings-Krokus
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Waldschmiele
<i>Dicranum scoparium</i>	Besenförmiges Gabelzahnmoos
<i>Dryas octopetala</i>	Silberwurz
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Krähenbeere
<i>Erica</i> sp.	Glocken-Heide
Ericaceen	Familie Heidekrautgewächse ( <i>Vaccinium</i> , <i>Rhododendron</i> usw.)
Ericales	Ordnung Heidekrautgewächse (zusätzlich zu den Ericaceen noch <i>Empetrum</i> )
<i>Eriophorum</i> sp.	Wollgras
<i>Euphrasia minima</i>	Zwerg-Augentrost
<i>Galium pumilum</i>	Rauhes Labkraut
<i>Gentiana purpurea</i>	Purpur-Enzian
Gramineen	Familie Süßgräser
<i>Gnaphalium supinum</i>	Niedriges Ruhrkraut
<i>Heracleum sphondylium</i>	Bärenklau
<i>Hieracium alpinum</i>	Alpen-Habichtskraut
<i>Hieracium murorum</i>	Wald-Habichtskraut
<i>Hieracium piliferum</i>	Behaartes Habichtskraut
<i>Homogyne alpina</i>	Alpenlattich
<i>Hylacomium splendens</i>	Glänzendes Hainmoos, «Stockwerkmoo»
<i>Juniperus communis nana</i>	Zwerg-Wacholder
Kompositen	Familie Körbchenblütler
<i>Larix decidua</i>	Lärche
<i>Leontodon helveticus</i>	Schweizerischer Löwenzahn
<i>Ligusticum mutellina</i>	Alpen-Mutterwurz
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Alpen-Azalee
<i>Lonicera coerulea</i>	Blaue Heckenkirsche
<i>Lotus corniculatus</i>	Wiesen-Schotenklee
<i>Luzula lutea</i>	Gelbe Hainsimse
<i>Luzula silvatica</i>	Grosse Hainsimse
<i>Luzula alpino-pilosa</i> (= <i>spadicea</i> )	Braune Hainsimse
<i>Lycopodium alpinum</i>	Alpen-Bärlapp

<sup>1</sup> Pflanzennamen nach folgenden Bestimmungsbüchern:

Blütenpflanzen: BINZ, A. (1970): Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. Basel.

Moose, Flechten: GAMS, H. Kleine Kryptogamenflora; Bd. 3: Flechten (1967), Bd. 4: Die

Moos- und Farnpflanzen (1957). Stuttgart.

<i>Melampyrum pratense</i>	Heide-Wachtelweizen
<i>Melampyrum silvaticum</i>	Wald-Wachtelweizen
<i>Myosotis</i> sp.	Vergissmeinnicht
<i>Nardus stricta</i>	Borstgras
<i>Oxalis acetosella</i>	Gemeiner Sauerklee
<i>Oxycoccus quadripetalus</i>	Moosbeere
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	Halbkugelige Rapunzel
<i>Pleurozium schreberi</i>	Rotstengelmoos
<i>Picea abies</i>	Fichte, Rottanne
<i>Pinus cembra</i>	Arve
<i>Pinus mugo</i>	Berg-Kiefer
<i>Pinus silvestris</i>	Wald-Kiefer
<i>Poa alpina</i>	Alpen-Rispengras
<i>Polygala alpestris</i>	Voralpen-Kreuzblume
<i>Polygonum bistorta</i>	Schlangen-Knöterich
<i>Polygonum viviparum</i>	Knöllchen-Knöterich
<i>Polytrichum juniperinum</i>	Wacholder-Haarmützenmoos
<i>Potentilla aurea</i>	Gold-Fingerkraut
<i>Potentilla erecta</i>	Gemeiner Tormentill
<i>Pulsatilla vernalis</i>	Pelz-Anemone
<i>Pyrola minor</i>	Kleines Wintergrün
<i>Pyrola secunda</i>	Einseitswendiges Wintergrün
<i>Ranunculus montanus</i>	Berg-Hahnenfuss
<i>Rhacomitrium canescens</i>	Graues Zackenmützenmoos
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	Rostblättrige Alpenrose
<i>Rubus idaeus</i>	Himbeere
<i>Salix grandifolia</i>	Grossblättrige Weide
<i>Salix hastata</i>	Spießblättrige Weide
<i>Salix helvetica</i>	Schweizerische Weide
<i>Salix herbacea</i>	Kraut-Weide
<i>Salix purpurea</i>	Purpur-Weide
<i>Salix reticulata</i>	Netz-Weide
<i>Salix retusa</i>	Stumpfbältrige Weide
<i>Saxifraga aizoon</i>	Trauben-Steinbrech
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	Keilblättriger Steinbrech
<i>Sempervivum montanum</i>	Berg-Hauswurz
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Sibbaldie
<i>Sieversia montana</i>	Gemeine Bergnelkenwurz
<i>Silene rupestris</i>	Felsen-Leimkraut
<i>Soldanella alpina</i>	Grosse Soldanelle
<i>Sorbus aucuparia</i>	Vogelbeerbaum
<i>Sphagnum</i> sp.	Torfmoos
<i>Taraxacum palustre</i>	Löwenzahn
<i>Thymus serpyllum</i>	Feld-Thymian
<i>Trifolium alpinum</i>	Alpen-Klee
<i>Trifolium badium</i>	Braun-Klee
<i>Trifolium pallescens</i>	Bleicher Klee
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Heidelbeere
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Moorbeere
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Preiselbeere
<i>Veronica alpina</i>	Alpen-Ehrenpreis
<i>Veronica bellidioides</i>	Rosetten-Ehrenpreis
<i>Veronica fruticans</i>	Felsen-Ehrenpreis
<i>Viola calcarata</i>	Langsporniges Stiefmütterchen