

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern

Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen

von HANS-RUDOLF PAULI, Twann

Im Rahmen der von Dr. U. GLUTZ VON BLOTZHEIM vorgehend skizzierten Problemstellung lag meinen Untersuchungen primär die Frage zugrunde, ob unter den klimatisch-meteorologischen Verhältnissen des Hochgebirgswinters für das Birkhuhn ernährungsökologisch kritische Situationen, beispielsweise in Form einer quantitativen oder qualitativen Nahrungsbeschränkung, auftreten können. Aktivitätsrhythmus, Nahrungserwerb, Ruheverhalten, brutzeitlicher und ganzjähriger Aufenthaltsraum, Biotopansprüche und Bestandsentwicklung wurden untersucht. Experimente zur Nährstoffversorgung stehen in Bearbeitung.

Mein aufrichtiger Dank gilt in erster Linie Herrn Dr. U. GLUTZ VON BLOTZHEIM, unter dessen Leitung die Arbeit entstand; seine ausgezeichneten und zielgerichteten Anregungen waren mir wegleitende Hilfe. Ein Grossteil des Materials wurde gemeinsam mit J. ZETTEL gesammelt, dem ich für seine stets grosszügige Zusammenarbeit zu herzlichem Dank verpflichtet bin. In den Dank schliesse ich all die Personen ein, die mir in irgend einer Weise beim Beobachten behilflich waren und hier nicht alle namentlich erwähnt werden können, besonders aber P. DICK, dessen in seiner Freizeit geleistete Mithilfe beim Fang der Hühner unentbehrlich war. Herrn H. BLATTER, Wildhüter, dessen Hilfsbereitschaft und Interesse an unseren Untersuchungen uns oft zu Diensten standen, danke ich insbesondere auch für das Bedienen der Wetterstation, Herrn A. BOSSERT für seine wertvollen Beobachtungsbeiträge sowie Herrn Dr. H. BURGER für die englische und Herrn R. LÉVÊQUE für die französische Übersetzung der Zusammenfassung. Meine Frau LORIANA hat für ihre Mitarbeit im Felde und für die kritische Bearbeitung des Manuskriptes besonderen Dank verdient. Der Schweizerische Bund für Naturschutz (SBN) hat mit finanzieller Unterstützung und unentgeltlichem Zurverfügungstellen der Unterkunft zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (Gesamtfläche 5 km²) umfasst das Aletschwald-Reservat (245 ha) des Schweizerischen Bundes für Naturschutz (SBN) und die angrenzenden, von der Population des Reservates bewohnten Zonen. Es hat sich für unsere Untersuchungen als geeignet erwiesen, weil es ausser einem guten Birkwildbestand günstige Beobachtungsverhältnisse aufweist, Störungen durch menschliche Einflüsse gering sind und, nicht zuletzt, weil sich eine ideale Unterkunftsmöglichkeit an der Reservatsgrenze anbot (Wildhüterhütte des SBN). Für die Beschreibung von Lage, Klima, Geologie und Vegetation verweise ich auf die entsprechenden Abschnitte in ZETTEL (1974, S. 187 und Tafeln 2, 3, 4).

Methoden

Die den Ergebnissen zugrundeliegenden Untersuchungen erstreckten sich über den Zeitraum von Frühling 1969 bis Winter 1973. Gesamthaft verbrachte ich 255 Tage im Untersuchungsgebiet, wovon 184 in den Monaten Dezember bis Mai. Dank idealer Beobachtungsverhältnisse — grosse, durch die topographischen Strukturen und den äusserst lockeren Baumbestand bedingte Beobachtungsdistanzen sowie gute Beobachtungswahrscheinlichkeit bei relativ hoher Siedlungsdichte

— können die Hühner in grossen Teilen des Reservates oft und vom Beobachter ungestört kontrolliert werden. Die Ergebnisse beruhen denn auch fast ausschliesslich auf Direktbeobachtungen.

Wichtige Informationen zur Ermittlung von Aufenthaltsort und Balzplatztreue erhielten wir durch die Beobachtung markierter Birkhühner (1971—73 26 Ex.). Gefangenen Vögeln wurde ein Haarbleichungsmittel, welches die Federn optimal ausbleicht und trotzdem deren Struktur nicht zerstört, in individuellen Streifenmustern auf Hand- und Armschwingen aufgetragen und, um den Bleichprozess im Felde zu beschleunigen, mittels eines Gaswärmestrahlers erwärmt (optimale Ausbleichung nach 5—10 min), danach wieder sauber entfernt. Die hellen Streifen stören die Hühner nicht und können mit Feldstecher oder Fernrohr auf einige 100 m (im Flug nicht immer mit Sicherheit) identifiziert werden. Die Markierung (von J. ZETTEL entwickelt, nach J. P. KRUIJT) ist vom Moment der Freilassung bis zur Mauserzeit, wenn die Hühner die Schwingen verlieren, erkennbar. Selbstverständlich wurden gefangene Birkhühner auch bringt.

I. Aktivität

Im Hinblick auf ein besseres Verständnis nachfolgender Abschnitte ist es sinnvoll, die Beschreibung von Aktivität und Ruhe voranzustellen. Die Kenntnis des tages- und jahreszeitlichen Aktivitätsmusters einer Tierart ist für die Klärung mancher ökologischer Fragen von Bedeutung. Viele Arten besitzen einen ausgesprochenen Aktivitätsrhythmus, der durch Innenfaktoren (Spontanfrequenz, «innere Uhr») und synchronisierend wirkende Aussenfaktoren (Zeitgeber) gesteuert wird (z. B. ASCHOFF 1954, 1958, 1967). Von dem wie alle unsere Rauhfusshühner dämmerungs- und tagaktiven Birkhuhn ist für Mitteleuropa eine zweigipflige Aktivitätskurve bekannt, deren beiden Maxima am Morgen und Abend durch eine mehrere Stunden dauernde Mittagsruhe getrennt sind (EYGENRAAM 1957, BOBACK & MÜLLER-SCHWARZE 1968, ZETTEL 1969).

Mit den Untersuchungen im Aletschwald wollten wir das Aktivitätsmuster von Birkhühnern einer *alpinen* Population ermitteln, wobei folgende Fragen in den Vordergrund traten: Wie äussert sich der Tagesrhythmus der gesamten Population, insbesondere im Winter? Wie ändert er sich im Jahresverlauf? Wie sind die Aktivitätsphasen einzelner Individuen aufgebaut? Können ungünstige Witterungsbedingungen und eine mögliche Einschränkung des Nahrungsangebotes den Normalablauf beeinflussen?

Die dargestellten Ergebnisse beruhen auf Direktbeobachtungen aktiver und ruhender Hühner. Bei gelegentlich aufgejagten, erst im Wegflug erfassten Individuen konnten meist indirekte Hinweise, wie Tritts Spuren, Verbiss an Pflanzen, Verteilung und Anzahl der Kotstücke (im Winter wird während der Ruhezeit im Mittel alle 11,3 min [8,9—14,1; n = 12] ein Kotstück abgegeben) und Art der Abflugstelle Auskunft über Aktivität und Ruhe geben. Während sich meine Beobachtungstätigkeit anfänglich über den ganzen Tag erstreckte, richtete sie sich später, gemäss der sich herauskristallisierenden zweigipfligen Aktivitätskurve, vorwiegend auf die aktiven Phasen und deren Anfang und Ende. Dass allfällig dadurch entstehende Ungenauigkeiten (über Mittag aktive Vögel können unvollständiger erfasst sein) nur unbedeutend sind, wird aus den nachfolgenden Ausführungen hervorgehen.

Definitionen. — Als *aktiv* werden diejenigen Birkhühner bezeichnet, die fressen, balzen oder sich sonstwie bewegen (gehen, fliegen, putzen), im Winter und Frühling, solange Aktivitäts- und Ruheorte deutlich voneinander getrennt sind, auch solche Vögel, die sich ausserhalb eines möglichen Ruheplatzes inaktiv verhalten, also ihre Aktivität für einige Zeit unterbrechen. Erst das Aufsuchen des Ruheplatzes bedeutet das Ende der Aktivitätsphase. So befindet sich ein Birkhuhn, das nach Verlassen der nächtlichen Schlafhöhle einige Zeit ruhig auf einem Arvenwipfel sitzt, bevor es zu fressen beginnt, oder ein Hahn, der am Balzplatz zwischen der Balztätigkeit vorübergehend inaktiv ist, trotzdem in der Aktivitätsphase. Seltene Zweifelsfälle wurden nicht berücksichtigt. Da bei einer derart definierten Aktivität, welche also von vorübergehenden Ruhepausen am Aktivitätsort unterbrochen sein kann, die tatsächliche Aktivitätszeit (wie sie beispielsweise bei Gefangenschaftsexperimenten im Käfig automatisch registriert wird) nicht voll zum Ausdruck kommt, versuche ich feinere Unterscheidungen bei der Besprechung individueller Aktivitätsphasen zu berücksichtigen (S. 255). Im Sommer und Herbst, wenn Aktivitäts- und Ruheorte nicht mehr eindeutig getrennt sind, können Aktivität und Ruhe an derselben Örtlichkeit ineinander übergehen (Dösen — Gefiederpflege — Picken — Ruhen usw.), so dass in diesen Jahreszeiten alle sich irgendwie bewegenden Birkhühner als aktiv gelten. — Die *ruhenden* Hühner befinden sich am Ruheplatz (Tagesruhe- oder Nachtschlafplatz), den sie bei *Aktivitätsende* aufsuchten. Im Winter und Frühling eindeutig als solcher erkannt (Schneehöhle, Ruheort in oder unter Arven und Fichten), wird er im Sommer und Herbst hingegen oft erst durch eine nachträgliche Kontrolle anhand der Kotmenge bestimmt. Es kommt gelegentlich vor, dass Vögel vor Aktivitätsende bereits recht lange inaktiv sind, wie beispielsweise jene drei Hähne, die am 1. 3. 1970 ab 17. 42 h absolut ruhig auf Lärchen sasssen und sich um 18. 34 h fast gleichzeitig in den Schnee fallen liessen und eingruben. — Mit *Aktivitätsanfang* wird derjenige Zeitpunkt bezeichnet, in welchem ein Birkhuhn seinen Schlaf- oder Ruheplatz verlässt und damit seine Aktivitätsperiode beginnt, oder, zur Hochbalz im Mai bis Mitte Juni, das Eintreffen der Hähne am Balzplatz, den sie von den Schlafplätzen aus direkt anfliegen (waren die Vögel wegen der Dunkelheit noch nicht zu erkennen, zählte das erste Zischen, das sie kurz nach der Ankunft ausstossen). — SA (Sonnenaufgang) und SU (Sonnenuntergang) in MEZ beziehen sich auf den mathematischen Horizont des Untersuchungsgebietes. Die lokalen SA- und SU-Zeiten variieren an verschiedenen Stellen innerhalb des Beobachtungsgebietes je nach Exposition und Horizontverlauf beträchtlich. Die bürgerliche *Dämmerung* (Zeitung im Freien lesbar) beginnt bei einem Sonnenstand von -6° .

1.1. Der Tagesrhythmus der Population

Aus der tageszeitlichen Aufzeichnung der Aktivität einzelner Birkhühner (Abb. 1) geht hervor, dass diese von Dezember bis Juni in zwei Phasen erfolgt. Die morgendliche Aktivitätsperiode beginnt vor oder um SA und endet im Laufe des Vormittags. Über Mittag erfolgt eine Ruhepause, während welcher nur selten einzelne Hühner aktiv sind. Im Laufe des Nachmittags beginnt die abendliche Aktivitätsphase, die (weniger deutlich als der Aktivitätsbeginn am Morgen mit dem SA) mit dem SU korreliert ist. Die Dauer der beiden Aktivitätsperioden nimmt mit wachsender Tageslänge zu. Um den Aktivitätsrhythmus der Popu-

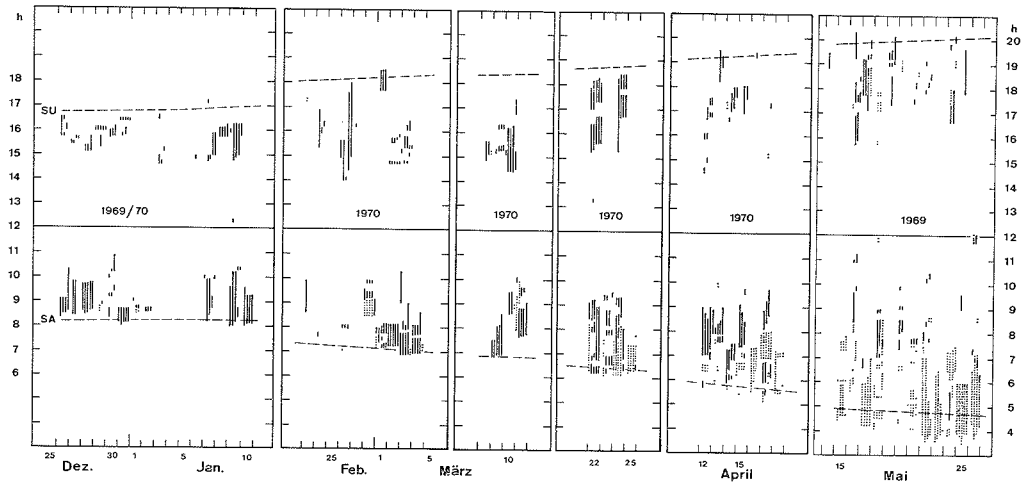


ABB. 1. Aktivität einzelner Birkhühner im Winter und Frühling 1969/70. Pro Tag sind höchstens 4 gleichzeitig aktive Hühner eingetragen. Ausgezogene Linie = aktiv ohne Balz (dasselbe Individuum solange die Linie nicht unterbrochen ist). Punktiert = balzende ♂. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. — Activity of individual grouse, winter and spring 1969/70. Solid line = activity without display, dotted line = displaying ♂, SA = sunrise, SU = sunset.

lation auch quantitativ erfassen zu können, habe ich in Abb. 2 nachfolgend beschriebene Darstellungsweise gewählt.

Der Tagesverlauf wurde in Viertelstunden unterteilt, und die Anzahl der pro Viertelstunde beobachteten aktiven Hühner für die jeweilige Beobachtungsperiode summiert. Um zu vermeiden, dass durch die ungleiche Beobachtungshäufigkeit der Aktivitätsrhythmus verfälscht wiedergegeben wird, wurde die Summe durch die Anzahl Beobachtungsviertelstunden geteilt und die sich daraus ergebende Anzahl aktiver Hühner pro Beobachtungsviertelstunde in der Abb. 2 über der entsprechenden Tageszeit aufgetragen. Weil bei Darstellung kleiner Intervalle Zufälligkeiten und individuelle Unterschiede zu stark ins Gewicht fallen und ein unklares Bild der Haupttendenzen ergeben, habe ich je Aktogramm längere Beobachtungsperioden (auch aus zwei verschiedenen Jahren) zusammengefasst. Gründe für die durchwegs häufigeren Vormittagsbeobachtungen sind darin zu suchen, dass am Morgen alle Hühner in einem kleineren, bekannten Intervall ihre Aktivität entfalten und deshalb leichter erfasst werden können, und dass sie mit fortschreitender Jahreszeit durch die morgendliche Balz besonders auffallen und konzentriert nahe der Balzplätze beobachtet werden können.

In der Übersicht über die Monate Dezember bis Mai (Tab. 1) wurden bei der zeitlichen Abgrenzung der Aktivitätsphasen die isoliert auftretenden aktiven Individuen vernachlässigt. Solche Einzelaktivitäten sind natürlich zu erwarten. Sie treten spontan, oder wenn beispielsweise ein Hahn durch eine benachbarte Henne «trotz Mittagspause» zum Balzen angeregt wird, oder nach Störungen am Ruheplatz auf. Am Morgen und im Winter ist die Abgrenzung klar, am Nachmittag und insbesondere gegen den Frühling wegen der grösseren Streuung der individuellen Aktivität nicht immer eindeutig zu ziehen (so z. B. Nachmittagsaktivität im April, vgl. Abb. 1). Da die Differenz zwischen dem Sonnenaufgang des ersten und letzten Tages einer Beobachtungsperiode im Winter klein (beispielsweise vom 26. 12.—10. 1. etwa 3 min) in den folgenden Monaten wesentlich grösser ist (32 min vom 23. 2.—11. 3., 22 min vom 16.—27. 3., 39 min vom 1.—18. 4., 13 min vom 14.—26. 5.) verschiebt sich der am Morgen mit dem SA in Beziehung stehende Aktivitätsbeginn während der Beobachtungsperiode entsprechend, wodurch die Streuung der Aktivitätsanfänge auf den Aktogrammen (Abb. 2) grösser und die Aktivitätsphasen

TABELLE 1. Lage und Dauer der Aktivitätsphasen der Birkhuhnpopulation des Aletschwald-Reservates von Dezember bis Mai. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang, jeweils in der Mitte der Beobachtungsperiode.

Beobachtungs- periode	Morgen			Abend		
	SA	Aktivitäts- phase	Dauer	SU	Aktivitäts- phase	Dauer
26. 12. 69—10. 1. 70	08.12	07.45—11.00	3h15min	16.47	14.30—16.45	2h15min
26. 12. 72— 5. 1. 73	08.12	07.30—11.00	3h30min	16.46	15.15—17.30	2h15min
23. 2. 70—11. 3. 70	07.05	06.30—10.30	4h00min	18.16	14.00—18.45	4h45min
16. 3. 69—27. 3. 69	06.30	05.45—10.15	4h30min	18.41	15.15—19.00	3h45min
22. 3. 70—25. 3. 70						
1. 4. 69— 7. 4. 69	05.51	05.00—10.30	5h30min	19.00	14.30—19.30	5h00min
11. 4. 70—18. 4. 70						
14. 5. 69—26. 5. 69	04.47	03.30—10.00	6h30min	20.02	15.45—20.45	5h00min
15. 5. 70—20. 5. 70						

etwas länger erscheinen (ab März etwa $\frac{1}{4}$ h) als dies für einzelne Tage tatsächlich zutrifft. Weil Erst- und Letztbeobachtungen innerhalb des angegebenen Viertelstundenintervalls liegen, dürfte die tatsächliche Dauer einer Aktivitätsphase im Mittel wohl noch einmal ungefähr 15 min kürzer sein. Entsprechende Überlegungen gelten für SU und Aktivitätsende am Abend.

Die Tagesperiodik der Aletschwald-Population kann nun nach Abb. 2 und Tab. 1 wie folgt quantifiziert werden: Die morgendliche Aktivitätsphase verlängert sich von ungefähr $3\frac{1}{4}$ Stunden im Dezember/Januar allmählich auf das Doppelte im Mai, ebenso die in der Regel kürzere zweite Aktivitätsphase von $2\frac{1}{4}$ auf 5 Stunden. (Die aus dem Rahmen fallende extrem lange Dauer der Nachmittagsaktivität vom 23. 2. — 11. 3. 1970 kam durch die sehr starke Streuung der individuellen Aktivität, besonders durch die extrem frühen Aktivitätsanfänge einerseits, s. S. 254 f., und die späten Aktivitätsenden von drei Hähnen andererseits, s. S. 249, zustande). Im Dezember/Januar beträgt die gesamte Tagesaktivität der Aletschwaldpopulation ungefähr $5\frac{1}{2}$ Stunden gegenüber $18\frac{1}{2}$ Stunden Ruhezeit, im Mai hingegen $11\frac{1}{2}$ gegenüber $12\frac{1}{2}$ Stunden. Das mittwinterliche Aktivitäts- zu Ruhezeit-Verhältnis von 1 : 3 verschiebt sich allmählich — zugunsten der aktiven Perioden — zu einem solchen von annähernd 1 : 1 im Mai. Die Tagesrhythmik ist also zur Zeit der kürzesten Tage im Dezember/Januar durch extrem kurze Aktivitätsphasen und entsprechend ausgedehnte Ruheperioden gekennzeichnet. Die biologische Zweckmässigkeit dieser Erscheinung wird auf S. 270 ff. diskutiert.

Der morgendliche *Aktivitätsanfang* (Abb. 3, 4) erfolgt von Dezember bis April meist in der Dämmerung, genauer von ungefähr 30 (—40) min *vor* bis *zu* SA, seltener bis ungefähr 20 min *nach* SA. Vor der Hochbalz beginnt sich die Ankunft der Hähne am Balzplatz innert relativ kurzer Zeit deutlich vorzuzulagern. Die Vorverschiebung des Aktivitätsanfangs, die nach bisherigen Beobachtungen in schneereichen Frühjahren später (1970 gegen Mitte Mai) als bei früher Ausaperung (1973 Anfang Mai, eventuell sogar Ende April) einsetzt, erreicht ihren Höhepunkt Ende Mai-Anfang Juni während und nach der Hauptpaarungszeit. Am frühesten erscheinen dann die Hähne in klaren Vollmondnächten am Balzplatz, beispielsweise am 29. Mai 1973 um 02.55 h, 105 min vor SA, was einer Sonnentiefe von -14° entsprach (auf der Alpensüdseite frühester Balzbeginn

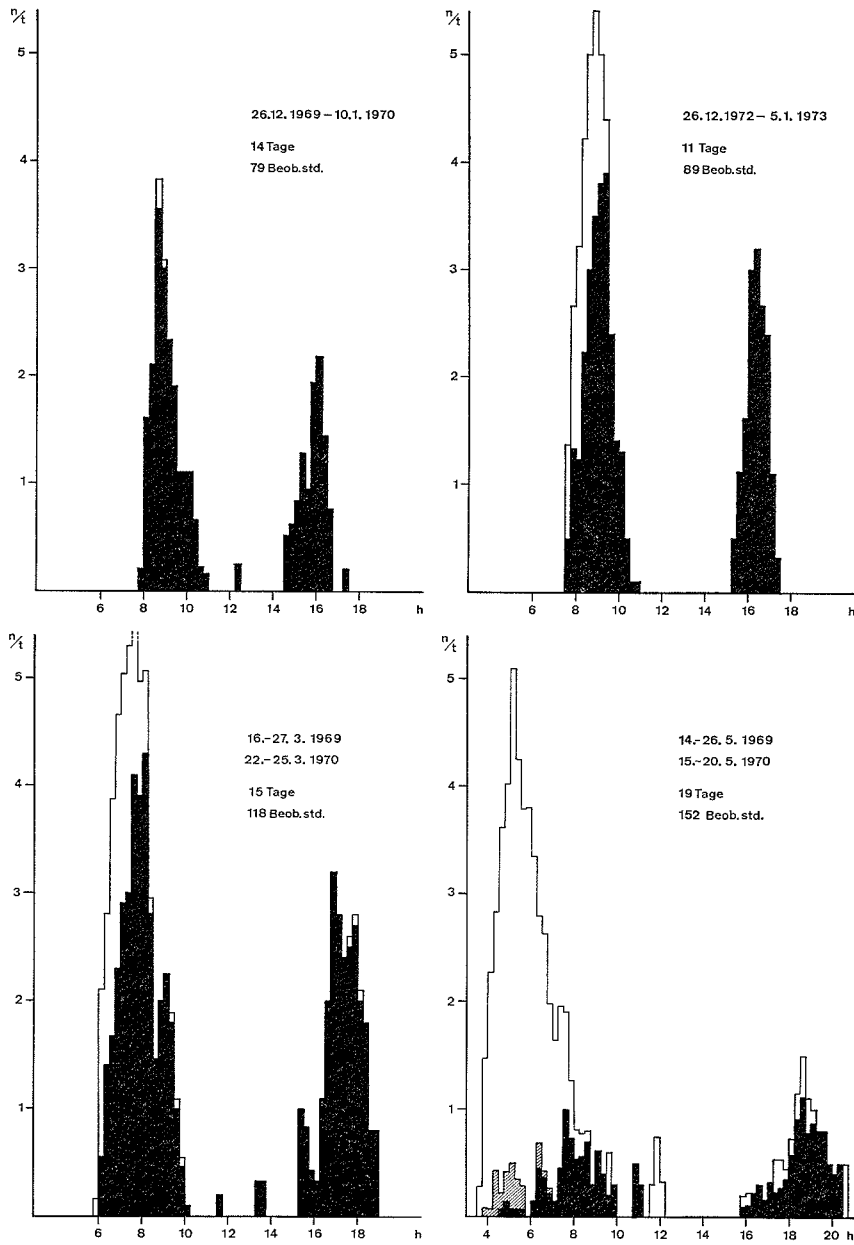


ABB. 2. Aktivitätsrhythmus der Birkhuhnpopulation des Aletschwaldes. Dargestellt ist die Anzahl aktiver Hühner pro Beobachtungsviertelstunde (n/t) während der angegebenen Beobachtungstage. Weiss = balzende ♂, schraffiert = ♀ am Balzplatz, schwarz = übrige Aktivität. — Activity patterns of the Black Grouse population. Represented is the number of grouse active per unit of fifteen minutes of observation (n/t). White area = displaying ♂, hatched area = ♀ on the arena, black area = other activities.

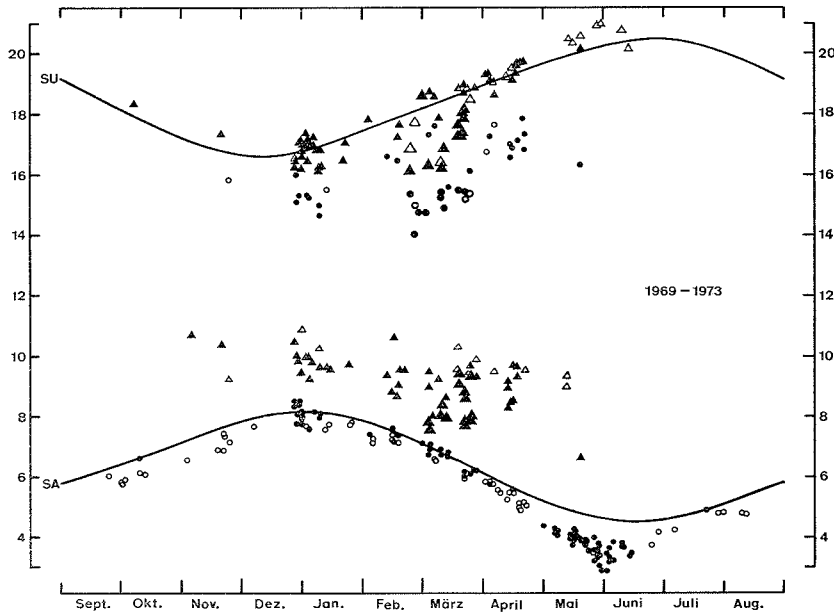


ABB. 3. Aktivitätsanfang und -ende im Jahresverlauf. Ausgefüllter Kreis = Aktivitätsanfang, offener Kreis = wahrscheinlicher Aktivitätsanfang, ausgefülltes Dreieck = Aktivitätsende, offenes Dreieck = wahrscheinliches Aktivitätsende. Für Ende Februar und den Monat März sind die entsprechenden Zeichen grösser dargestellt (siehe Hinweis S. 254 f.), ausgenommen der morgendliche Aktivitätsbeginn. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. — Onset and end of activity in the course of the year. Solid circle = onset of activity, open circle = probable onset of activity, solid triangle = end of activity, open triangle = probable end of activity. Symbols concerning the end of February and the month of March are larger (except for onset of activity at dawn). SA = sunrise, SU = sunset.

anfangs Juni um 02.45 h; BARELLI 1972). Im Laufe des Juni verschieben sich die Aktivitätsanfänge wieder zurück in die Dämmerung, die jetzt etwa 40 min vor SA einsetzt. Während der intensiven Herbstbalz im Oktober und November fallen die Hähne oft erneut, jedoch nur wenig vor Dämmerungsbeginn (oder ca. 40 min vor SA) an den Balzplätzen ein. Die Verhältnisse sind vergleichbar mit denjenigen Südschwedens, wo HJORTH (1968) die Abhängigkeit des Balzbeginns von der Helligkeit untersuchte, mit dem Unterschied, dass dort die Vorverschiebung, beeinflusst von der entsprechend früheren Ausaperung, bereits in der ersten Aprilhälfte (in Finnland um den 20. April, KOIVISTO 1965) einsetzt. Je höher die Balzintensität der Hähne, umso niedriger war die beim morgendlichen Balzbeginn registrierte Helligkeit: minimal zur Paarungszeit um 0,02 Lux, später bis Anfangs Juni unter weiterhin anhaltend hoher Balzstimmung um 0,1 Lux. Im August erschienen sie erst wieder mit Dämmerungsbeginn bei 0,5 Lux am Balzplatz.

Am Nachmittag streut der Beginn der Aktivität in einem viel breiteren Zeitraum als am Morgen. Dazu tragen nicht nur Schwankungen zwischen verschiedenen Tagen — möglicherweise durch meteorologische Faktoren mitbeeinflusst

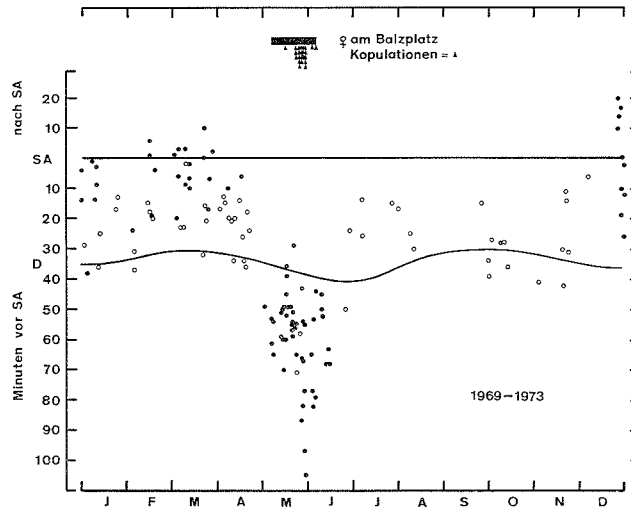


ABB. 4. Morgendlicher Aktivitätsanfang in bezug zum Sonnenaufgang (SA) im Winter und Frühling der Jahre 1969—73. Signaturen wie in Abb. 3. D = Dämmerungsbeginn. Der schwarze Balken bezeichnet die Periode, während der die ♀ am Balzplatz erschienen, jedes Dreieck eine Kopulation. — Onset of activity at dawn in relation to sunrise (SA). Symbols as in Fig. 3. D = onset of dawn, black bars = period during which females appeared on the arena, triangles = copulations.

— sondern vor allem sehr starke individuelle Unterschiede bei. Während die Birkhühner ihre Schlafplätze am Morgen meist innerhalb 10 bis 20 min verlassen, werden am Nachmittag Abweichungen bis zu 2 Stunden notiert. Die grössere Nachmittagsstreuung ist einerseits schon durch das Fehlen eines Zeitgebers (wie das Einsetzen der Dämmerung am Morgen) zu erwarten. Andererseits sind die grösseren Unterschiede am Nachmittag vermutlich auch hungerabhängig, je nach Dauer, Verlauf und Ende der Aktivität am Morgen (vgl. S. 271).

Das *Aktivitätsende* am Abend ist weniger eng mit dem SU korreliert als das morgendliche Einsetzen der Aktivität mit dem SA. Meist erfolgt das Aufsuchen des Schlafplatzes um SU oder in der Dämmerung, am spätesten zur Zeit der Hochbalz im Mai/Juni (am 27. Mai 1972 um 21.00 h, also 48 min nach SU), im Winter aber oft vor SU, am extremsten im März 1970, als Vögel ihre Schlafplätze zu einer Zeit aufsuchten, zu welcher sie in andern Jahren die Höhlen oft erst verliessen (16.00—17.30 h).

Am Vormittag gehen die Hühner an den kürzesten Tagen im Dezember/Januar bevorzugt zwischen 9.00 und 11.00 h, später zwischen 8.00 und 10.00 h zur Ruhe. Dass Aktivitätsenden am gleichen Tag stark streuen können, ist wiederum von individuellen Unterschieden in der «Gestaltung» der Aktivitätsphasen abhängig. Während beispielsweise einige Hähne im März und April vorerst ausdauernd balzen, fressen andere und gehen gesättigt zur Ruhe, wenn erstere erst zu fressen beginnen (Abb. 5).

Einsetzen und Beenden der Aktivitätsphasen Ende Februar und im Monat März 1970 — der schneereichsten Periode in den Untersuchungsjahren — unterscheiden sich auffällig von den übrigen Märzdaten: frühe Aktivitätsenden am

Morgen (zwischen 07.30 und 09.00 h), früher Aktivitätsbeginn am Nachmittag (14.00—15.30 h) und wiederum frühes Beenden der Aktivität (16.00—17.30 h, also ungefähr 1 bis 2 Stunden vor SU) am Abend (Abb. 3). Auf diese Erscheinung wird nach der Darstellung weiterer Fakten erst in der Diskussion eingegangen (S. 271).

1.2. Der Aufbau der Aktivitätsphasen einzelner Individuen

Wichtiger als der Tagesrhythmus der Population und für das Verständnis seiner Zweckmässigkeit bedeutsamer sind Dauer und Aufbau der Aktivitätsphasen des einzelnen Vogels. Ich habe mich bei der Unterscheidung der Aktivitätsformen auf Aktivitätsanfang, Äsung, Äsungsunterbrechung (z. B. durch Inaktivität, Ortsverschiebungen oder andere Aktivitäten), Balz, Aktivitätsende und Ruhe beschränkt. Von besonderem Interesse war von unserer Problemstellung her die Frage nach dem pro Aktivitätsphase benötigten Zeitbedarf für den Nahrungserwerb, das heisst dem Anteil der Äsung an der Gesamtaktivität. Die *effektive Äsungszeit* konnte bei Dauerbeobachtung einzelner Individuen so gemessen werden, dass die von Äsungsbeginn bis -ende auftretenden Unterbrechungen von mehr als 1 min subtrahiert wurden. Über die tatsächlich aufgenommene Nahrungsmenge vermag diese effektive Äsungszeit jedoch keinen Aufschluss zu geben, da weder Äsungsintensität noch Art der Nahrung berücksichtigt werden konnten. Versuche, erstere mittels einer Stoppuhr und eines Handzählers — Anzahl Pickbewegungen pro Zeiteinheit — zu ermitteln, waren aus technischen und methodischen Gründen nicht erfolgreich.

Obwohl die durchgehende Kontrolle ganzer Aktivitätsphasen einzelner, individuell kenntlicher Individuen relativ selten gelang, können zahlreiche Teilbeobachtungen doch Gesetzmässigkeiten und «Gestaltungsmöglichkeiten» von Aktivitätsphasen vermitteln. Beispiele aus den verschiedenen Monaten sollen den allgemeinen Aktivitätsverlauf illustrieren und individuelle Unterschiede aufzeigen (graphisch dargestellt für den Monat März 1970 in Abb. 5). Wie schon MERCANTON (1940) gezeigt hat, sind die hochwinterlichsten Verhältnisse nicht in den durchschnittlich kältesten Monaten Dezember und Januar zu finden (s. Tab. 1 und 2 bei ZETTEL 1974). Auch während der Beobachtungsjahre lag in den Monaten Februar und März mehr Schnee, besonders 1970, als eine mehr als 2 m mächtige Schneedecke sämtliche Bodenvegetation zudeckte und gleichzeitig tiefe Temperaturen herrschten. Die unter diesen ausgeprägten Winterbedingungen extrem reduzierte Aktivität soll deshalb zuerst besprochen werden. Es folgt dann die Darstellung des Aktivitätsverlaufes während der Mittwintermonate November bis Januar, die sich durch kleinere Schneemengen und somit ein — wenn auch begrenztes — Angebot an Bodenpflanzen auszeichneten. Zuletzt wird der «Winteraktivität» jene des Monats Mai, welche durch die Hochbalz geprägt ist, gegenübergestellt (mit Übergangszeit im April).

Während der extrem kurzen Aktivitätszeiten um 1 bis 2 Stunden, in den schneereichen Monaten *Februar* und *März* 1970, verhielten sich die meisten Birkhühner wie folgt: Nach dem Verlassen der Schneehöhlen flogen sie — oft nur wenige Meter weit — die nächste Lärche an, frassen dort mit kurzen Unterbrechungen intensiv und gruben sich dann neben der Lärche wieder in den Schnee ein. Ortsverschiebungen waren also auf ein Minimum reduziert, und die Aktivitätsphasen dienten fast ausschliesslich dem etwa 1 Stunde dauernden

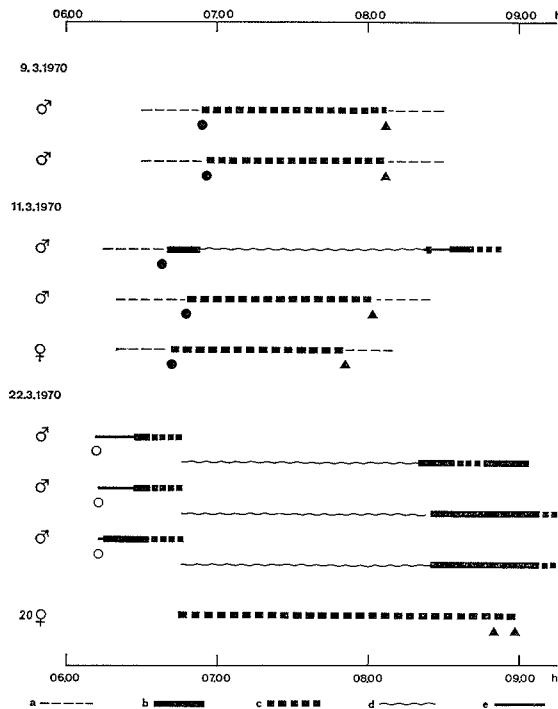


ABB. 5. Aktivitätsphasen einzelner Birkhühner im März 1970. Aktivitätsanfang und -ende wie in Abb. 3 bezeichnet. a = am Ruheplatz in Schneehöhle, b = Äsung, Dauerbeobachtung, c = Äsung, keine Dauerbeobachtung, sondern periodische Kontrolle der Individuen, d = balzende ♂, e = Aktivität ohne Äsung oder Balz. Die Versetzung der Zeile nach unten am 22. 3. bedeutet, dass die Fortsetzung nicht unbedingt zum entsprechenden vorangehenden Teil der Aktivitätsphase gehört, da die 3 ♂ nicht individuell kenntlich waren und nach einer Verschiebung neu bezeichnet werden mussten. — *Periods of activity of individual Black Grouse. Symbols for onset and end of activity as shown in Fig. 3. a = roosting in burrows, b = browsing, consistent observation, c = browsing, no consistent observation, d = displaying ♂, e = other activities.*

Nahrungserwerb. (Dass aber auch bei ausschliesslicher Bodenäsung unter äusserster Reduktion der Ortsverschiebungen und kaum unterbrochener Äsung kurze Aktivitätsphasen von weniger als 1 Stunde resultieren können, zeigt das Beispiel vom 18. 2. 1973, s. unten.) Als Folge unterschiedlicher Balzaktivität können in diesen Monaten jedoch erhebliche individuelle Abweichungen auftreten: Die Aktivitätsphasen balzender Hähne sind wesentlich länger als diejenigen nicht-balzender und der Hennen (Abb. 5). Lange, über 3 Stunden dauernde Aktivitätsphasen werden bei nichtbalzenden Individuen selten registriert (Beispiel 26. 2. 1970).

3. 2. 73 1 ♂: Aktivitätsphase von 16.40—17.50 h, also 70 min.
15. 2. 73 Aktivitätsbeginn von 2 ♂ und 1 ♀ 07.34—07.39 h.
Bezug von Höhlen kurz vor 08.50 h. Aktivitätszeit etwa 75 min.
18. 2. 73 1 ♂: steigt 16.28 h aus Höhle. Bodenäsung einige m neben Höhle an einer wenige m² grossen, aperen, alpenrosenbestandenen Fläche. Um etwa 17.15 h Bezug der Nachthöhle in der Nähe. Aktivitätszeit etwa 47 min.
19. 2. 73 4 ♂: 07.23 bis 09.05 h, also 102 min aktiv.
26. 2. 70 1 ♂, den ich erst nach Aktivitätsbeginn entdeckte, äste von 14.25 bis 17.39 h mit sehr grossen Unterbrechungen auf Lärchen, so dass bei einer beobachteten Aktivität von 194 min nur ungefähr 50 min auf Äsung entfielen.
4. 3. 73 7 ♂: 17.20 bis 18.46 h, 86 min aktiv.
7. 3. 73 1 ♂: 17.37 bis 18.35 h, 58 min aktiv.
18. 3. 70 1 ♀: fliegt um 15.30 h von Höhle auf benachbarte Lärche, frisst dort mit Unterbrechungen, landet 17.22 h neben Lärche im Schnee und gräbt sich ein. Aktivitätszeit 112 min.

Bereits im *November* sind die Aktivitätsphasen der einzelnen Individuen deutlich begrenzt. Sie dauern am Vormittag 2 bis 3 1/2 Stunden (am längsten, wenn gebalzt wird), am Nachmittag um 2 Stunden.

20. 11. 70 2 ♂: Ab 06.45 h aktiv. Wenig intensive Äsung. 08.20—08.39 h am Balzplatz, fressen dann auf Lärchen und am Boden. Beziehen Ruheplatz um etwa 10.25 h. Ungefähr 210 min aktiv.
 20. 11. 70 2 ♂ ab 15.15 h bis 17.20 h, also 125 min aktiv.
 23. 11. 70 6 ♂: ab 07.09 h Aktivitätsbeginn. Einer ist von 07.11—07.24 h ruhig auf Lärche, frisst dann 3 min und ist von 07.27 bis 07.57 h wieder inaktiv. Frisst dann mit den andern in Erlen und am Boden. Die ♂ beziehen ungefähr um 09.15 h die Ruheplätze. Gesamtaktivität um 126 min.

In den Monaten *Dezember* und *Januar* herrschten nie wie für Februar/März 1970 beschriebene, extreme Schneesverhältnisse. Es lagen immer noch von den Hühnern zu Fuss aufgesuchte, apere Stellen frei. Die Vögel verliessen am Morgen ihre Höhlen und begannen sofort, oder nachdem sie einige Zeit ruhig gesessen, vorerst meist auf Bäumen zu fressen. Phasen aktiver Äsung wechselten mit Perioden absoluter Inaktivität unregelmässig ab. Nach erfolgter Nahrungsaufnahme (vermutlich wenn der Kropf gefüllt war) gruben sich die Vögel wieder in den Schnee ein. Balz trat nur sporadisch auf. Die Aktivitäten waren, wie übrigens während des ganzen Winters, innerhalb der Gruppen koordiniert. Ähnlich verlief die nachmittägliche Aktivitätsphase.

Die Gesamtaktivität einzelner Individuen oder von Gruppen dauert demnach im Mittwinter am Morgen ungefähr 1 1/2 bis 2 1/2 Stunden (längere Aktivitätszeiten bis zu 3 Stunden weisen balzende ♂ auf), am Nachmittag etwa 1 bis 2 Stunden. Davon wird pro Aktivitätsphase ungefähr 1 Stunde für effektive Äsung benötigt. Die restliche Zeit wird inaktiv verbracht oder zu Ortsverschiebungen, meist zu Fuss an apere Stellen, genutzt. Der Vergleich mit den Verhältnissen im Februar/März 1970 zeigt, dass die Birkhühner im Dezember/Januar bei ungefähr gleicher effektiver Äsungsdauer etwas mehr Zeit für den Nahrungserwerb benötigen, was wohl vorwiegend auf die zeitraubendere Nutzung des Bodennahrungsangebotes zurückzuführen ist. Es ist zu erwarten, dass in schneereichen Mittwintermonaten die Aktivität wie im Februar/März 1970 verläuft.

28. 12. 72 4 ♂: Aktivitätsbeginn 07.52—07.55 h, -ende 10.00—10.05 h, Aktivitätszeit um 130 min.
 29. 12. 72 2 ♂: 15.45 bis 17.05 h, 80 min aktiv.
 30. 12. 72 2 ♂: Um 07.46 h Flug von Höhle an Balzplatz, wo sie bis gegen 09.00 h bleiben. Fressen danach bis ungefähr 10.00 h, Aktivitätszeit um 134 min.
 31. 12. 72 Von 11 beobachteten ♂ fliegt der erste bei Aktivitätsbeginn um 07.30 h an den Balzplatz; 07.37 h sind schon 3 dort, wo sie bis 09.01 h bleiben; fressen dann mit Unterbrechungen, die beiden letzten bis 10.28 h bzw. 10.32 h, Aktivitätszeit offenbar durch Balz auf etwa 3 Stunden (180 min) verlängert.
 3. 1. 73 5 ♂: Aktivitätsbeginn 15.20—15.30 h, vergraben sich um 16.28 h, Aktivitätszeit etwa 60 min.
 4. 1. 73 4 ♂: Aktivitätsbeginn 07.35 h. Flug zum Balzplatz. Ab 08.20 (—08.42 h) Nahrungserwerb. Zwischen 10.00 und 10.15 h Bezug der Schlafhöhlen. Aktivitätszeit um 150 min.
 9. 1. 70 1 ♂: Aktivitätsbeginn 07.58 h, -ende 09.38 h; 100 min aktiv, davon 42 min fressend.
 1 ♂: 14.40 bis 16.20 h, also 100 min aktiv, davon 53 min fressend.

Im *April* erfolgt allmählich der Übergang vom «Winterverhalten» zu dem vor allem durch Territorialität und Sexualität geprägten Verhalten des Monats

Mai. Dies äussert sich darin, dass Aktivitätsphasen nicht mehr wie in den vorangegangenen Monaten von einer intensiven, «Zeit und Bewegung sparenden» Äsung geprägt, sondern unregelmässiger und vielseitiger aufgebaut und somit zeitlich länger werden. Die Hühner sind jetzt mobiler und können beim Äsen am Boden grössere Strecken (einige 100 m) zurücklegen — wenn sie beispielsweise «wählerisch» die aperen Flecken absuchen. Während der Äsung werden nun auch grössere Pausen eingeschaltet, in welchen die Vögel «herumschauen», dösen oder etwas Gefiederpflege betreiben. Die Hähne kommen häufig, aber immer noch unregelmässig und meist erst einige Zeit nach Aktivitätsbeginn zu den Balzplätzen. Balzäusserungen lassen sich ab und zu auch über Mittag vernehmen. Die Aktivitätszeit einzelner Vögel oder von ♂-Gruppen umfasst nun am Morgen 2 1/2 bis 4 Stunden — bei ausgeprägter Balz gelegentlich etwas mehr —, am Nachmittag ungefähr 2 Stunden. Die effektive Äsungszeit beträgt bei einzelnen Individuen (nur Nachmittags-Messungen) 1—2 Stunden.

3. 4. 69 1 ♀: Beginnt bei Aktivitätsanfang um 17.12 h zu fressen (an einer aperen Fläche von $3 \times 3 \text{ m}^2$). 19.18 h Abflug (vermutlich zum Ruheplatz). Von 126 min beobachteter Aktivität hat sie während ungefähr 61 min gefressen.
1 ♂: An derselben Stelle, aktiv ab 17.33 h, Ruheplatzbezug um 19.19 h. Bei 106 min beobachteter Aktivität 64 min fressend.
14. 4. 70 1 ♂ beginnt um 05.35 h nahe des Schlafplatzes zu kullern. Gesellt sich dann um 05.47 h zu anderen, bereits auf Bäumen fressenden Hähnen. Die Fressaktivität wird oft durch Balzäusserungen, Gefiederpflege, Inaktivität, kleinere Platzwechsel unterbrochen. Zwischen 08.17 und 08.30 h beziehen die Vögel ihre Schneehöhlen. Aktivitätszeit um 180 min.
15. 4. 70 Gruppe von 4 ♂. Aktivitätsbeginn 05.28 h. Gelegentliche Balzäusserungen zwischen Äsungsperioden. Bezug der Ruheplätze zwischen 09.02 und 09.05 h. Aktivitätszeit ungefähr 210 min. Am Nachmittag verlässt einer der Hähne seine Höhle um 16.55 h. Bis zum Aktivitätsende um 19.05 h frisst er während 111 min auf einer Lärchengruppe.
17. 4. 70 Gruppe von 3 ♂. Ab 05.10 h aktiv, fressen die Hähne bis 06.24 h praktisch jedoch nichts. Um 06.47 h Flug zum Balzplatz, den sie um 07.55 h wieder verlassen. Nach erfolgter Äsung beziehen 2 ♂ um 09.18 und 09.44 h die Ruheplätze unter Fichten, waren also mehr als 4 Stunden aktiv. (Ein ♂ verliess nach mehr als 7 Stunden Mittagsruhe den Ruheplatz um 17.10 h.)
20. 4. 73 5 ♂ werden um 17.52 h, ein ♀ um 17.55 h aktiv. Nach 66 min sucht die Henne den Ruheplatz um 18.58 h, der letzte ♂ erst nach 111 min um 19.43 h auf.

War die Aktivität im Winter weitgehend durch den Nahrungserwerb bestimmt, tritt im *Mai* bei den Hähnen die Balz in den Vordergrund. Ein Beispiel vermag den «Normalablauf» einer morgendlichen Aktivitätsphase zur Hochbalz gut zu illustrieren: Am 28. 5. 73 flogen zwei Hähne um 03.24 h aus ihren Schlafbäumen (Arven) direkt an den Balzplatz. Um 03.30 h waren bereits vier Hähne dort. Die zunächst intensive Balz (drei Paarungen von 04.42 bis 05.25 h; Anwesenheit der Hennen siehe unten) flaute gegen 06.00 h ab, die Hähne verliessen allmählich den Balzplatz, die drei letzten um 06.57 h. Zwei bis Aktivitätsende durchgehend beobachtete Hähne ästen dann auf Lärchen, dösten und trieben Gefiederpflege. Um 07.48 h flogen sie zu Boden, marschierten von Zeit zu Zeit herum, pickten hie und da etwas auf oder sassen einfach ruhig. Um ungefähr 09.15 h bezogen sie in der Zwergstrauchvegetation einen Ruheplatz. Von der etwa 5 3/4 Stunden (345 min) langen Gesamtaktivitätszeit fielen ungefähr 60 % auf die Balz, 40 % auf Äsung, wobei von den 138 min aber nur ein kleiner Teil für effektive Äsung verwendet wurde. — Am 19. 5. 70 um 03.55 h, Ankunft eines Hahnes am Balzplatz. Verliess ihn um 06.21 h und begann am

Südhang am Boden zu fressen. Grosse Ortsverschiebungen. Bezog Ruheplatz unter Fichte um 08.40 h. Balz 51 %, Äsungsaktivität 49 %, total um 4 $\frac{3}{4}$ Stunden aktiv. — Vom Nachmittag liegen keine Beobachtungen vollständiger aktiver Phasen vor, doch wurden zweimal effektive Äsungszeiten von minimal 60 min (1 ♂ am 16. 5. 69, bei einer beobachteten Aktivitätszeit von 65 min) und 71 min (1 ♀ am 25. 5. 69, erfasste Aktivitätszeit 108 min) auf Lärchen beobachtet.

Die Hennen erscheinen nur kurze Zeit am Balzplatz (z. B. am 28. 5. 73 von 04.25—05.25 h) und gehen dann auf Nahrungssuche. Leider liegen zur effektiven Äsungszeit der Hennen nur wenig Beobachtungen vor. Immerhin könnten der im Vergleich zu den Hähnen früher einsetzende Äsungsbeginn sowie wenige Beobachtungen aktiver Hennen nach dem Aktivitätsende der Hähne (wiederum am 28. 5. 73 eine Henne um 09.58 h an einem Ameisenhaufen, eine andere um 10.38 h an einer Ameisenstrasse) Hinweise dafür sein, dass die von den Hennen für den Nahrungserwerb benötigte Zeit gegenüber derjenigen der Hähne länger ist (ein möglicher Unterschied, der noch zu untersuchen bleibt).

Im Juni flaut die Balz allmählich ab, die Hennen brüten; die Birkhühner leben jetzt verborgener. Ab Juli Mauserzeit, Hennen Junge führend.

Die *Sommer- und Herbstaktivität* wurde nicht untersucht, doch weisen Gelegenheitsbeobachtungen von Juli und August darauf hin, dass Aktivitäts- und Ruhephasen nicht mehr streng unterteilt sind und die Äsung immer wieder von grösseren Ruhepausen unterbrochen ist (Kotfunde, beim Sandbaden aufgejagte Exemplare, Direktbeobachtungen): So ästen am 10. und 12. 8. 1970 Hähne während 4 $\frac{1}{4}$ bzw. 5 Stunden, wobei sie immer wieder längere Ruhepausen einschalteten; am 13. 8. 1970 wurde ein Hahn, der von 05.50 h bis um die Mittagszeit fast durchgehend kontrolliert werden konnte, sowohl um 11.25 wie auch noch um 12.00 h fressend beobachtet (J. ZETTEL, pers. Mitt.).

Vergleichen wir abschliessend die jahreszeitliche Entwicklung des Verhältnisses von Äsungs- zur gesamten Aktivitätszeit, lässt sich folgende Tendenz erkennen: Die effektive Äsungszeit pro Aktivitätsphase liegt von November bis Mai (in letzterem Monat nur für die Hähne gültig) zwischen ungefähr $\frac{3}{4}$ und 2 Stunden — also etwa wie in Heidegebieten der Niederlande, wo Birkhühner den Kropf während der beiden Hauptäsungszeiten am Morgen und Abend in 1 bis 1 $\frac{1}{2}$ Stunden füllen (EYGENRAAM 1957), — während die gesamte Aktivitätszeit von minimal $\frac{3}{4}$ allmählich auf 5 bis 6 Stunden ansteigt. Die extrem kurzen Aktivitätsphasen unter hochwinterlichen Verhältnissen dienen fast ausschliesslich dem Nahrungserwerb, während die Hähne Ende Mai nur noch ungefähr 40 % der morgendlichen Aktivitätszeit dem Nahrungserwerb widmen (wobei die effektive Äsungszeit noch einmal bedeutend kürzer ist). In der über die effektive Nahrungsaufnahme hinausgehenden Zeit wurden Inaktivität, Ortsverschiebungen, Balz und beispielsweise Gefiederpflege festgestellt. Äusserste Reduktion der Aktivitätszeit wird also im Winter durch ausschliessliche Konzentration auf den Nahrungserwerb erreicht.

1.3. Ruhe

Die kleineren Rauhfußhühner Eurasiens und Nordamerikas ruhen bei Kälte unter geeigneten Schneebedingungen in selbstgegrabenen Schneehöhlen (Bau der Höhlen siehe BILLE 1969, PAULI 1971 und GLUTZ u. a. 1973; Tafel 1). Das Nächtigen des Birkwildes in solchen Höhlen erwähnen beispielsweise schon

LUDWIG (1894), PORKERT (1969) u. a. für Mitteleuropa, BUSSMANN & GWERDER (1935) für die Schweizer Alpen (Urserental/UR). Dass sich das Birkhuhn sowohl tags als auch nachts eingräbt (BILLE 1969), dürfte nach unseren Beobachtungen die Regel sein. Nach den ersten Schneefällen im Herbst (beispielsweise erstmals am 28. 10. 72), sobald eine lockere Schneedecke von mindestens 30 cm liegt, setzt dieses Verhalten ein und verschwindet wieder im Frühling (späteste Beobachtung 15. 4. 70). Bei Temperaturen um oder wenig unterhalb vom Gefrierpunkt ruht die Population zum Teil in Höhlen, zum Teil im Freien. Ob im einzelnen Fall die Lufttemperatur oder die Schneebeschaffenheit (bzw. Schneetemperatur) die Hühner zum entsprechenden Verhalten veranlasst, ist bisher nicht mit Sicherheit zu beurteilen: einerseits sind höhere Temperaturen und Schneeveränderungen meist korreliert, andererseits treten ausser individuellen Unterschieden auch solche in der Schneebeschaffenheit verschiedener Örtlichkeiten (Sonnen- oder Schattenlage) auf. Durch Harst und Hartschnee wird das Graben verhindert, im Naßschnee werden keine Höhlen bezogen. Solch ungünstige Verhältnisse treten normalerweise erst mit steigender Temperatur und intensiver Sonneneinstrahlung gegen den Frühling auf, gelegentlich aber auch im Mittwinter, wenn beispielsweise auf einen Wärmeeinbruch eine Kälteperiode ohne Schneefälle folgt. Die Hühner ruhen dann im Freien (vgl. Ruheplätze S. 264). Die Berichte, wonach es in Nordeuropa und in der Sowjetunion nach einem plötzlichen Temperaturanstieg zu Massensterben in Höhlen ruhender Birkhühner kommen soll, müssen auch dort aussergewöhnliche Situationen betreffen, weil die Hühner (nach VOLKOV 1968 zit. GLUTZ u. a. 1973) auf Veränderungen der Schneeoberfläche sehr empfindlich reagieren. Im Frühjahr in offenen Schneemulden nächtigende Hühner steigen bei starken Schneefällen allmählich höher, so dass der Kopf immer über die Schneedecke ragt (ZETTEL 1969).

Bezug der Höhlen: An der Grabstelle scharren die Birkhühner mit den Füßen Schnee nach hinten und treiben unter der Schneeoberfläche unter Mithilfe des Schnabels einen Tunnel voran, den sie hinter sich mit Schnee verschliessen. Eine Minute nach Grabbeginn kann der Vogel schon vollständig im Schnee verschwunden sein. Ist die Unterlage ungünstig, suchen die Hühner weiter, bis sie, manchmal erst nach mehreren Versuchen, auf geeignetere Bedingungen stossen. Die Höhlen werden zu Fuss oder im Direktanflug aufgesucht, wobei die beiden Verhaltensweisen vormittags und abends gleich häufig auftreten und primär davon abhängen, ob die Hühner vorher am Boden oder auf Bäumen ästen (von 135 Tageshöhlen 42 %, von 85 Nachthöhlen 41 % ohne Anmarschspur). Nach der Ruheperiode verlassen die Vögel die Höhlen ebenfalls zu Fuss oder fliegen, wobei sie vorerst meist einige Zeit den Kopf herausstrecken und Umschau halten (Tafel 1). Die Schneehöhle wird nur ein einziges Mal und während der Dauer einer Ruheperiode benutzt.

1.4. Der Nahrungserwerb

Die Art des Nahrungserwerbs ist entsprechend den verschiedenartigen Nahrungsbestandteilen wie Blätter, Nadeln, Triebe, Knospen, Blüten, Kätzchen, Samen, Zapfchen, Beeren, Insekten, Schnee und Kieselsteine vielseitig. Einige der mit dem Auftreten winterlicher Bedingungen in Zusammenhang stehenden und für das Verständnis der Winterernährung bedeutsamen Verhaltensweisen sollen hier beschrieben werden.

Die sich im Sommer zur Äsung in den Zwergstrauchgesellschaften bewegenden Birkhühner verschieben sich nach Auftreten der ersten *Schneefälle* weiterhin zu Fuss von einer aperen Stelle zur anderen. Dank ihrer wie «Schneebrettchen» wirkenden Zehenstifte (auch «Balzstifte» genannt) vermögen sie sich auf einer gesetzten Schneedecke ohne stark einzusinken einige 100 m fortzubewegen. Im frischgefallenen Pulverschnee (besonders nach den ersten Schneefällen im Herbst) sinken die Hühner, tiefe Furchen hinterlassend, ein. Das Gehen wird aber nicht verunmöglicht. Dicht an oder über die Schneeoberfläche hinausragende Pflanzenteile können mit dem Schnabel vom Schnee (auch von Harsch) befreit werden. Ein Graben von Tunneln zwecks Nahrungserwerb, wie es von verschiedenen Autoren erwähnt wird, gibt es im Aletschwald nach unseren mehrjährigen Beobachtungen nicht. Solche Tunnel werden nur als Ruheplatz gegraben. Je stärker Kraut- und Strauchschicht eingeschnitten sind, um so mehr Bedeutung gewinnt die Baumäsung. Harte, reissfeste, faserreiche Nahrungsbestandteile wie Nadeln, Zapfchen, Knospen und Triebe werden durch ruckartige, schleudernde Kopfbewegungen mit den scharfen Schnabelkanten anscheinend mühelos abgezwickelt, Lärchentriebe von der Spitze her in kleinen Stücken aufgenommen. Fällt der Schnee auf Nadeln und Zweigen nicht schon durch die Erschütterung beim Landen der Hühner ab, wird er mit dem Schnabel weggewischt. Die dünnen Lärchentriebe sind meist trocken, da der Schnee an ihnen besonders schlecht haftet. — Starke, böige *Winde*, welche die Äste der Bäume zum Schwanken bringen und das Gefieder der Hühner zerzausen, beeinträchtigen das Äsen auf den Bäumen nicht oder wenig, da die Birkhühner auf dünnen Zweigen selbst unter diesen Verhältnissen das Gleichgewicht geschickt zu halten vermögen. — In nebligen, kalten Nächten tritt im Laufe des Winters öfters *Rauhreif* auf, wobei sich je nach Windverhältnissen rasch Lamellen von 1—2 cm Breite bilden können. An Bodenpflanzen im Schutze von Arven und Steinen ist der Rauhreifbesatz jedoch gering. An Lärchentrieben fällt er entweder schon bei leichten Erschütterungen ab oder wird von den Hühnern mit dem Schnabel grösstenteils abgeschüttelt, wobei der Langtrieb am basalen Teil gefasst wird; unbeabsichtigt abgezwickelte Triebe werden dann unter den Bäumen gefunden. Wenn sich der Nebel auflöst, fällt der Rauhreif im Laufe des Tages ab, so dass die meisten Bäume zur Nahrungsaufnahme in der zweiten Aktivitätsphase wieder trocken sind.

Sowohl bei niedrigen Temperaturen (Minimaltemperaturen während der Äsungszeit im Februar und März 1970: -17°C), als auch bei dichtem Nebel und Schneegestöber ist kein Unterschied zum Äsungsverhalten unter Normalbedingungen feststellbar. Ein Überdauern von Schneestürmen und Kälteperioden in Höhlen ohne Nahrungsaufnahme — bis zu 43 Stunden nach SEISKARI (1962), bis vier Tage nach HILDEN & KOSKIMIES (1969, im strengen Winter 1965/66 in Finnland bei *Tetrao tetrix*, *T. urogallus*, *Bonasa bonasia* und *Lagopus lagopus* festgestellt) — konnten wir bisher nicht beobachten, ja es gibt überhaupt keinen Hinweis, dass auch nur eine Aktivitätsperiode übersprungen worden wäre; allerdings haben bei uns in den Beobachtungsjahren nie derart tiefe Temperaturen geherrscht, wie 1966 in Finnland (mittlere Februartemperatur -20°C , Minimaltemperatur -40°C).

Das Birkhuhn scheint also bezüglich des Nahrungserwerbs sehr gut an durchschnittliche, hochalpine Winterverhältnisse angepasst zu sein. Kritische Bedingungen, die den Nahrungserwerb der Hühner stark behindern oder gar verunmöglichen, das heisst eine quantitative Beschränkung des Nahrungsangebotes be-

wirken könnten, traten in den vier Beobachtungswintern nicht auf und werden auch recht selten eintreffen. Wenige mit der Nahrung aufgenommene Schnee- oder Eiskristalle üben auf die Hühner offenbar keine nachteilige Wirkung aus, decken die Vögel doch normalerweise ihren Wasserbedarf durch Schneeaufnahme (mehrmals pro Äsungsperiode beobachtet). Auswirkungen dürften am ehesten nach «nassem», von einem plötzlichen Kälteeinbruch gefolgt und somit die Pflanzen vereisenden Schneefall zu erwarten sein. So fand SEMENOW (1959) mehrmals erschöpfte Hühner mit gefrorenem Kropfinhalt. Das Auftauen der vereisten Nadeln und Kätzchen hatte dem Körper zuviel Wärme entzogen und die Tiere geschwächt.

2. Struktur des Biotops und bevorzugte Aufenthaltsorte

Das Birkhuhn — in der Schweiz verbreiteter Brutvogel der oberen subalpinen und unteren alpinen Stufe der Alpen und Voralpen — verlangt nicht zu trockenes, offenes Gelände mit gut ausgebildeter, in höheren Lagen sicheren Schneeschutz genießender Zwergstrauchvegetation. Es bevorzugt deshalb im Gebirge den Bereich von klimatisch bedingter Wald- und Baumgrenze an nord- und nordostwärts gerichteten Hängen (GLUTZ 1962, GLUTZ u. a. 1973). Dieser Charakterisierung eines bevorzugten Biotops entspricht das Untersuchungsgebiet weitgehend. Die Birkhühner bewohnen hier ganzjährig den lichten, von dichter Zwergstrauchvegetation (Heidelbeere, Alpenrose, Moorbeere, Zwergwacholder als wichtigste Arten) besetzten Lärchen-Arvenwald mit den durch Beweidung entstandenen Degradationsstadien (RICHARD 1968). Zeitweise werden zusätzlich die sich oberhalb der Baumgrenze bis ins alpine Weidegebiet der SE-Seite des Grates Riederfurka-Hohfluh-Moosfluh ausdehnende Zone oder die rezente, eine Pioniervegetation aufweisende Moräne des Aletschgletschers aufgesucht (Vegetationsbeschreibung bei ZETTEL 1974, S. 188 ff.). Das Gebiet ist im Flugbild (Tafel 3) umrissen.

2.1. Anforderungen an die Struktur des Biotops

Das von den Birkhühnern der untersuchten Population besiedelte Gelände wird jahreszeitlich und örtlich nicht gleichmässig beansprucht. So treten im Jahresverlauf durch auf die Vegetation einwirkende Witterungswechsel einschneidende Biotopveränderungen — mit entsprechenden Verhaltensänderungen der Vögel — auf. Bestimmten Strukturen des Biotops kommt dadurch zu gewissen Zeiten besondere Bedeutung zu, wobei geschlechtsspezifische Unterschiede auftreten können (vgl. auch S. 267).

Im Sommer (Tafel 4) ist der Lebensraum der Birkhühner durch die dichte, hohe, ein artenreiches Nahrungsangebot (s. ZETTEL 1974) und gute Deckung spendende Zwergstrauchvegetation gekennzeichnet, in welcher sich die Hühner zwischen den Bülden zum Nahrungserwerb praktisch ungehindert bewegen und Schutz vor Sicht und Sonne finden. Mit dem Auftreten der Schneedecke schwinden diese Bedingungen allmählich. Im Extremfall beschränken sich im Winter (Tafel 4) Nahrungsangebot und vegetationsbedingte Deckung auf die über den Schnee hinausragenden Bäume (hauptsächlich Arven und Lärchen, wenig Fichten und Birken). Der Biotop erscheint jetzt durch die locker stehenden Bäume und die grossen Schneeflächen viel lichter, weshalb die Hühner bei ihren Aktivitäten optisch auffallen. Sie gehen von der Boden- zur Baumäsung über und nutzen den

TABELLE 2. Boden- und Baumäsung im Winter und Frühling nach Direktbeobachtung. In den Jahren 1969 und 1970 sind die prozentualen Anteile auf die Äsungszeit, 1972/73 auf die Anzahl der pro Stichprobe am Boden oder auf Bäumen fressenden Birkhühner bezogen.

Datum und Vegetationsverhältnisse	Schneefreie Bodenfläche ‰	Boden- äsung ‰	Baum- äsung ‰
18.—23. 11. 1970. 10—50 cm Schnee. Bodenvegetation unter Bäumen, an Steinen und Felsen zugänglich.	5—10	61	39
26.—12. 1969—10. 1. 1970. Bodenvegetation wie oben.	weniger als 5	43	57
26. 12. 1972—5. 1. 1973. 60 cm Hartschnee. Bodenvegetation wie oben. Hohes Arvenzapfenangebot.	weniger als 5	29	71
23. 2.—11. 3. 1970. Über 2 m Schnee. Sämtliche Bodenvegetation zugedeckt.	0	0	100
16.—27. 3. 1969. An den SE-Hängen der Riederfurka erscheinen erste aperere Flächen.	weniger als 5	40	60
14.—26. 5. 1969. Je nach Lage unterschiedliche Ausaperung. Die Lärchen blühen und treiben Nadeln.	30—80	1.5	98.5

Schnee durch Eingraben als Deckungsmöglichkeit. Im *Frühling* und *Herbst* treten zwischen den beschriebenen Extremverhältnissen von Sommer und Winter Übergänge auf. Zur Balzzeit kommt den Balzplätzen, auf denen die Hennen getreten werden, eine für die Fortpflanzung zentrale Bedeutung zu. Im folgenden sollen die Anforderungen der Hühner an diejenigen Habitatsstrukturen, die für die Lebensweise im Winter und Frühling entscheidende Wichtigkeit haben, also an Äsungs- und Ruheplätze (beide Faktoren beeinflussen auch in Finnland primär die Wahl des Winterhabitats, SEISKARI 1962) sowie an Balzplätze untersucht und mit den bevorzugten Aufenthaltsorten verglichen werden.

2.1.1. Äsungsplätze

Im Herbst wird das Angebot an Bodenpflanzen mit zunehmender Schneebedeckung (Einschneien ab Oktober/November) allmählich eingeschränkt. Baum- und Strauchäsung setzt ein, doch überwiegt Bodenäsung, solange es die Schneebedingungen zulassen. Ausschliessliche Baumäsung erfolgt erst, wenn die Zwergsträucher zugeschnitten sind (wie im Februar/März 1970, als sogar die Erlenbestände unter der grossen Schneemenge begraben lagen). Mit schwindender Schneedecke im Frühling fressen die Hühner wiederum an den ersten aperen Stellen. Der Wechsel von Boden- zu Baumäsung (und umgekehrt im Frühling) steht bei uns in enger Beziehung zur Schneebedeckung, oder genauer, zum Angebot an Bodenpflanzen. Nach einer Periode überwiegender Bodenäsung im Frühling (je nach Ausaperung April-Mai) fressen die Hühner für kurze Zeit im Mai oder Juni (je nach Zustand des Treibens der Lärche) wiederum fast ausschliesslich auf Bäumen, nämlich auf den spriessenden und blühenden Lärchen, bevor sie zu dem im Sommer und Herbst vorherrschenden Nahrungserwerb in den Zwergsträuchern übergehen. Einen Überblick über die Anteile von Baum- und Bodenäsung im Winterhalbjahr gibt Tab. 2; vgl. auch ZETTEL (1974).

Die zuzugende Nahrung finden die Hühner während des Winters und Frühlings sowohl bei schwacher als auch bei vollständiger Schneebedeckung dem-

nach primär im Lärchen-Arvenwald. Liegt Bodenvegetation am Fusse von Arven und grossen Steinen und an Felsen oder an windgefehten Stellen frei, so wird diese bevorzugt aufgesucht. Zu diesem Zweck können die Hühner, besonders wenn die aperen Stellen sehr kleinflächig sind, einige 100 m zurücklegen, so beispielsweise von der Baumgrenze bis hinauf auf den Grat der Hohfluh-Moosfluh, wo sie dann im Aktionsgebiet der Schneehühner (A. BOSSERT; pers. Mitteilung) äsen. Seltener wird der Nahrungsbedarf einer Aktivitätsphase an einer einzigen, wenige m² grossen Fläche gedeckt. Bei ausschliesslicher Baumäsung fressen die Hühner vorwiegend auf Lärchen und Arven, seltener auf Fichten und Birken (von 1969—72 überwog in ihrer Bedeutung die Lärche, 1972/73 jedoch die Arve, vgl. ZETTEL 1974, S. 211). Die pro Aktivitätsphase zurückgelegten Strecken sind dann meist gering. Aus ihrer Höhle fliegen die Hühner auf einen der nächststehenden Bäume, fressen dort und auf benachbarten, und lassen sich nach Aktivitätseende gleich daneben wieder in den Schnee fallen. Der ganze Nahrungsbedarf einer Aktivitätsperiode wird gelegentlich auf einer einzigen Lärche gedeckt! Bei sehr hoher Schneebedeckung können die Hühner tagelang im Jungmoränengebiet verweilen, wo sie grössere Junglärchenbestände mit eingestreuten Fichten und Birken finden. — In diesem Zusammenhang soll ein auffälliger, geschlechtsspezifischer Unterschied in der Bevorzugung der Aufenthaltsgebiete erwähnt werden. Während die Hähne den ganzen Winter über nebst gelegentlichem Aufenthalt im Jungmoränengebiet vorwiegend im oberen Waldteil nahe der Waldgrenze bleiben, halten sich hier nur unregelmässig einzelne Hennen oder ♀-Gruppen auf, so dass manchmal wochenlang fast nur ♂ beobachtet werden. Die ♀ streichen wahrscheinlich vermehrt in den unteren Waldzonen und im Jungmoränengebiet, wo sie mehr Birken und vielleicht auch mehr Bodenvegetation finden (vgl. ZETTEL 1974, S. 215 f.) und gelegentlich auf dem Grat Hohfluh-Moosfluh umher. — Im Frühling üben die ersten aperen Stellen eine so grosse Anziehungskraft aus, dass die Birkhühner an die Südhänge hinüberwechseln können (PAULI 1971), wo durch die intensive Sonneneinstrahlung der Schnee früher schmilzt als im Aletschwald.

2.1.2. Ruheplätze

Wir können drei Hauptkategorien von Ruheplätzen (darunter verstehe ich sowohl Tagesruhe- als auch Nachtschlafplätze) unterscheiden (jahreszeitliches Auftreten siehe Abb. 6): Ruheplätze *am Boden*, meist überdeckt von herabhängenden, den Boden fast berührenden Ästen von Arven und Fichten oder von Zwergsträuchern (Alpenrose, Wacholder, Heidelbeere), seltener ohne besondere Deckung am Fusse von Felsen, Steinen, Baumstrünken oder Wurzeln, werden besonders im Sommer, aber auch im Herbst und Frühling bezogen. — *Auf Bäumen*: Auf einem Ast in mittlerer Höhe dichter Arven, seltener Fichten (ausnahmsweise Lärchen), nahe dem Stamm. Solche Ruheplätze sind häufig im Frühling und Herbst, wenn noch bzw. schon Schnee liegt. — *Im Schnee*: Manchmal sind es offene Mulden, während des grössten Teils des Winters aber, wenn mindestens 30 cm lockerer Schnee liegt (weitere Bedingungen siehe S. 260), Höhlen. Sie liegen sowohl in der Nähe von Bäumen (nur ausnahmsweise von Ästen überdacht) als auch an offenen, baumlosen Hängen. Von Bäumen nicht überdeckte Lagen ermöglichen eine unbehinderte Flucht und erfüllen häufiger die erforderlichen Schneeverhältnisse. Da das Reservat praktisch überall Hanglage zeigt, scheint diese auf den ersten Blick zum Graben von Höhlen bevorzugt; wo aber die

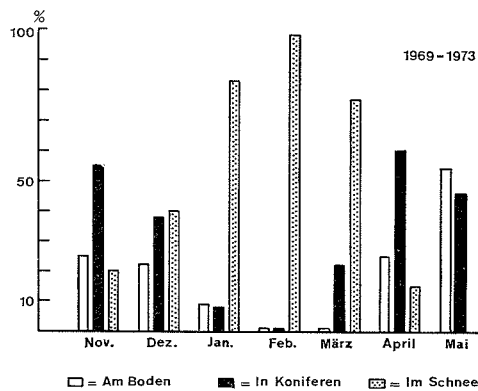


ABB. 6. Jahreszeitliches Auftreten der drei Hauptkategorien von Ruheplätzen. Im Sommer befinden sie sich überwiegend am Boden. Der relativ niedrige Anteil der Schneehöhlen im Dezember ist auf die in den Beobachtungsjahren dieser Zeit zum Graben nicht idealen Schneeverhältnisse zurückzuführen. Es sind total 551 Ruheplätze ausgewertet. — *Roosting places in relation to season.*

Kleintopographie waagrechte Flächen oder gar flache Mulden aufweist, werden ebenfalls Höhlen gegraben.

In der Regel suchen die Birkhühner den Ruheort nahe, das heisst wenige Meter vom zuletzt aufgesuchten Äsungsplatz entfernt, auf. Von einem Baum aus fliegen sie schräg zu Boden oder lassen sich von den untersten Ästen in den Schnee fallen; nach Bodenäsung gehen sie wenige cm oder m weiter, um sich dann plötzlich einzugraben. Selten werden grössere Strecken zurückgelegt, beispielsweise nach Äsung auf den deckungsfreien Weiden der Südseite, wenn die Hühner am Ende der aktiven Phase einige 100 m weit in den Wald zurückfliegen, oder wenn sie zu Fuss geeignete Schneebedingungen zum Eingraben suchen müssen (bis zu 100 m weit, meist hangaufwärts). Der Biotop weist zu jeder Jahreszeit die erforderlichen, nahe von Äsungsplätzen liegenden Ruheplätze in ausreichender Qualität und Menge auf: im Sommer, Herbst und Frühling dank dichter Zwergstrauchvegetation und dem Angebot geeigneter Koniferen; im Winter in den wegen des sehr lockeren Baumbestands überall vorhandenen, freiliegenden Schneeflächen.

2.1.3. Balzplätze

Die traditionellen Balzplätze werden von den adulten Hähnen alljährlich zur Hauptbalzzeit (ab Ende April bis Mitte Juni) regelmässig und lange, zur Zeit der Herbstbalz (September bis Anfang Dezember) häufig und in den übrigen Monaten gelegentlich aufgesucht. Mit Ausnahme des Juli (wenn die Mauser ihren Höhepunkt erreicht) und einer stark witterungsabhängigen Mitwinter-Unterbrechung, kann ein Balzplatz (auch Arena genannt) somit während des ganzen Jahres mehr oder weniger durchgehend besetzt sein. Vor allem im Zentrum der Arena wird ein einmal erobertes und etabliertes Territorium von seinem Verteidiger gewöhnlich zeitlebens behauptet (so z. B. am Balzplatz D von einem beringten ♂ seit Frühling 1971). Die Hennen erscheinen ab Mai bis Anfang Juni am Balzplatz, wo sie — im Aletschwald in der Regel in der zweiten Maihälfte und ersten Junidekade, vgl. Abb. 4 — in den Territorien der Hähne getreten werden. (Eine umfassende Darstellung der Ergebnisse zahlreicher Untersuchungen zum interessanten Sozial- und Sexualverhalten des Birkhuhns und über die Balzphänologie findet sich in GLUTZ u. a. 1973, S. 138/139 und 146 ff.) Als Balzplatz wird von den Birkhähnen eine der offensten Stellen des Biotops mit sehr

niedriger Vegetation oder lang liegenbleibendem Schnee gewählt, wo die Bewegungsfreiheit der Hühner nicht eingeschränkt ist und die optischen und akustischen Signale der ♂ weithin wirksam sind (GLUTZ u. a. 1973). Vergleichen wir diese Bedingungen mit den Verhältnissen im Aletschgebiet, kann nur der Balzplatz A als ideal bezeichnet werden. Er liegt auf dem leicht nach SE geneigten Plateau der Riederfurka auf 2090 m ü. M. und ist von sehr niedriger Vegetation bedeckt. Balzplatz D erfüllt alle Bedingungen nur im Frühjahr. Er liegt an einem offenen, nach NE exponierten, *Salix helvetica*-Bestände tragenden Hang auf 2100 m ü. M. und ist sehr lange schneebedeckt. Im Zentrum des Balzplatzes steht eine niedrige Lärche. Die übrigen Balzplätze erfüllen die Bedingungen nur teilweise. Am ungünstigsten ist B, welcher als «Ausweichplatz» der ehemals idealen (jetzt praktisch verlassenen, s. S. 269) Arena A betrachtet werden darf: Erlengebüsche, hohes Alpenrosengesträuch und dichte Grasbestände (*Calamagrostis villosa*) behindern die Hähne, welche zusätzlich durch die schmale Terrassierung gezwungen werden, ihre Territorien statt flächenhaft linear aneinander zu reihen. Die Distanzen zwischen den Balzplätzen betragen: A—B 200 m (dazwischen die Wasserscheide der Riederfurka), B—C 1100 m, C—D 1000 m, D—E 1300 m.

Ausserhalb dieser Arenen balzen zur morgendlichen Hauptbalz gleichzeitig einzelne ad. ♂, die nicht oder nur ausnahmsweise an einem Kollektivbalzplatz erscheinen, an Stellen, an denen sie während der ganzen Frühjahrsbalz regelmässig festhalten. Balzáusserungen können ganz allgemein von adulten wie von vorjährigen ♂ überall vernommen werden.

2.2. Lage der bevorzugten Aufenthaltsorte nach Alter (♂) und Geschlecht

Innerhalb des Gebietes, in welchem sich die Hühner unserer Population bewegen, konnte ich von den geeigneten Beobachtungsplätzen und den regelmässig begangenen Wegen aus optisch und akustisch (Balz) jene Zone intensiv erfassen, welche sich im W des Aletschwaldes von etwa 1900 m, im mittleren Teil von etwa 2000 m und im E von etwa 1950 m ü. M. bis hinauf auf den erwähnten Grat Riederhorn—Riederfurka—Hohfluh—Moosfluh erstreckt (Tafel 2). Die unteren Waldpartien durchsuchte ich selten, unregelmässig und somit unvollständig, sind sie doch schwer überblickbar und im Winter kaum zu begehen. Besonders intensiv untersuchte Gebiete sind der Raum Riederfurka mit guten Beobachtungsmöglichkeiten in der näheren Umgebung sowie der NE Teil des Reservates, der von Pt. 2150 aus eingesehen wird (Tafel 4). Hier bieten sich, bedingt durch Relief und lockeren Baumbestand, grösste Beobachtungsdistanzen und somit die beste Möglichkeit, die Hühner von der Jungmoräne bis hinauf auf die Moosfluh störungsfrei zu kontrollieren.

Tragen wir alle Punkte, an welchen Birkhühner aktiv oder ruhend beobachtet wurden, nach Geschlecht und Jahreszeit getrennt auf eine Karte auf (PAULI 1971), so stellen wir fest, dass sowohl im Sommer- wie im Winterhalbjahr die Lärchen-Arvenwaldzone zwischen etwa 1900 und 2200 m ü. M. regelmässig und dicht besiedelt wird; während aber im Sommer in dieser Zone beide Geschlechter vertreten sind (auch jungenführende ♀), fehlen hier die Hennen im Winter weitgehend. Da sich die adulten Hähne im Gegensatz zu den Hennen ganzjährig im gut untersuchten Bereich aufhalten, sind ihre Aufenthaltsorte und die Grösse ihres Aktionsraumes besser bekannt, als diejenigen der Hennen und vorjährigen Hähne.

Hennen und vorjährige Hähne: Die Hennen schliessen sich im Winter zu grösseren Trupps bis zu 20 Individuen zusammen, denen zusätzlich einige Hähne beigesellt sein können. Stossen sie zu einer Balzgruppe alter Hähne, lassen sich jeweils noch grössere Ansammlungen auszählen (bis 30 Exemplare). Das wochenlange Fehlen der Hennen im Gebiet nahe und über der Waldgrenze — sie tauchen hier unregelmässig für kurze Zeit auf — und mehrere Beobachtungen in den Junglärchen-Birken-Beständen der Jungmoräne weisen darauf hin, dass sich ihre Wintereinstände wenigstens teilweise dort und in den unteren Zonen des Lärchen-Arvenwaldes befinden. In den Birkenbeständen auf der gegenüberliegenden Seite des Gletschers haben wir noch nie Birkhühner gesehen; nachdem es aber vereinzelte Beobachtungen von Hähnen N vom Aletschgletscher gibt, ist es nicht ausgeschlossen, dass Vögel gelegentlich zur Birkenäsung dorthin fliegen (vgl. ZETTEL 1974, S. 215 f.). Demnach verlassen Hennen im Winter den brutzeitlichen Aufenthaltsraum und streifen im Gelände umher. Über das Ausmass dieses Herumstreifens wissen wir noch wenig; doch wird das 5 km² messende Untersuchungsgebiet wohl kaum je verlassen. Vor der Paarungszeit im Mai erscheinen die Hennen wieder regelmässig im oberen Waldteil (oberhalb 1900 m), wo sie auch im Sommer beobachtet werden und (wenigstens Teile der Population) Junge führen.

Vorjährige Hähne schliessen sich zeitweise, besonders im Winter, den Trupps alter Hähne oder den Hennen an. Wie letztere streifen auch sie noch umher und sind unregelmässiger als die adulten Hähne in bestimmten Gebieten zu beobachten. Zur Balzzeit tauchen sie einmal an diesem, einmal am anderen Balzplatz auf (beispielsweise ein markierter Junghahn am 14. 5. 73 bei D, am 27. 5. 73 bei B).

Adulte Hähne: Die fast das ganze Jahr über intensive Bindung adulter Hähne an ihren Balzplatz wirkt sich massgebend auf Lage und Gliederung ihres Aufenthaltsgebietes aus. Sie äsen und ruhen meistens an geeigneten Stellen nahe ihres Balzplatzes im höher gelegenen Teil des Waldes und über der Baumgrenze. Dies hat zur Folge, dass sie sich praktisch ganzjährig an den brutzeitlichen Aufenthaltsraum halten.

2.3. Grösse des brutzeitlichen und ganzjährigen Aufenthaltsraumes adulter Hähne

Obschon wir in den ersten beiden Beobachtungsjahren 1969/70 noch keine Hähne individuell markiert hatten, vermochten wir aufgrund verschiedener (noch heute gültiger) Hinweise den Aufenthaltsraum einer Balzgruppe («lek»; einen gemeinsamen Balzplatz benutzende Gruppe von Hähnen) einigermaßen abzugrenzen: — Die Anzahl Hähne blieb während des ganzen Jahres in einem gewissen begrenzten Raum etwa konstant; selbst im Winter, wenn die Neigung zur Schwarmbildung gross ist, konnte bisher kein Zusammenschluss mehrerer Balzgruppen beobachtet werden (mit Ausnahme der Balzgruppen A/B, deren Arenen nur 200 m voneinander entfernt liegen und die ihren «Raum» gemeinsam bewohnen; auf diesen besonderen Fall wird auf S. 269 hingewiesen). — Spontane Verschiebungen der Hähne erfolgten immer innerhalb eines Aktionsraumes, dessen Grenzen sich durch die äussersten Punkte ergaben, an welchen Hähne der betreffenden Balzgruppe noch festgestellt wurden. — Nach Störungen landeten die Vögel meist innerhalb dieser Grenzen, flogen, am Rande aufgejagt, in den Raum hinein oder kehrten, wenn sie darüber hinaus flüchteten, doch in der Regel bald

zurück. — Die Aufenthaltsorte einzelner Hähne lagen höchstens ungefähr 1 km vom «zugehörigen» Balzplatz entfernt.

Der so erfasste ganzjährige Aufenthaltsraum erwies sich nur unbedeutend grösser als der brutzeitliche. Letzterer wird zur Winterszeit etwa in Richtung Jungmoräne (Balzgruppe D und E) oder im Vorfrühling Richtung Südhänge der Riederalp (Balzgruppe A/B) verlassen, wobei sich die Hähne aber nie weit entfernen.

Durch die selbst für einen Standvogel extreme Sesshaftigkeit ergab sich ein verhältnismässig kleiner ganzjähriger Aufenthaltsraum. Ich schätzte dessen Fläche für die Balzgruppen A/B gemeinsam (7–10 ♂) in den Jahren 1969 und 1970 auf etwa 120 ha, für die Balzgruppe D (9 ♂) 1970 ungefähr 90 ha (PAULI 1971). Seitherige Beobachtungen, vor allem die Registrierung seit 1971 markierter und beringter Hähne — die Vögel hielten sich alle innerhalb des Aktionsraumes der Balzgruppe, aus der sie gefangen wurden, auf — haben diese Ausdehnung bestätigt (Tafel 2). 1973 schätzte ich die Aktionsfläche der Balzgruppen A/B (10 ♂) auf 105 ha, für D (9 ♂) 95 ha. Dass Hähne gelegentlich auch im Aletschwald weit über den von mir bestimmten Aufenthaltsraum hinaus fliegen, wurde beispielsweise nach dem Aufjagen aus Höhlen und einmal am Balzplatz B festgestellt, von wo ein Hahn direkt auf die knapp 2 km entfernte, auf der gegenüberliegenden Talseite gelegene Belalp flog. Die Fläche des Aufenthaltsraumes trifft deshalb für ungestörte Verhältnisse zu.

In Schottland bestimmte ROBEL (1969) den Aktionsraum von Birkhähnen mit Hilfe der Radiotelemetrie. Sechs adulte Hähne bewegten sich in einem Raum von 302,9–688,6 (M 464,7) ha, wovon aber meist nur 7–32 % dieser Fläche wirklich genutzt wurden. Ein Hahn bewohnte während 91 Tagen von März bis Juni ein Gebiet von 303 ha, ein anderer während 75 Tagen von November bis Januar ein solches von 688,6 ha; die Fläche, in welcher sich 75 % der ermittelten Aufenthaltsorte befanden, betrug indessen für die zwei letzterwähnten Individuen nur 81 bzw. 48 ha! Demnach zeigen auch diese schottischen Hähne das Bild von grösstenteils an einen kleinen Raum gebundenen Vögeln, die aber dort weit darüber hinaus schweifen können. Eine mögliche Erklärung, weshalb sich unsere Hähne «sesshafter» verhalten (Vielfältigkeit des Biotops auf kleinem Raum), sei in der Diskussion dargestellt.

3. Bestandsentwicklung und Siedlungsdichte

Die Anzahl der im Untersuchungsgebiet lebenden Hähne wurde aufgrund von Zählungen an den traditionellen Balzplätzen ermittelt. Diese Zahlen (Tab. 3) sind mit einigen Unsicherheiten behaftet: Die nur unregelmässig und während einer Balzseason an verschiedenen Balzplätzen erscheinenden, jüngeren, wohl meist vorjährigen Hähne (vgl. ROBEL 1969) bewirken mitunter Bestandsschwankungen von Tag zu Tag an den einzelnen Balzplätzen. Wir schätzten deshalb die Gesamtzahl der Hähne in den Jahren 1969–72 aus dem Durchschnitt und nicht aus dem Maximum der am einzelnen Balzplatz während des Frühjahrs anwesenden Individuen. Da aber zusätzlich einige (auch ältere) Hähne regelmässig ausserhalb der Gemeinschaftsbalzplätze balzen — solche wurden bis 1972 nicht erfasst — erreichten wir erst 1973 genauere Werte, als unter Mithilfe mehrerer Beobachter an und zwischen den Balzplätzen gleichzeitig gezählt wurde. Trotzdem können wir nicht ausschliessen, dass der so geschätzte Bestand noch um eini-

TABELLE 3. Brutzeitlicher Bestand der Birkhähne im Untersuchungsgebiet. 1) nach A. BERCHTOLD (mdl. Mitt.); 2) nach A. WANDELER (mdl. Mitt.); 3) Mittelwert mehrerer Zählungen; 4) gleichzeitige Zählung an allen Balzplätzen sowie im Zwischengelände; * = auf einer einzigen Zählung beruhend.

Jahr	Balzplatz					Andere Stellen	Total
	A	B	C	D	E		
1964 1)	30—40	—	—	—	—	—	—
1966 2)	30—40	—	—	—	—	—	—
1968 1)	15—18	—	—	—	—	—	—
1969 3)	6—7	3	4	5*	—	—	—
1970 3)	4—5	3	4	9	5*	—	26
1971 3)	3—4	6—7	3	7*	2*	1	22—24
1972 3)	3—4	5—7	3	7—8	1	1	20—24
1973 4)	1	9	5	9	2	8	34

ge, an diesen Tagen nicht balzende (oder nicht in der Umgebung der Balzplätze erscheinende) Hähne leicht erhöht sein könnte; der Anteil nichtbalzender Hähne ist aber sicher bedeutend niedriger als der von ROBEL (1969) für Schottland mit 60—70 % bezifferte (die Erklärung für diesen hohen Prozentsatz ist möglicherweise in der nicht bekannten Altersstruktur der untersuchten schottischen Population zu suchen. Nach guten Brutjahren ist ein höherer Anteil vorj. ♂ zu erwarten).

Der Überblick über die Bestandsentwicklung der Jahre 1970 bis 1973 (Tab. 3) lässt erkennen, dass sich die Zahl der an den fünf Gemeinschaftsbalzplätzen erscheinenden Hähne in dieser Zeitspanne unwesentlich verändert hat (20—26 Exemplare), jedoch niedriger ist als Mitte der sechziger Jahre. Vollständigste Zählungen am 26. und 27. Mai 1973 ergaben einen Totalbestand von 34 Hähnen. Unter der wahrscheinlich auch für unser Gebiet zutreffenden Annahme eines Geschlechterverhältnisses von annähernd 1 : 1 (vgl. GLUTZ u. a. 1973, S. 142), erhalten wir für das Untersuchungsgebiet zur Balzzeit einen Birkhuhnbestand von ungefähr 65—70 Individuen. Bezogen auf die von der Population bewohnten, dem etwa 5 km² messenden Untersuchungsgebiet identischen Fläche, ergibt dies eine Dichte von 13—14 Individuen je km². Rechnen wir aber — statt mit dem ganzen Untersuchungsgebiet — mit dem ganzjährigen Aufenthaltsraum adulter Hähne, so erhalten wir für die Balzgruppen A/B und D eine Dichte von je 10 ♂ pro km²!

Auffällig ist in unserem Untersuchungsgebiet der Rückgang an Balzplatz A, wo die Anzahl von 30—40 Hähnen 1964 und 1966 (A. BERCHTOLD und A. WANDELER, pers. Mitt.) auf 1 Exemplar (!) im Jahre 1973 abgefallen ist. Diese Abnahme ist wohl einerseits auf einen allgemeinen Rückgang von Mitte bis Ende der sechziger Jahre, andererseits aber bei seither gleichbleibendem Gesamtbestand auf eine starke Zunahme touristisch bedingter Störungen zurückzuführen. Seit nach der Eröffnung des Skilifts auf die Riederfurka im Winter 1968/69 eine Piste direkt über den Balzplatz führt, wurden die Hähne durch Pistenfahrzeuge und Skifahrer häufig verjagt. Aber auch im Herbst störte an schönen Morgen der Touristenverkehr über den Balzplatz die erneut die Balzterritorien verteidigenden Hähne. Der im Raum Riederfurka seit 1969 ungefähr gleich bleibende Bestand (um 10 Individuen) weist nun darauf hin, dass sich die Balzgruppe A allmählich aufgelöst und auf Platz B gewechselt hat, wo aber weit ungünstigere Topographie- und Vegetationsverhältnisse herrschen (s. S. 266). Dass sich die ge-

samte, ehemals so imposante Balzgruppe auf die übrigen Balzplätze verteilt hat, ist nach Kenntnis des begrenzten Aktionsraumes adulter Hähne unwahrscheinlich. Dieses Beispiel zeigt, dass sich eine intensive touristische Erschliessung am Rande eines Naturschutzgebietes negativ auf dessen Wildbestand auswirken kann und dass unsere kleinräumigen Reservate nicht in jedem Fall ohne nachteilige Folgen auf die Fauna gleichzeitig als Erholungsräume ausgewiesen werden dürfen. Im Aletschgebiet versucht unsere «Tetraoniden-Arbeitsgruppe» auf Anregung von Dr. U. GLUTZ den Verlust des wichtigsten Balzplatzes durch Verbesserung der von hohen Zwergsträuchern überwucherten «Waldbalzplätze» auszugleichen.

4. Diskussion

Ein unmittelbar negativer Einfluss der Winterbedingungen auf das Überleben der Birkhühner, etwa durch eine besondere Wintersterblichkeit als Folge von Wärmeverlusten (FORMOZOW 1946, LARIN 1968, VOLKOV 1968, alle zit. GLUTZ u. a. 1973; SEMENOW 1959), Massensterben in Höhlen (MICHEJEW 1952, LARIN 1968, beide zit. GLUTZ u. a. 1973; SONNE 1967), Erschöpfung nach Äsung verweirter Nahrung (SEMENOW 1959) oder gar Verhungern aus Nahrungsmangel konnte nicht nachgewiesen werden. Derart kritische Verhältnisse sind unter den klimatischen Voraussetzungen unseres Alpenraumes kaum zu erwarten. Obwohl also winterspezifische Umweltfaktoren nach unseren bisherigen Untersuchungen keine besondere Wintersterblichkeit verursachen, könnten sie indirekt bestandsregulierend wirken, wie das von zahlreichen Autoren postuliert wird. Es stehen sich heute für die Erklärung kurzfristiger Bestandsschwankungen im wesentlichen zwei Theorien gegenüber (z. T. wörtlich nach der Zusammenfassung der umfangreichen Literatur in GLUTZ u. a. 1973, S. 125 ff.): Die eine Hypothese besagt, dass ein oder mehrere Faktoren die Schwankungen der Tetraoniden-Herbstpopulation schon vor oder spätestens während der Legeperiode bestimmen. Es sind dies Umweltbedingungen, welche für das Wiedererlangen einer guten Kondition der Hennen im Frühling bedeutsam sind und die Nachwuchsrate beeinflussen, sich also primär auf den Energie- und Nährstoffhaushalt der Brutvögel auswirken (z. B. SIIVONEN & KOSKIMIES 1955, SIIVONEN 1957, SVÄRDSON 1957, GULLION 1970, WATSON & MOSS 1972). Da unsere Untersuchungen nur zu dieser ersten Hypothese einen Beitrag liefern können, soll die Diskussion zentral auf diesen Fragenkomplex des Energie- und Nährstoffhaushaltes der Birkhühner während des Winters und Frühlings gerichtet sein. Auf die zweite Hypothese, welche Mortalitätsfaktoren, die das Überleben der Küken während der ersten Lebenswochen (und später) direkt beeinflussen (HÖGLUND 1952 und 1955, SEMENOW 1959, MARCSIRÖM 1960, RAJALA 1962), grösste Bedeutung zumisst, wird am Schluss kurz hingewiesen.

4.1. Aktivitätsrhythmus und Nahrungserwerb

Die Frage nach der biologischen Bedeutung des im Winter ausgesprochen zweigipfligen Aktivitätsrhythmus mit kurzen Aktivitätsphasen darf im Hinblick auf einen rationellen Energiehaushalt interpretiert werden. Durch die Beschränkung der Aktivitätszeit und der Lokomotion auf das zum Nahrungserwerb notwendige Minimum sowie den Aufenthalt in Schutz bietenden Höhlen während der ganzen restlichen Zeit wird der Wärmeverlust durch Abstrahlung reduziert und Be-

wegungsenergie eingespart. Der bei der bevorzugten Bodenäsung als Folge grösserer Verschiebungen und längerer Aktivitätszeit höhere Energieverbrauch kann wahrscheinlich durch die gegenüber Baumäsung höhere Qualität der Bodennahrung zumindest wettgemacht werden. Anders ausgedrückt: Die bei ausschliesslicher Baumäsung dank Vermeidung grösserer Ortsverschiebungen mögliche Energieeinsparung ist in Anbetracht der im Vergleich zur Bodennahrung nährstoffärmeren, faserreichen Koniferennahrung bedeutsam (PAULI 1971, weitere Untersuchungen zum Nährstoffreichtum der Pflanzen in Vorbereitung; vgl. auch U. GLUTZ in GLUTZ u. a. 1973, S. 144). Mit zunehmender Temperatur und qualitativer besserem Nahrungsangebot gegen den Frühling verlieren die besprochenen energiesparenden Massnahmen an Bedeutung, so dass sich die steigende Aktivität nicht nachteilig auswirken wird.

Ein- bis zweistündige Aktivitätsphasen genügen unter hochwinterlichen Verhältnissen offenbar, um den Kropf zu füllen, weshalb die Hühner täglich zweimal, durch eine mehrere Stunden dauernde Ruhe- (bzw. Verdauungs-)phase getrennt, Nahrung aufnehmen können. In Finnland hingegen beschränkt der nordische Kurztag den Nahrungserwerb zeitlich so stark, dass die Vögel täglich nur einmal, über die Mitte des Tages, fressen (SEISKARI 1962; gilt auch für *L. lagopus* in Alaska, 68°N, IRVING 1972). Der Aktivitätsrhythmus beginnt dort deshalb erst ab Februar, wenn die Tageslänge eine zweimalige Kropffüllung erlaubt, zweigipflig zu werden (SEISKARI 1962). Wenn auch die finnischen Birkhühner bei einmaliger Kropffüllung den täglichen Nahrungsbedarf offenbar zu decken vermögen, scheint mir doch, dass unsere alpine Population im Winter durch die längere Tagesdauer einen Vorteil genießt.

Dass die morgendliche Aktivitätsphase früh — das heisst in der Regel während der Dämmerung —, die zweite Phase am Nachmittag hingegen eher flexibel (mit Ende spätestens in der Dämmerung) beginnt, erscheint sinnvoll, kann doch am Nachmittag um so mehr Nahrung aufgenommen werden, je weniger bei Äsungsbeginn im Kropf noch vorhanden ist. Der individuell stark streuende nachmittägliche Aktivitätsbeginn scheint somit eher mit dem Hungerzustand als mit der Tageszeit zusammenzuhängen, worauf vor allem die Verhältnisse von Februar und März 1970 hinweisen (wie SEISKARI 1962 nachgewiesen hat, können jedoch auch Druck- und Temperaturschwankungen die Äsungsaktivität beeinflussen): Bei fast ausschliesslicher Äsung auf Lärchen vermochten die Hühner dank des konzentrierten Angebotes an in relativ voluminösen Stücken aufgenommenen Lärchentreiben den Kropf rasch zu füllen, weshalb die ersten bereits kurz vor 08.00 h, andere bis spätestens 09.00 h die Höhlen bezogen. Nach einer Verdauungszeit von ungefähr 6 bis 7 Stunden war der Kropf wohl weitgehend leer (in den Höhlen lag die übliche Tagesration von 35—43 Kotstücken, etwa die Hälfte der Nachtration), denn die Äsung setzte zwischen 14.30 h und 15.30 h, also verhältnismässig früh wieder ein. Das Aktivitätssende lag nach einer erneut kurzen Äsungszeit weit früher als üblich vor SU.

Bei der Interpretation der biologischen Zweckmässigkeit des zur Balzzeit stark vorverschobenen Aktivitätsbeginns am Morgen (vgl. S. 251 ff.), denken LIND (1961) und HJORTH (1968) primär an den Schutz vor Feinden am Balzplatz (Habicht; siehe auch KOIVISTO 1965 in Zusammenhang mit dem zeitlichen Erscheinen der Hennen am Balzplatz), während U. GLUTZ (in GLUTZ u. a. 1973 und pers. Mitt.) in dem durch den Helligkeitsgrad gesteuerten früh- und gleichzeitigen Wiederbesetzen der Territorien einen Vorteil für die möglichst kampflo-

Behauptung der Territorien sieht und vor allem auf den im Winter auf ein Minimum eingeschränkten Energieverbrauch hinweist.

4.2. Bedeutung der Schneehöhlen für den Wärmehaushalt der Birkhühner

Es ist einleuchtend, dass die Hühner unter nordischen und hochalpinen Winterbedingungen in den Höhlen vor Kälte und Wind und somit vor grösseren Wärmeverlusten geschützt sind (mittlere Monatstemperaturen im Aletschreservat siehe ZETTEL 1974, S. 188; Minimaltemperaturen: Nov. $-17,8^{\circ}$, Dez. $-24,0^{\circ}$, Jan. $-22,9^{\circ}$, Feb. $-27,8^{\circ}$, März $-20,3^{\circ}$, April $-17,1^{\circ}$ C, Daten für 1936–1941 nach MERCANTON 1940). Dass dieser Schutz effektiv vorhanden und bedeutend ist, zeigen folgende Untersuchungen: GULLION (1970) stellte in Minnesota fest, dass, bei Tiefsttemperaturen von bis -41° C 15 cm über dem Schnee, 18–25 cm unter der Schneeoberfläche ziemlich konstante Temperaturen zwischen -3° und -7° C registriert werden. Der Wärmeverlust von auf konstanter Temperatur gehaltenen Aluminiumkannen im Schnee ist halb so gross wie darüber (KOSKIMIES 1958). Die kritische Temperatur, unterhalb welcher der Grundumsatz zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur zu steigen beginnt, beträgt beim Moorschneehuhn *Lagopus lagopus* im Winter $-8,5^{\circ}$ C, beim Alpenschneehuhn *L. mutus* 0° C (beide nach WEST in IRVING 1972), beim Kragenhuhn *Bonasa umbellus* -5° C (von GULLION 1970 geschätzt). Nimmt man für das Birkhuhn eine kritische Temperatur von ähnlicher Grössenordnung an, so sehen wir, dass besonders in Winternächten im Aletschgebiet häufig unterhalb dieses Wertes liegende Aussentemperaturen auftreten.

GESSAMAN (1968 zit. IRVING 1972) konnte nachweisen, dass der Grundumsatz der in der Arktis lebenden Schneeeule *Nyctea scandiaca* bei einer Windgeschwindigkeit von 10 km/h und einer Aussentemperatur von -10° C gegenüber Windstille auf das Doppelte, bei 30 km/h auf das sechsfache (extrapoliert) ansteigt! Eigenbewegungen des Tieres hatten ebenfalls einen kühlenden Effekt. Im Aletschwald herrscht praktisch nie Windstille; der fast ständige Windzug vermag im Gegenteil auch den Beobachter merklich abzukühlen. Der gegenüber freien Ruheplätzen weit bessere Windschutz in einer Schneehöhle dürfte während der im Hochwinter mehr als 18 Stunden dauernden täglichen Ruhezeit vorteilhaft sein. Nach GULLION (1970) sind primär die Schnee- und Temperaturverhältnisse des Winters für die Bestandsschwankungen verantwortlich: Auf Winter mit tiefen Temperaturen und Schneebedingungen, die den Bezug von Höhlen verunmöglichen, folgen Brutperioden mit niedriger Fortpflanzungsrate und dadurch ein Rückgang der Kragenhuhnbestände (*Bonasa umbellus*). Es ist anzunehmen, dass sich häufige Störungen in Schneehöhlen ruhender Hühner ebenfalls negativ auf deren «Frühjahrskondition» auswirken wird.

4.3. Anforderungen an die Struktur des winterlichen Biotops

Die adulten Hähne sind ganzjährig stark ortsbunden und verlassen ihren brutzeitlichen Aufenthaltsraum kaum, während die Hennen (und vorjährigen ♂) besonders im Winter weiter im Gelände umherstreifen. «Die Sesshaftigkeit der sich im Winter hauptsächlich von Koniferen ernährenden alpinen Populationen ist offenbar noch grösser als diejenige von Populationen, bei denen beispielsweise Birkenäsung im Vordergrund steht. Diese ausgeprägte Sesshaftigkeit macht einen reichgegliederten Biotop notwendig, der den verschiedenen Ansprüchen gerecht

wird» (zit. nach GLUTZ u. a. 1973). Berücksichtigt man neben der geringen Ausdehnung des Aktionsraumes (oder der genutzten Fläche) die vergleichsweise zu anderen guten Birkhuhnbiotopen hohe Siedlungsdichte, dürfen wir wohl annehmen, dass unser Biotop den Anforderungen der Birkhühner weitgehend entspricht. Für die Winterverhältnisse besonders bedeutungsvoll scheinen uns die nachfolgend beschriebenen Eigenschaften.

Für die *Äsung*: Durch eine stark strukturierte Topographie mit Steilhängen, Felsen und Blöcken, wo der Schnee leicht abrutscht oder ferngehalten wird und die dichten Arven, unter welchen die Bodenvegetation erst durch grosse Schneemengen vollständig bedeckt wird, stehen den Birkhühnern während grossen Teilen des Winters die stark bevorzugten Vaccinien (ZETTEL 1974) zur Verfügung. Auch unterhalb der Waldgrenze, wo die frostempfindlichen Vaccinien besser gedeihen als an den vom Schneehuhn bevorzugten, windgefegten Stellen auf Gräten, finden sich solche Voraussetzungen im ganzen Wald. Es ist wahrscheinlich, dass sich ein Rückgang der Vaccinien, wie er vielfach in bewirtschafteten Bergwäldern beklagt wird, stärker auswirken wird als die Art der vorhandenen Baumnahrung. Diese steht im Aletschwald als Zusatznahrung in Form von Lärchen und Arven und nach vollständigem Zuschneien der Bodenvegetation als Ersatznahrung (dann hauptsächlich Lärchentriebe, in Mastjahren auch Arvenzäpfchen; ZETTEL 1974) in ausreichender Menge und offenbar auch Qualität zur Verfügung.

Zum *Ruhen*: Die lockere Waldstruktur ermöglicht das Ruhen in offenen, geeignet beschaffenen Schneeflächen und lässt eine ungehinderte Flucht zu. Nahrungsangebot (Birken) und Offenheit des Geländes (zusammenhängende, das Graben von Höhlen ermöglichende Schneeflächen) kennzeichnen denn auch die in Finnland bevorzugten Wintereinstände (SEISKARI 1962).

Wenn nun zusätzlich, wie im Aletschwald, die Balzplätze der einzelnen Balzgruppen innerhalb des für Äsung und Ruhe geeigneten Biotops liegen, so könnte dieser Faktor für die extreme Reduktion des ganzjährigen Aufenthaltsraumes adulter Hähne bestimmend sein. Inwieweit das (dank der besonderen Lage am Gletscher) auf der Moräne vorhandene Birkenangebot den Biotop für die Hennen im Winter besonders attraktiv macht oder zumindest von Bedeutung ist, kann noch nicht mit Sicherheit beantwortet werden (vgl. ZETTEL 1974, S. 215 f.). Weitere Aufschlüsse über die Anforderungen der Hühner an einen optimalen Winterbiotop hofft unser Team nun aus dem Vergleich mit entsprechenden Untersuchungen in vielleicht suboptimalen Biotopen, wie beispielsweise in Fichtenwäldern der Nordalpenzone, zu erhalten. Nach BUSSMANN & GWERDER (1935) sollen die Birkhühner im schneereichen Februar 1935 das Urserental verlassen haben, ungünstigen Bedingungen also recht weit ausgewichen sein.

4.4. Nahrungsbeschränkung

SIIVONEN (1957) hat die der Eiablage unmittelbar vorausgehende Periode untersucht und festgestellt, dass *frühe Bodenäsung* für das Wiedererlangen einer guten Kondition der Hennen und damit für die Nachwuchsrate entscheidend ist, während SVÄRDSON (1957) den für die Kondition der Population und deren Fortpflanzung bedeutenden Faktor im Angebot der *Winternahrung* sah. Die Ergebnisse ZETTELS (1974) weisen in dieselbe Richtung: Hennen bevorzugen gegenüber den Hähnen proteinreichere Winternahrung. Bedeutsamer als eine allen-

falls seltene Nahrungsverknappung dürfte sich demnach auch bei uns eine qualitative Beschränkung des Nahrungsangebotes auswirken, worüber unsere laufenden Verdaulichkeitsexperimente weiteren Aufschluss geben sollen: Falls die Hühner bei früh einsetzenden Schneefällen und hoher Schneedecke allzulange auf die nährstoffärmere Baumnahrung angewiesen sein müssten und/oder eine sich im Frühling hinauszögernde Ausaperung erst spät nährstoffreiche Bodenäsung erlauben würde, ist anzunehmen, dass die normale Gewichtsentwicklung der Hühner verzögert würde und dass somit vor allem die Hennen in suboptimaler Kondition das Brutgeschäft antreten müssten. Nach einem herbstlichen Gewichtsanstieg mit Maximum im November verlieren beide Geschlechter im Laufe des Winters an Gewicht. Die Hennen zeigen aber zur Eiablage normalerweise wieder hohe Werte (GLUTZ u. a. 1973). Für ihre raschere Gewichtszunahme im Frühling dürfte neben der Aufnahme proteinreicher Nahrung (GARDARSSON & MOSS 1970 für *Lagopus lagopus*, ZETTEL 1974) bedeutsam sein, dass sie ausgiebiger äsen als die viel Zeit und Energie für die Balz aufwendenden Hähne.

Die diskutierten möglichen Wirkungen verschiedener Faktoren auf die brutzeitliche Kondition der Hühner müssen weiter geprüft werden. Verlässliche, langfristige Bestandszählungen und Siedlungsdichteangaben, wie sie bisher aus den Schweizer Alpen fehlen, sind dazu als eine der Voraussetzungen unerlässlich. Es scheint sich aber jetzt schon zu bestätigen, dass die meteorologischen Verhältnisse während der frühen Aufzuchtzeit die kurzfristige Bestandsentwicklung einschneidender beeinflussen können als irgend welche anderen Faktoren ausserhalb der Brutperiode (s. z. B. auch MARCSTRÖM 1960; GLUTZ u. a. 1973, S. 127).

4.5. Ausblick und Anregungen

Aufgrund der gegenwärtigen Kenntnisse und Bedürfnisse wird unsere Arbeitsgruppe künftig die Bestandsentwicklung, den Winteraufenthalt der ♀ und jungen ♂ sowie die Aktivität der ♀ vor der Brutperiode im Aletschwald weiterverfolgen und als Schwerpunkt zum Vergleich den brutzeitlichen und ganzjährigen Aufenthaltsraum sowie die Siedlungsdichte der Birkhühner im subalpinen Fichtenwald untersuchen.

In andern ausgewählten Biotopen und geographischen Lagen wären langfristige Bestandsaufnahmen, die Anhaltspunkte für grossräumige Siedlungsdichteberechnungen und die Bestandsentwicklung geben, dringend erwünscht!

ZUSAMMENFASSUNG

Der vorliegenden Arbeit liegt die Frage zugrunde, ob unter den klimatisch-meteorologischen Bedingungen des Hochgebirgswinters für das Birkhuhn ernährungsökologisch kritische Situationen auftreten können. Von 1969 bis 1973 wurden durch Direktbeobachtung Aktivitätsrhythmus, Nahrungserwerb, Ruheverhalten, Biotopansprüche, brutzeitlicher und ganzjähriger Aufenthaltsraum und Bestandsentwicklung untersucht. Das etwa 5 km² grosse Untersuchungsgebiet umfasst das Aletschwald-Reservat und angrenzende, von der Population des Reservates bewohnte Zonen. 26 Hühner wurden individuell markiert.

Der *Tagesrhythmus* ist von November bis Mai zweiphasig. Im Mai dauert die Aktivitätsphase vormittags 5—6 Stunden (nachmittags weniger als 5 Stunden), wovon bei balzenden ♂ etwa 2 Stunden auf den Nahrungserwerb fallen. Unter hochwinterlichen Verhältnissen reduzieren die Hühner ihre Aktivität extrem auf den pro Aktivitätsphase etwa 1 Stunde dauernden Nahrungserwerb. Solange eine wenigstens 30 cm hohe, lockere Schneedecke es ermöglicht, *ruhen* sie in *Schneehöhlen*, sonst in oder unter Koniferen.

Der *Nahrungserwerb* der Birkhühner wird durch Schnee, Rauheif, Nebel, tiefe Temperaturen und Wind nicht beeinträchtigt. Eine quantitative Nahrungsbeschränkung trat auch unter extremen Winterverhältnissen nicht auf.

Die Anforderungen der Hühner an *Asung*-, *Ruhe*- und *Balzplätze* werden beschrieben. Der lichte, von Steilhängen, Felsen und Blöcken durchsetzte Lärchen-Arvenwald bietet ganzjährig ideale Ernährungsbedingungen, indem die bevorzugten Vaccinien mindestens lokal fast immer zugänglich bleiben und Lärche (in Mastjahren auch Arve) hochwertige Ersatznahrung liefern. Geeignete, in der Regel nahe des zuletzt aufgesuchten Äsungsplatzes liegende Ruheplätze sind genügend vorhanden; die derzeit besuchten Balzplätze können dagegen nicht als optimal bezeichnet werden und beschränken möglicherweise sogar die Zahl der balzenden Hähne.

Die adulten Hähne sind eng an ihren Balzplatz gebunden und entfernen sich davon kaum weiter als 1 km. Der *ganzjährige Aufenthaltsraum* einer Balzgruppe misst 90 bis 120 ha.

Zählungen zur Hochbalz ergaben für 1973 einen *Bestand* von mindestens 34 Hähnen, was bei der Annahme eines wahrscheinlichen Geschlechterverhältnisses von 1 : 1 bezogen auf die Untersuchungsfläche eine Siedlungsdichte von 13—14 Birkhühnern pro km² ergibt. Trotz eines in den Jahren 1969—1973 gleichbleibenden Bestandes war am ehemals bedeutendsten Balzplatz ein dauernder Rückgang zu verzeichnen, welcher auf die Zunahme touristischer Störungen nach Eröffnung eines Skiliftes zurückgeführt wird.

Die *Diskussion* ist zentral auf die Frage des Energie- und Nährstoffhaushaltes der Birkhühner im Winter gerichtet: Mit der Einschränkung der Aktivität auf das zum Nahrungserwerb notwendige Minimum, der Reduktion des Wärmeverlustes beim Ruhen in Schneehöhlen sowie der Nutzung eines mindestens quantitativ jederzeit ausreichenden Nahrungsangebotes ist das Birkhuhn auch im Winter bestens an hochalpine Verhältnisse angepasst. Über die Qualität der Winternahrung werden wir nach Abschluss unserer Verdaulichkeitsversuche mehr sagen können. Es scheint sich aber jetzt schon zu bestätigen, dass die meteorologischen Verhältnisse während der frühen Aufzuchtzeit die kurzfristige Bestandsentwicklung einschneidender beeinflussen als irgend welche anderen Faktoren ausserhalb der Brutperiode.

SUMMARY

The present paper deals with several aspects of the winter ecology of the Black Grouse and specifically with the question whether climatic and meteorological conditions in the High Alps may cause at any time of the year a critical shortage of food. The pertinent data were collected from March 1969 to December 1973.

The *observation area*, about 5 sqkm in surface, extends over the Aletschwald Nature Reserve and the immediate surroundings. Its central zone extends from 1900 to 2200 m above sea level on the northwestern slopes of the Riederfurka — Hohfluh — Moosfluh range overlooking the Aletsch Glacier and is chiefly covered by an open larch and Arolla pine forest with a dense ground cover of dwarf shrubs. Below it there extends the recent moraine zone of the glacier, and above it a zone with crowberry heath and alpine grassland. For a description of location, climate, geological conditions and vegetation viz. ZETTEL 1974, p. 187—194, pls. 2—4. Beginning in 1971, 26 grouse were banded and dye-marked with individual and distinctive stripe patterns on the flight feathers.

Activity patterns. From November through May the activity of the Black Grouse shows two peaks daily (Figs. 1 and 2). There are two phases of activity: one in the morning, the other in the evening, separated by a distinct period of rest around noon (onset and end of activity viz. Figs. 3 and 4). In December and January the population is active 5 ½ hrs and rests 18 ½ hrs a day. In May however the ratio is 11 ½ hrs vs. 12 ½ hrs (Table 1). During the mating season, the periods of activity last 5 to 6 hrs in the morning (somewhat less in the afternoon) of which displaying cocks spend about 2 hrs acquiring food. But in winter the grouse concentrate their activity on the intake of food which lasts about 1 hr. The length of an individual period of activity can be reduced to an extreme minimum (about 1 hr or even less).

Roosting. A loose snow cover at least 30 cm deep (which is usual from October to April) enables the grouse to dig burrows for roosting during the day as well as at night

(Plate 1). A Black Grouse is able to completely disappear from the surface of the snow within one minute after beginning to burrow. At temperatures around or little below 0°C they may rest on the ground or in trees as they do during the snowfree season.

Acquisition of food. During the five years of observation it never occurred that the acquisition of food was impaired by weather conditions (low temperatures, fog, snow-fall or strong winds), and so no instance of a serious food shortage was established. The birds easily cut off their hard and fibrous food, such as needles, cones, buds and twigs. By means of their beaks the grouse can uncover parts of plants lying just below the surface of the snow, but they never burrow tunnels for the purpose of gathering food. While feeding on trees they brush the snow off the branches or shake young larch twigs to free them of frost. Critical conditions could possibly arise through the icing of food. Few snow crystals taken in with the nutrition however do not seem to threaten the health of the grouse, since they satisfy their need for liquids by eating snow.

Feeding ranges. Ground feeding prevails even in winter as long as dwarf shrubs can be found on snowfree spots beneath trees and large boulders, on rocks or windswept terrain. In looking for food the grouse are able to walk over distances of up to several hundred meters. Exclusive feeding on trees does not occur before dwarf shrubs and bushes are completely covered by snow (Plate 4, Table 2). Now the distances covered during each feeding period are in general very short: The birds fly from their snow-burrows on to nearby trees and after browsing will again burrow in the immediate vicinity. With increasing spring temperatures the first plants to appear have so strong an attraction that the grouse do not shrink any longer from flying to them over increased distances. The open larch and Arolla pine forest interrupted by steep slopes, interspersed with rocks and boulders offers yearround conditions ideally suited to safeguard the birds' nutrition, since the preferred Ericaceae are, at least in places, almost always available, and since larch trees or a rich supply of Arolla pine cones offer a highly valuable substitute food.

Roosting places are as a rule found in the immediate vicinity of the feeding area last visited by the birds. Burrows are located in open snow fields. Potential roosting places are always available on or under the branches of Arolla pines (Fig. 6).

Display grounds. The arenas B through E visited by the majority of the cocks at the present time offer inadequate conditions. The number of cocks displaying at the more suitable arena A (Riederfurka) decreased steadily from the mid-sixties to 1973, which must be attributed to increasing interference by tourists, as the overall population figures were found to remain more or less invariable during the observation period (Table 3).

Home range. The grouse inhabit the larch and Arolla pine forest roughly between 1900 and 2200 m above sea level regularly and during the whole year. The adult cocks demonstrate a strong affinity to their display grounds. As a rule they feed and roost at distances of less than 1 km from them near the timber line. The home range of a lek consisting of 7 to 10 ♂ covers an area 90 to 120 ha in size (Plate 2). The hens and juvenile cocks have a less sedentary disposition than the adult cocks, but they hardly leave the observation area measuring 5 sqkm.

Population development. From 1969 to 1973 the total population remained roughly the same. In 1973 simultaneous counts at the arenas A to E and in the adjacent areas proved the presence, during the mating season, of at least 34 cocks (Table 3). Assuming a sex-ratio of 1:1 quite evident within our area of investigation, a population density of 13 to 14 grouse per sqkm can be estimated.

The *discussion* then focuses upon the question of how the Black Grouse behave with respect to energy consumption and nutrition. By limiting their activity to a mere intake of food, by reducing the loss of body heat through prolonged periods of burrow-roosting and by utilizing a food supply that is at least sufficient in quantity the Black Grouse demonstrate that they are perfectly adapted to life under severe conditions of winter near the timber line of the Alps. We will be able to say more about the quality of its winter nutrition after finishing experiments concerning its digestibility. Even now however, it seems safe to assert that the meteorological conditions during the fortnight after hatching influence more decisively the short-term population fluctuations than any other factors.

RÉSUMÉ

Ce travail concerne divers aspects de l'écologie hivernale du Tétrás lyre. On essaye de savoir si les conditions météorologiques hivernales des hautes alpes peuvent causer une disette critique. Les observations ont été faites de 1969 à 1973.

Le *secteur d'observation*, d'une surface d'environ 5 km², englobe la réserve de la forêt d'Aletsch et ses environs immédiats. Une description détaillée de localité, du climat, des conditions géologiques et de la végétation se trouve dans ZETTEL (1974 p. 187). Depuis 1971 26 oiseaux ont été bagués et pourvus de marques distinctives sur les rémiges.

Rythme d'activité: De novembre à mai on enregistre deux sommets dans l'activité quotidienne des Tétrás, ces deux phases étant séparées par une période de repos au milieu de la journée. En mai la période matinale dure 5 à 6 heures dont les coqs paradant utilisent deux à se nourrir. Par contre, pendant les conditions hivernales les plus dures (en général en février-mars), les Tétrás consacrent leur activité uniquement à la recherche de la nourriture, qui dure environ une heure par période d'activité, parfois moins. Le reste du temps ils se reposent dans des gîtes creusés dans la couche de neige poudreuse d'au moins 30 cm.

Prise de nourriture: Pendant les cinq années d'observations il n'est jamais arrivé que la neige, le brouillard, le givre, de basses températures ou des vents violents aient empêché la prise de nourriture.

Zones de nourrissage: Les Tétrás cherchent de la nourriture au sol même en hiver, aussi longtemps que les buissons nains peuvent être trouvés dans les endroits libres de neige. Elle est recherchée uniquement dans les arbres quand les buissons sont complètement recouverts de neige. La forêt claire de mélèzes et d'aroles interrompue par des pentes raides et parsemées de blocs de rochers offre toute l'année des conditions de nutrition idéales pour les oiseaux, puisque les éricacées préférées sont presque toujours localement disponibles, et que les jeunes rameaux des mélèzes ou une abondante récolte de cônes d'aroles constituent une nourriture de remplacement de haute valeur nutritive.

Les places de repos se trouvent normalement dans le voisinage immédiat du dernier endroit de nourrissage visité par les oiseaux. Les gîtes sont situés dans les champs de neige. Des places de repos sur ou sous les branches des conifères sont toujours disponibles.

Les places de parade. Les places B à E visitées par la majorité des coqs actuellement offrent des conditions inadéquates. Le nombre de coqs paradant à la meilleure place A (Riederfurka) a diminué constamment de 1964 à 1973, ce qui doit être attribué à un dérangement toujours croissant de la part du tourisme.

Domaine vital: Les coqs adultes sont très liés à leurs places de parade. Le domaine vital d'un groupe de 7 à 10 coqs occupe une surface de 90 à 120 hectares. Les poules et les jeunes coqs sont moins sédentaires que les mâles adultes mais ils quittent à peine le secteur d'observation de 5 km².

Evolution de la population. De 1969 à 1973 la population est restée à peu près constante. En 1973 des dénombrements simultanés aux places de danse A à E et territoires avoisinants ont prouvé la présence, pendant la saison des amours, d'un minimum de 34 coqs. En admettant un sexe-ratio de 1 : 1 on peut estimer la densité de la population à 13—14 Tétrás par km².

La *discussion* concerne la question du maintien de l'équilibre énergétique du Tétrás lyre. En limitant son activité uniquement à la prise de nourriture, en réduisant la perte de chaleur corporelle par des périodes prolongées de repos dans la neige et en utilisant une source de nourriture suffisante au moins quantitativement, le Tétrás lyre prouve qu'il est parfaitement adapté à la vie sous les conditions hivernales sévères de la haute montagne. Nous pourrions en dire plus concernant la qualité de la nourriture hivernale lorsque nous aurons terminé des expériences concernant sa digestibilité. Mais dès maintenant il semble que les conditions météorologiques dans la période suivant l'éclosion des poussins influencent davantage l'évolution de la population à court terme que n'importe quel autre facteur.

LITERATUR

Angeführt sind nur Arbeiten, die nicht schon bei ZETTEL (1974) zitiert sind.

- ASCHOFF, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Nat. wiss.* 41: 49—56.
 — (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.* 15: 1—30.
 — (1967): Circadian rhythms in birds. *Proc. XIV Int. Orn. Congr. Oxford 1966*: 81—105.
- BARELLI, M. (1972): Le parate nuziali dei fagiani di monte. *Nostro Paese* 24: 243—253.
- BOBACK, A. W., & D. MÜLLER-SCHWARZE (1968): Das Birkhuhn. *Neue Brehm-Bücherei* 397, Wittenberg-Lutherstadt, 102 S.
- GULLION, G. W. (1970): Factors affecting Ruffed Grouse populations in the boreal forests of northern Minnesota, USA. *Finnish Game Res.* 30: 103—117.
- HILDEN, O., & J. KOSKIMIES (1969): Effects of the severe winter of 1965/66 upon winter bird fauna in Finland. *Orn. Fenn.* 46: 22—31.
- HJORTH, I. (1968): Significance of light in the initiation of morning display of the black grouse. *Viltrevy* 5: 39—94.
- HÖGLUND, N. H. (1952): Capercaillie reproduction and climate. *Pap. Game Res.* 8: 78—80.
 — (1955): Körpertemperatur, Aktivität und Vermehrung beim Auerwild. *Viltrevy* 1: 1—87 (schwed. mit engl. und dtsch. Zusammenfassung).
- IRVING, L. (1972): Arctic Life of Birds and Mammals. Including Man. In HOAR, W. S., u. a. (Ed.): *Zoophysiology and Ecology*, Vol. 2. Berlin, Heidelberg, New York.
- KOIVISTO, I. (1965): Behavior of the Black Grouse during the spring display. *Finnish Game Res.* 26: 1—60.
- KOSKIMIES, J. (1958): Snow cover as heat insulator. *Suomen Riista* 12: 137—140.
- LIND, E. A. (1961): On the morning flight and onset of daily activity of Black Grouse. *Suomen Riista* 14: 75—81.
- LUDWIG, A. (1894): *Das Birkwild, dessen Naturgeschichte, Jagd und Hege*. Wien, 254 S.
- MARCSTRÖM, V. (1960): Studies on the physiological and ecological background to the reproduction of the Capercaillie. *Viltrevy* 2: 1—85.
- PORKERT, J. (1969): Zum Übernachten unserer Waldhühner im Schnee. *Opera Corcon-tica* 6: 93—102.
- RAJALA, P. (1962): On the ecology of the broods of capercaillie, black grouse and willow grouse. *Suomen Riista* 15: 28—52.
- ROBEL, R. J. (1969): Movements and flock stratification within a population of Black-cocks in Scotland. *J. Animal. Ecol.* 38: 755—763.
- SHIVONEN, L., & J. KOSKIMIES (1955): Population fluctuations and the lunar cycle. *Pap. Game Res.* 14: 1—22.
- SHIVONEN, L. (1957): The problem of the short-term fluctuations in numbers of tetraonids in Europe. *Pap. Game Res.* 19: 1—44.
- SVÄRDSON, G. (1957): The «invasion» type of bird migration. *Brit. Birds* 50: 314—343.
- ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 71: 185—246.

H.-R. Pauli, Chros, 2513 Twann