

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

Zur Ökologie des Haselhuhns *Bonasa bonasia* in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura¹

von NIKLAUS ZBINDEN

Während wir über Biotop, Siedlungsdichte und zum Teil über saisonale Biotopwechsel des Haselhuhns in seinem Hauptverbreitungsgebiet, der kontinental geprägten borealen Nadelwaldzone, gut im Bild sind und auch südwestlich daran anschließende Populationen NE-Polens und des Böhmerwaldes näher untersucht wurden, fehlen entsprechende Angaben aus dem Jura fast gänzlich. Durch das hier gebietsweise seltene Vorkommen von Betulaceen und Vaccinien weichen die Vegetationsverhältnisse wesentlich von denjenigen der obengenannten Regionen ab. Um der Art einen optimalen Lebensraum erhalten zu können und ihre zum Teil wohl klimatisch bedingten Bestandesrückgänge nicht durch forstwirtschaftliche Maßnahmen zusätzlich zu beschleunigen, sind Kenntnisse der Biotopansprüche eine wesentliche Voraussetzung. Immerhin hat sich gezeigt, daß das Haselhuhn auch in bewirtschafteten Wäldern durchaus vorkommen kann und unter Umständen einen relativ starken Erholungsdruck erträgt. Wie die Biotopansprüche ist auch die Nahrungszusammensetzung nur aus der borealen Nadelwaldzone genügend erfaßt. Wegen der hier überall gegebenen Möglichkeiten, im Winter auf Birken oder Erlen zu äsen, ist das Bild sehr einheitlich. Umfassendere Nahrungsuntersuchungen aus den mitteleuropäischen Bergwäldern, in denen sich das Haselhuhn zum Teil großflächig auf Ersatznahrungspflanzen einstellen muß, fehlen. Die Nährstoffanalyse wurde beim Haselhuhn bisher kaum verwendet, um Nahrungsqualität und -selektion zu verstehen.

Zu großem Dank verpflichtet bin ich vorab meinen Schwiegereltern, die mir durch ihre großzügige finanzielle Unterstützung eine volle Beschäftigung mit dem Thema ermöglichten. F. Benoit (Romont s. Biemme) führte mich in das Gebiet ein und bot mir damit eine entscheidende Starthilfe. Dr. C. Béguin (Neuchâtel), A. Brentano (La Neuveville), Dr. N. Koch und F. Näscher (Zürich) waren mir bei der Bearbeitung botanischer und waldbaulicher Fragen behilflich. A. Brentano stellte mir zudem im Untersuchungsgebiet eine Unterkunft zur Verfügung, was die Arbeit zeitweise wesentlich erleichterte. Die Nährstoffanalysen wurden in dankenswerter Weise von Dr. K. Hüni (Posieux) durchgeführt. Für sein Eingehen auf meine speziellen Probleme bin ich ihm besonders dankbar. Meine Frau Veronika unterstützte die Arbeit einerseits durch tatkräftige Mithilfe, andererseits durch das Verständnis, das sie ihr entgegenbrachte. Dr. F. Müller (Hettenhausen, BRD) übermittelte Übersetzungen russischer Arbeiten, ohne die eine Auswertung dieser Befunde fragmentarisch geblieben wäre. Meinem Vater bin ich für das Zeichnen der Abbildungen, A. Schmalz und Dr. H.-R. Pauli für die kritische Durchsicht des Manuskriptes dankbar. Dr. F. Schwarzenbach (Chur) hat mich

¹Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (3.593-0.75) und der Basler Stiftung für biologische Forschung. Gedruckt mit Unterstützung der Forstdirektion des Kantons Bern und der Gesellschaft SEVA/Schweizer Zahlenlotto Bern.

in statistischen Fragen beraten. F. Gehringer (Neuchâtel) und Dr. F.-W. Hillgarter (Wolfsberg, A) haben mir Material aus Kröpfen überlassen, das wertvolle Feststellungen erlaubte. Dr. N. Kuhn, Dr. G. Eichenberger (Birmensdorf) sowie D. Zbären (Bern) halfen bei der Übersetzung der Zusammenfassung. Prof. Dr. U. N. Glutz von Blotzheim gab mir als Leiter der Arbeit viele wesentliche Anregungen und Literaturhinweise. Dafür sowie für seine Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts bin ich ihm zu ganz besonderem Dank verpflichtet. Schließlich möchte ich für die Druckkostenbeiträge, die seitens der Forstdirektion des Kantons Bern und aus Mitteln der Gesellschaft SEVA/Schweizer Zahlenlotto zugesichert sind, verbindlich danken.

I. Biotop, Siedlungsdichte und saisonale Territoriumsnutzung

1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet, ein gleichmäßig mit etwa 30 % geneigter, SSE-exponierter Hang des Chasseral, liegt in der südöstlichen Randkette des Faltenjura (Koordinaten 47° 07' N/7° 03' E).

1.1. Klima, Geologie

Mangels ganzjähriger Messungen läßt sich das Gebiet klimatisch nicht genau beschreiben. Klimadaten für zwei nahegelegene Stationen (Chaumont ca. 10 km SW, Weißenstein ca. 38 km ENE) finden sich in Tab. 1. Der erste bleibende Schnee fällt im November (ausnahmsweise bereits Ende September). Das Gebiet ist auf einer Höhe von 1200 m ü.M. Ende April/Anfang Mai ausgeapert. Die Winter 1972–1978 waren gekennzeichnet durch mildere Perioden, in denen ein Teil des Bodens zeitweise schneefrei war. Die geringste maximale Schneehöhe wurde 1973/74 mit 60 cm, die größte 1977/78 (Februar) mit 170 cm festgestellt.

Der Untergrund besteht aus Kalkgesteinen des Oberen Malm (Portlandkalke, Kimeridgkalken), deren Schichten parallel zur Oberfläche liegen. Alpine Moränen mit Silikat-Material reichen zum Teil bis 1000 m ü.M. (Krähenbühl 1967; Geol. Atlas Schweiz 1 : 25 000, Bl. 60 Bielersee 1971). Größere und kleinere Brocken des Kalkgesteins sind überall an der Oberfläche zu finden, und stellenweise treten auch kleine Flächen des anstehenden Untergrundes hervor. Oberirdische Wasserläufe fehlen.

1.2. Vegetation

1.2.1. Klimaxgesellschaften

Der Chasseral ist auf der untersuchten Fläche NW Nods zwischen etwa 1000 und 1400 m ü.M. bewaldet. Die Grenzen sind anthropogenen Ursprungs. Ent-

TABELLE 1. Klimadaten für zwei dem Untersuchungsgebiet nahegelegene Stationen, 1963–1972 (Ann. Schweiz. Meteorol. Zentr.-Anst. 100/1963–109/1972). – *Annual and monthly mean temperatures and annual total precipitation from two stations near the Chasseral.*

Station	Temperatur (°C)				Niederschläge (cm)
	Jahresmittel	Januar	Februar	Juli	Jahressumme
Chaumont, 1138 m ü.M. 47°03' N/6°59' E	5,4	-2,7	-2,1	14,2	112,9
Weißenstein, 1225 m ü.M. 47°15' N/7°29' E	5,2	-2,3	-2,1	13,5	131,2

sprechend dem Klima und der Höhenstufe werden die Wälder von der Buche *Fagus sylvatica* geprägt. Nach Moor (1952) und Pfadenhauer (1973) läßt sich die Vegetation des geschlossenen Waldes in drei Gesellschaften unterteilen: Ein Fagetum typicum (Cardamino heptaphyllae-Fagetum) mit dem unteren Waldrand als untere Grenze bis etwa 1100 m ü.M., daran anschließend ein Abieti-Fagetum (Abieti-Fagetum elymetosum und Ausbildung mit *Adenostyles alliariae*) und ab etwa 1300 m ü.M. ein Aceri-Fagetum, das ursprünglich auch die höhergelegenen waldfähigen Flächen besiedelt haben dürfte.

1.2.2. Waldwirtschaft²

Seit jeher wurde der Wald des Chasseral als Hochwald bewirtschaftet. Bevor um 1850 Mauern angelegt wurden, um dem Vieh den Zutritt zum Wald zu verunmöglichen, betrieb man allerdings großflächig Waldweidenutzung. Bewaldete Weideflächen sind auch heute noch vorhanden. Da der nach SSE gerichtete Hang häufig unter starker Windeinwirkung steht, kam es in unregelmäßigen Abständen zu Windwurfkatastrophen (z. B. 1899, 1911, 1956). Bis nach 1920 fand keine geregelte Waldbewirtschaftung statt. Insbesondere die Bepflanzung der offenen Flächen wurde vernachlässigt, und während des Zweiten Weltkrieges wurde der Wald zur Deckung des Holzbedarfs zum Teil stark übernutzt. Starkholzbestände sind deshalb nur schwach vertreten, und nur wenige Bestandesteile erreichen die angestrebte Vorratsmenge von 300–350 m³/ha. Bedingt durch die bereits 1870 empfohlene Förderung der Fichte nimmt diese Art eine größere Fläche ein, als nach der pflanzensoziologischen Stellung des Waldes zu erwarten wäre. Der flachgründige Boden sagt ihr teilweise allerdings nur schlecht zu. Moor (1940) wertet die häufig früh einsetzende Samenproduktion als Zeichen der Schwäche. Zugunsten der Fichte wirkt sich die Beweidung aus, da nur diese Baumart vom Vieh nicht verbissen wird. Interessanterweise wurde noch 1934 eine zu starke Vertretung der Weißtanne befürchtet, wogegen sich diese Art heute wegen eines überhöhten Rehbestandes nur noch schlecht vermehrt. Stellenweise richten auch die ab 1956 am Nordhang ausgesetzten Gamsen Schäden an.

2. Methode

Entlang einer mehr oder weniger fixierten Route wurden alle direkten und indirekten Feststellungen des Haselhuhns kartiert. Seine heimliche Lebensweise und die unauffällige Färbung sowie der Aufenthalt in unübersichtlicher Vegetation verunmöglichten die Durchführung kontinuierlicher Aktivitätsbeobachtungen. Die Haselhühner lernten offenbar im Laufe der Zeit, Begegnungen mit mir zu meiden. Auf meinen Kontrollgängen fand ich jeweils an den gewohnten Stellen Losung, Federn und andere Hinweise auf die Art, doch wurden Beobachtungen der Hühner mit fortschreitender Untersuchung nicht häufiger, obwohl ich über ihre Lebensgewohnheiten und Aufenthaltsorte zunehmend besser im Bilde war. Ebenso reagierte der gleiche Hahn während einer Balzperiode nur wenige Male auf die Lockpfeife, weshalb dieses Instrument nicht häufig benützt wurde. Da bei der Untersuchung nahrungsökologische Fragen im Vordergrund standen, kam dem Finden frischer Losung große Bedeutung zu. Im Winter er-

² Nach Wirtschaftsplänen der Gemeinden La Neuveville und Nods.

leichterten Spuren, Schneehöhlen und größere Kotmengen mit weithin sichtbarer Blinddarmentleerung unter Schlafbäumen das Feststellen des Aufenthaltsortes. Im Sommer erwiesen sich Huderstellen, Baumstrünke und größere, als Warten benutzte Steine als besonders günstig. Die über 1200 Einzelfeststellungen stammen aus dem Zeitraum von 1972–1978.

3. Resultate

3.1. Verbreitung, Biotopstruktur

Eine Betrachtung der Luftaufnahme mit der eingetragenen Verbreitung des Haselhuhns (Abb. 1) zeigt folgendes: Die homogen erscheinende Waldfläche wird gemieden. Besiedelt werden die stärker strukturierten Bestandesteile. Es handelt sich dabei einerseits um die beweideten Partien an der unteren und oberen Waldgrenze, andererseits um die älteren Windwurfflächen. Im Herbst dringt das Haselhuhn entlang von Wegen, an deren Rändern Traubenholunder und Himbeere häufig vorkommen, weit in sonst nicht bewohnte Bestände ein. Die homogene Fläche entspricht dem größtenteils einschichtigen und geschlossenen Hochwald (Abb. 2), der dem Haselhuhn weder geeignete Deckung noch Nahrung bieten kann.

Ohne menschliches Zutun stünden dem Haselhuhn vor allem die Pionierwaldflächen auf Windwürfen zur Verfügung. Durch die Anlage bewaldeter Weiden wurde für das Haselhuhn auch diese Fläche besiedelbar, sobald die extensive Weide eine gewisse Waldregeneration zuließ.

3.1.1. Bewaldete Weide

Je nach Intensität der Beweidung wird auf diesen Flächen die Waldregeneration mehr oder weniger stark verzögert, da Kühe und Rinder die auf den vergrasteten Flächen an sich gehemmte Verjüngung durch Verbiß und Tritt zurückdämmen und damit einen grenzlinienreichen Aspekt des Gebietes aufrechterhalten. Eine direkte Schädigung der Bäume und Sträucher ist heute nicht feststellbar, vielmehr befindet sich der Wald im Vormarsch. Das Mosaik aus vergrasteten Flächen, einzelstehenden Büschen oder Buschgruppen, sehr dichten undurchforsteten, höhen- und altersmäßig stark differenzierten Fichtentrupps und meist locker stehenden großen Bäumen bietet dem Haselhuhn ideale Bedingungen (Abb. 3). Die großen Bäume sind im Freistand aufgewachsen und tragen deshalb zum Teil eine bis zum Boden reichende Krone. Die reichhaltige Baum- und Strauchartenzusammensetzung am unteren Waldrand (Tab. 2 und Ergänzungen im Text) ermöglicht die große Vielfalt an Strukturelementen dieser Bestände. Bedingt durch die kleinere Baum- und Strauchartengarnitur sind die beweideten Flächen am oberen Waldrand vertikal nicht so reich gegliedert. Das teilweise Fehlen

ABB. 1. Nach SSE gerichteter Hang des Chasseral. Die untere Waldgrenze liegt auf der untersuchten Fläche (weiß begrenzt) bei etwa 1000 m ü.M., die obere bei 1400 m ü.M. Das vom Haselhuhn besiedelte Gebiet (schraffiert) tritt als stärker strukturierte Fläche gegenüber den homogen erscheinenden Teilen des unterholzarmen Hochwaldes hervor. (Flugaufnahme der Eidg. Landestopographie vom 18.3.1970. Veröffentlicht mit Bewilligung vom 10.2.1977). – *SSE-exposed slope of the Chasseral. The hatched areas are those preferred by the hazel grouse. The homogeneous parts of tall stands without undergrowth are avoided. The border of the study area is shown by a full line.*

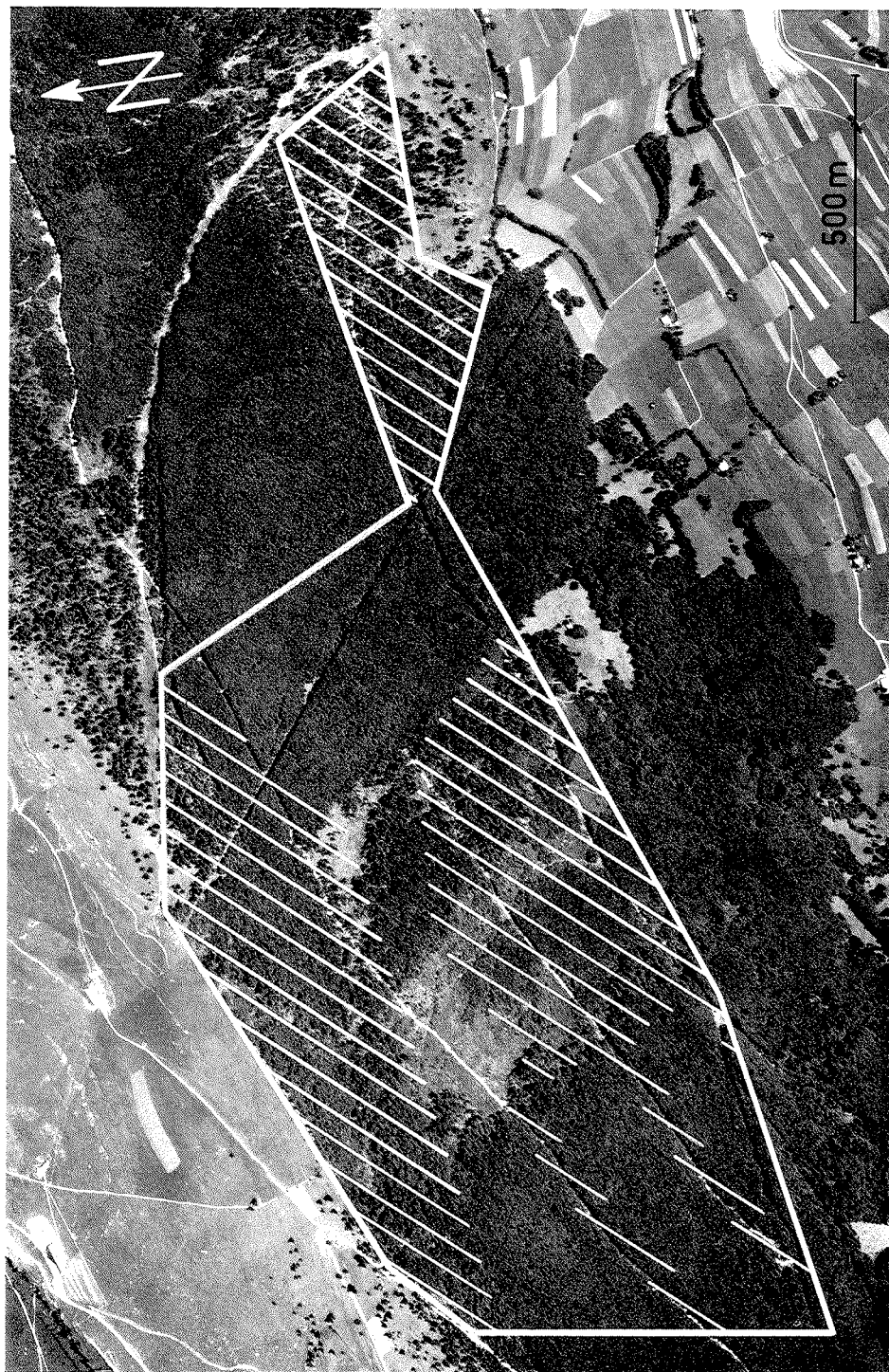




ABB. 2. Einschichtiger, praktisch unterholzfreier Hochwald, der vom Haselhuhn gemieden wird. Der Bestand bietet weder Deckung noch Nahrung. – Tall stands mostly of *Picea abies*, *Fagus silvatica*, *Abies alba*, and *Acer pseudoplatanus* without undergrowth, which offer neither shelter nor food for the hazel grouse.

ABB. 3. Übergangszone Wald/Weide am unteren Waldrand. Die zwischen einzeln oder in Gruppen stehenden Sträuchern und Bäumen liegenden kleinen, grasigen Flächen werden zeitweise von Kühen und Rindern aufgesucht, die durch Tritt und Verbiß die Bildung eines geschlossenen Waldes verhindern. – Zone of transition from forest to pasture at the lower edge of the forest. The grazing cattle restrict a recolonisation of the forest.





ABB. 4. Aufwuchsfläche auf einem alten Windwurf. Der aufgekommene Bergahorn/Buchenbestand wurde locker mit Fichten unterpflanzt. Bedingt durch die Pflege und die Flachgründigkeit des Bodens ist die Laubholzschicht sehr licht. Diese Fläche gehört im Sommer zum Hauptaufenthaltsgebiet des Haselhuhns, bietet im Winter aber zu wenig Deckung. – *Regeneration of an old windfall area. The naturally growing *Acer pseudoplatanus* and *Fagus silvatica* are complemented with planted *Picea abies*. This is a preferred habitat in summer.*

ABB. 5. Das Mosaik von grasigen Blößen, lichten Stangenhölzern, einzeln und in kleinen Gruppen stehenden Nadelhölzern stellt eine ideale Biotopstruktur dar, wenn in der Nähe auch dichtere deckungsreiche Wintereinstände vorhanden sind. – *The pattern of grass patches, light stands of medium height, conifers, single or grouped, provides an ideal habitat, especially with neighbouring denser stands.*





ABB. 6. Mehrschichtige Laub-Nadelholzbestände werden wegen ihrer guten Deckungsmöglichkeiten in mittlerer Höhe besonders im Winter gerne besiedelt. Eingestreute *Sorbus aucuparia* und weitere Weichhölzer an nahen Bestandesrändern liefern die Hauptnahrung. – The mixed stands with trees of different heights are the preferred winter habitat. Interspersed *Sorbus aucuparia* and soft wood species at nearby stand edges provide the main winter food.

ABB. 7. Wegen der hier besonders häufig vorkommenden *Sorbus aria* und *Corylus avellana* sind die gleichzeitig deckungsreichen Bestandesränder im Winter von großer Bedeutung. Auf zeitweise aeren Stellen wird das beliebte *Vaccinium myrtillus* zugänglich, das allerdings nur kleine Flächen bedeckt. – Along stand edges *Sorbus aria* and *Corylus avellana* are abundant and provide the preferred winter food. On the temporarily snow-free patches the rarely occurring *Vaccinium myrtillus* becomes accessible.



einer bodennahen Strauchschicht bewirkt den Stangenholzcharakter dieser Bestände.

3.1.2. Alter Windwurf

Um die Waldregeneration zu beschleunigen, werden in die sich von selbst einstellende Verjüngung aus Laubhölzern auf den Windwurfflächen Fichten gepflanzt. Daß auch nach dieser künstlichen Aufforstung je nach Pflegeart günstige Biotope entstehen können, zeigt die Beschreibung eines Territoriums, auf dessen saisonale Nutzung später noch eingegangen wird.

Die Fläche ist hinsichtlich Baumartenzusammensetzung, Bestandesaufbau und Bestandesentwicklungsstufen in Teilflächen von < 2 ha gegliedert. Holzschleifwege, die alle im Abstand von 50–100 m auf einen befahrbaren Weg führen und sich im oberen Teil des Gebietes zum Teil noch verzweigen, betonen diese Gliederung. Auf der ganzen vom Haselhuhn bewohnten Fläche sind Stämme im Starkholzalter nur gering vertreten. Der größte Teil der Fläche wird von Stangenhölzern bis schwachen Baumhölzern bedeckt. Je nach Untergrund und Pflegeart handelt es sich um stark lückige, einen stufigen Aufbau begünstigende, bis dichte Bestände. Besonders typisch sind die folgenden Ausbildungen:

Lichtes, schwaches bis starkes Stangenholz aus Bergahorn mit beigemischten Buchen und Vogelbeeren sowie einzelnen Mehlbeeren und Hasel, das mit Fichte locker unterpflanzt ist und eine reiche Bodenvegetation aufweist (Gräser, Seggen, *Carduus personata*, *Hypericum maculatum*, *Polygonatum verticillatum*, *Solidago virgaurea*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*). Der niedrige Beschirmungsgrad rührt teilweise von der Pflege her, teilweise hemmt die Flachgründigkeit des Bodens die Waldentwicklung (Abb. 4). Einzelne und in kleinen Gruppen stehende Nadelhölzer geben den durchsichtigen Beständen eine reichere Struktur (Abb. 5).

Auf weniger gepflegten Flächen herrscht ein im Sommer teilweise fast undurchdringbares Gewirr von Buche und Bergahorn im Dickungs- bis Stangenholzalter.

Ein Teil des Gebietes ist mit mehrschichtigen Laub-Nadel-Mischbeständen bestockt. Auch hier sind wenigstens die lichter Stellen mit einer artenreichen Bodenvegetation bedeckt, wobei wiederum viele hohe Stauden auffallen (*Solidago virgaurea*, *Polygonatum verticillatum*, *Athyrium filix-femina*; Abb. 6).

Für das Haselhuhn von entscheidender Bedeutung sind die Bestandesränder, die dank der kleinen Teilflächen eine lange Grenzlinie bilden. Hier kommen *Sorbus aria*, *Corylus avellana*, *Salix caprea* und *S. grandifolia* besonders häufig vor. Daneben bieten die stärker geneigten, vegetationsarmen Wegböschungen und die Schleifwege günstige Stellen für die Anlage von Staubbädern, die zum Teil über Jahre hinweg immer wieder aufgesucht werden (Abb. 7).

3.2. Artengefüge der Bäume, Sträucher und Zwergsträucher

Ein Vergleich des mittleren Artmächtigkeitsanteils auf den Aufnahmeflächen von Pfadenhauer (1973) in klimaxnahen Waldteilen mit den Stammzahlanteilen in den vom Haselhuhn besiedelten Gebieten (Tab. 2) zeigt größere Unterschiede auf. Bei diesem Vergleich ist zu beachten, daß das Total der Kolonnen «Klimax» die Summe der Deckungswerte der einzelnen Arten ausdrückt, während dasjenige für die Haselhuhnflächen ein Maß für die Bedeutung seltener Holzpflanzen darstellt (= Ergänzung zu 100).

TABELLE 2. Mittlerer Artmächtigkeitsanteil (%) im geschlossenen Wald (Klimax) nach Pfadenhauer (1973) und Stammzahlanteile (%) der wichtigsten Holzpflanzenarten im Lebensraum des Haselhuhns. Zur Bedeutung des Totals s. Text S. 177. — *Mean cover (in percent) of the most important trees and shrubs in the climax forest (left column) and percentages of trees and shrubs in hazel grouse territories (right column) at different altitudes in the study area.*

	Höhenstufe 1000–1100 m ü.M.		Höhenstufe 1100–1400 m ü.M.	
	Klimax	v. Haselhuhn besiedelte Fläche	Klimax	v. Haselhuhn besiedelte Fläche
<i>Fagus silvatica</i>	71	38	46	32
<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i>	17	23	21	25
<i>Acer pseudoplatanus</i>	—	2	7	27
<i>Sorbus aria</i>	+	6	+	4
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	+	+	8
<i>Corylus avellana</i>	+	17	+	2
Total	88	86	74	98

Von den Baumarten sind nur die Nadelhölzer (*Picea abies* und *Abies alba*) im geschlossenen Wald und auf den vom Haselhuhn bewohnten Flächen in ähnlicher Größenordnung vertreten. *Fagus silvatica* tritt hier zugunsten lichtbedürftigerer Arten zurück. *Acer pseudoplatanus* ist dagegen in höheren Lagen auf den für das Haselhuhn in Frage kommenden Flächen sehr viel häufiger als im geschlossenen Wald. *Sorbus aucuparia*, *S. aria* und *Corylus avellana* kommen im Schlußwald nur ganz vereinzelt vor, machen aber auf den vom Haselhuhn besiedelten Flächen am unteren Waldrand zusammen mit *Crataegus oxyacantha* und *C. monogyna* etwa 27 %, in höheren Lagen noch 14 % aus. Auf den für das Haselhuhn günstigen Flächen kommt zusätzlich eine ganze Reihe von Arten vor, die im geschlossenen Wald fehlen. Am unteren Waldrand stellt diese Gruppe 10 % der Exemplare. Regelmäßig sind *Berberis vulgaris*, *Rosa* sp., *Salix caprea*, *Lonicera xylosteum* zu finden, seltener *Juniperus communis*, *Prunus avium*, *P. spinosa*, *Viburnum lantana*, *Ribes alpinum*, *Lonicera nigra*, *Sambucus racemosa* und nur in wenigen Exemplaren *Quercus robur*, *Rhamnus cathartica*, *Viburnum opulus*, *Ligustrum vulgare*, *Populus tremula*, *Pyrus malus*, *Sambucus nigra*. In höhergelegenen Waldteilen sind zusätzliche Sträucher mit 2 % der Exemplare seltener. Regelmäßig tritt noch *Lonicera nigra* auf, während alle übrigen Arten nur unregelmäßig und mit zunehmender Meereshöhe immer seltener zu finden sind: *Lonicera xylosteum*, *L. alpigena*, *Salix caprea*, *S. grandifolia*, *Viburnum lantana*, *Rosa* sp., *Ribes alpinum*, *Sambucus racemosa*, *Populus tremula*, *Crataegus oxyacantha*, *Prunus spinosa*, *Fraxinus excelsior*.

Vaccinium myrtillus, der einzige Zwergstrauch des Gebietes, findet auf der Kalkunterlage keine optimalen Bedingungen, wodurch sich das seltene Vorkommen erklären läßt. Die Art deckt in beiden Gebieten nur wenige Prozente des Bodens und wird normalerweise nur 10–20 cm hoch. Der Fruchtsatz ist schlecht. Da in höheren Lagen vor allem Rehe die kleinen Flächen abweiden, bleiben nur harte Stengel übrig, die als Haselhuhnnahrung kaum in Frage kommen.

3.3. Siedlungsdichte, Territoriumsgröße

Das etwa 150 ha große intensiv untersuchte Gebiet wird nur zu ungefähr $\frac{2}{3}$ vom Haselhuhn besiedelt (außerbrutzeitliche Beobachtungen eingeschlossen). Auf diesen 100 ha wurden maximal 8 Territorien festgestellt. Für die gesamte Waldfläche ergibt sich eine Siedlungsdichte von 5,3 Paaren/100 ha. Die errechnete Territoriumsgröße von 12,5 ha/Paar liegt etwas über der an einem Paar beobachteten (um 10 ha). In den Jahren nach 1975 waren jeweils mindestens 1–2 Territorien nicht besetzt.

3.4. Saisonale Territoriumsnutzung

Dank besonders günstiger Bedingungen gelang es, bei einem Territorium in etwa 1200 m ü.M. die Grenzen festzustellen. Die westliche und nördliche Abgrenzung wird von ungünstigen Beständen (unterholzarmer Hochwald, großflächige Fichtenpflanzung) gebildet; die südliche konnte dank territorialen Äußerungen des Nachbarhuhnes ermittelt werden. Für diese Fläche wurde eine Bestandskarte erstellt (Abb. 8). Daraus ist die unter 3.1.2. beschriebene Mosaikstruktur deutlich ersichtlich. Rund 60 % der ganzen Fläche nehmen Bestände mit einem Beschirmungsgrad von mehr als 0,7 ein. Je zur Hälfte handelt es sich um Dickungen bis Stangenhölzer mit unterschiedlicher Artenzusammensetzung und um nadelholzreiche Bestände in der Stangenholz- bis schwachen Baumholzphase mit praktisch fehlender bodennaher Strauchschicht. In den dunklen Bestandesteilen ist die Krautschicht fast ganz unterdrückt. Etwa 30 % sind meist reich strukturierte lichtere Bestände mit einer üppigen Krautschicht. Den Rest bilden dichte, praktisch laubholzfreie Fichtendickungen. Eine Kartierung der Haselhuhnfeststellungen getrennt für Winter (90 Feststellungen von Dezember bis März 1973–1976) und Sommer (74 von Juni bis August 1974–1976) zeigt, daß sich die Haselhühner jeweils auf verschiedenen Flächen aufhalten.

Im Winter (Abb. 8a) fällt die Häufung der Feststellungen an Bestandesrändern auf. Die Haselhühner suchen diese Stellen wegen der hier häufiger vorkommenden Weichhölzer zum Nahrungserwerb auf. Die restliche Zeit verbringen sie in den nahen, dunkel wirkenden nadelholzreichen Beständen, die ihnen gute Deckung bieten. Die Bedeutung der besseren Zufluchtsmöglichkeiten in nadelholzreichen Einständen zeigte sich im Herbst 1974. Bereits Ende September waren größere Schneefälle zu verzeichnen, weshalb der Laubfall verzögert eintrat. Die Haselhühner hielten sich jetzt trotz Schneelage auf der Sommerfläche auf. Winterbegegnungen auf Sommerflächen sind in anderen Fällen auf das Vorhandensein aperer Stellen zurückzuführen, wo die Hühner gerne die spärliche Bodenvegetation nutzen. Wenn der Boden ganz mit Schnee bedeckt ist, spielt sich der Nahrungserwerb praktisch ausschließlich auf Bäumen und Sträuchern ab. Einerseits wird bei größeren Pulverschneemengen die Fortbewegung am Boden mühsam, andererseits ist das Nahrungsangebot in Bodennähe sehr gering (schlechte Verjüngung wegen des Verbisses durch Reh und Hase). Sobald genügend weicher Schnee vorhanden ist, ruhen die Tiere darin, wobei tagsüber häufig nur offene Mulden, abends aber Schlafhöhlen angelegt werden. Entsprechend günstige Schneeverhältnisse sind allerdings nicht häufig, da wegen der geringen Seehöhe und der SSE-Exposition des Hanges meist bereits kürzere Aufhellungen genügen, um den Schnee naß und schwer werden zu lassen, wonach er für das Anlegen von Höhlen nicht mehr geeignet ist. Zur Ruhe im Schnee werden bevorzugt hangabwärts lichter bewachsene Stellen auf-

gesucht (Wegränder, Laubholzstangenhölzer), die unbehinderten Wegflug gewährleisten.

Im Sommer (Abb. 8b) werden lockere und laubholzreichere Bestände und grasige Blößen bevorzugt. Diese Flächen weisen eine gut ausgebildete Bodenvegetation auf, die vor allem im Juli/August einen großen Teil der Nahrung liefert. Der hohe Besonnungsgrad ermöglicht die Entwicklung eines reichen Insektenlebens, das für die Jungenaufzucht von Bedeutung ist. Als Ruheplätze dienen dichtere Bestände. Tagsüber genügen auch einzelne Nadelhölzer mittlerer Höhe oder eine von Ästen überdachte Stelle am Boden.

4. Diskussion

4.1. Biotopansprüche in verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes

Glutz (1973), Glutz, Bauer & Bezzel (1973), Eiberle (1974) und Bergmann et al. (1978) haben die Ansprüche des Haselhuhns an seinen Lebensraum zusammengefaßt. Es besteht eine auffallende Bindung an junge Sukzessionsstadien der Waldentwicklung (Rajala 1966a, Eiberle & Koch 1975). Die ausgeprägte Seßhaftigkeit macht ein reich gegliedertes Habitat notwendig. So werden nur Waldpartien mit einer starken Vertikal- und Horizontalgliederung bewohnt. Das Vorkommen von Laub-, insbesondere Weichhölzern ist unerlässlich. Ein Mosaik schwer durchdringbarer und stufig aufgebauter Dickungen und Stangenhölzer abwechselnd mit krautreichen Blößen und Bestände mit plenterähnlicher Struktur sagen dem Haselhuhn besonders zu. Gänzlich gemieden werden dagegen einförmige Monokulturen, stark durchforstete Wirtschaftswälder und, mit Ausnahme von *Bonasa bonasia rhenana*, reine Laubwälder. Eine geringe Beimischung von *Sorbus aucuparia*, *Betula* sp. oder *Alnus* sp. kann für die Überbrückung schneereicher Perioden, wenn das sonst wichtige *Vaccinium myrtillus* wegfällt, ausreichen (Teidoff 1952, Koch 1978).

4.1.1. Boreale Nadelwaldzone

Lichte, je nach Standort von der Fichte bzw. von der Kiefer dominierte Nadelwälder mit einer Beimischung von Birken bedecken den größten Teil des Hauptverbreitungsgebietes des Haselhuhns. Die natürlicherweise vorhandene, durch Waldbrände, Windwürfe, Kahlschläge, Wasserläufe und Sümpfe hervorgerufene, horizontale wie vertikale Strukturierung bietet ideale Lebensräume. Die folgenden Holzarten sind regelmäßig beigemischt: *Alnus* sp., *Sorbus aucuparia*, *Salix* sp., *Populus tremula*. In seiner Biotopwahl zeigt das Haselhuhn eine starke Abhängigkeit von der Fichte, die in der Nahrung eine gänzlich untergeordnete Rolle spielt. So werden größere Birken- und Erlenbestände nur dann gerne besiedelt, wenn auch Fichten vorhanden sind (Pynnönen 1954, Romanow 1963). Da sich die Haselhühner im Winter gebietsweise praktisch ausschließlich von Birken und Erlen ernähren, sind sie in den durchsichtigen Baumkronen ungedeckt und brauchen nahe Fichten als Schutz vor Feinden und Witterungseinflüssen. Wegen der Unterbrechung der eintönigen Vegetation und der hier häufiger vorkommenden Erlen und anderen Weichhölzern wird die Nähe von Wasserläufen als besonders günstig erachtet (Donaurow 1947, Bannikow 1957, Krasowskij & Troizkij 1958, Semenow-Tjan-Schanskij 1959, Iwanter 1962, Romanow 1963). Kiefernwälder, vor allem trockene Ausbildungen, werden nur ungern besiedelt (Iwanter 1962). Demnach vermögen die Klimaxgesell-

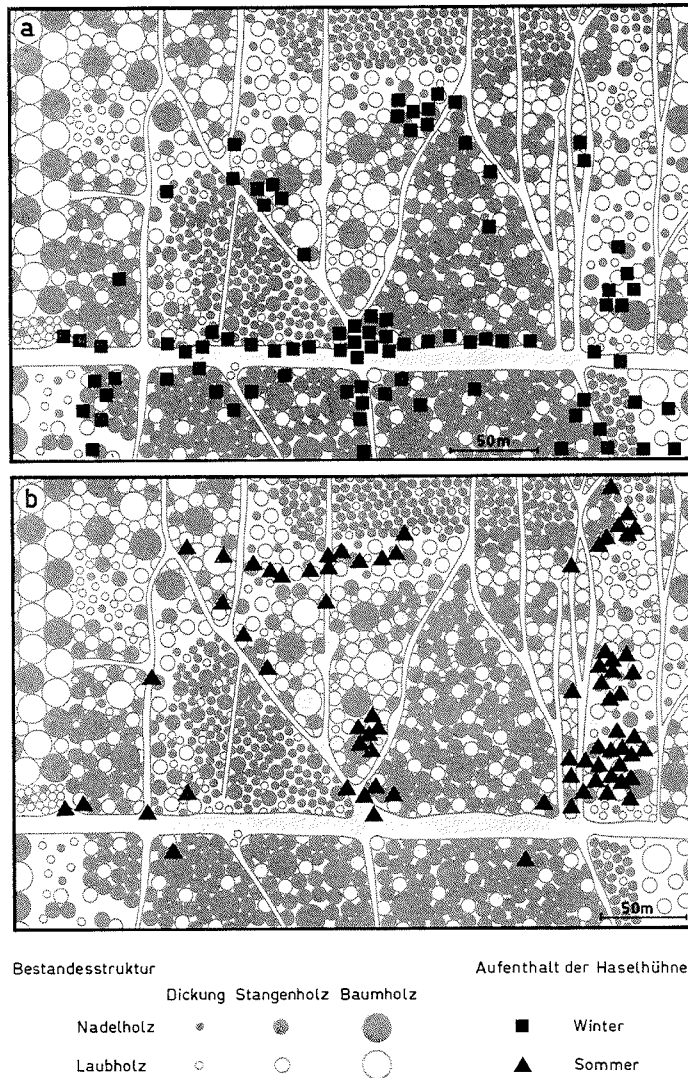


ABB. 8. Bestandesstruktur und saisonale Territoriumsnutzung am Rande eines alten Windwurfes. Im Winter (a) werden dunkle, nadelholzreiche Bestände bevorzugt, von wo aus die Hühner für den Nahrungserwerb die Bestandesränder aufsuchen. Im Sommer (b) konzentrieren sich die Beobachtungen auf lichte Flächen. – *Territory utilization by a pair of hazel grouse in winter (a, black squares) and summer (b, black triangles).* Woodland structure: The tree diameter (up to 10 cm, 10 to 20 cm, more than 20 cm) is indicated by the increasing size of the grey signs. Full circles = coniferes, open circles = deciduous species.

schaften dem Haselhuhn auch in dessen Hauptverbreitungsgebiet keine günstigen Lebensräume zu bieten. Bevorzugt werden die Wälder in der Pionierwaldphase

auf Kahlschlägen und Brandflächen sowie weichholzreiche Dauergesellschaften in Gewässernähe.

Entsprechend den saisonal variierenden Ansprüchen des Haselhuhns stellten verschiedene Autoren eine deutlich unterschiedliche Besiedlung einzelner Biotop-typen fest, indem wie im hier untersuchten Gebiet im Winter nadelholzreichere Bestände bevorzugt werden, von wo aus die Hühner naheliegende Laubhölzer an Bestandesrändern für den Nahrungserwerb aufsuchen. Im Sommer spielen lichtere Bestände und Blößen vor allem für die Aufzucht eine wichtige Rolle (Donaurow 1947, Pynnönen 1954, Iwanter 1962, Rodionow 1963).

4.1.2. Osteuropäische Laubmischwälder

Die meisten Untersuchungen stammen aus dem Białowieser Urwald. Wiesner et al. (1977) stellten hier eine deutliche Bevorzugung der fichtenreichen Assoziationen *Quercus-Piceetum* und *Pino-Quercetum serratuletosum* fest, wobei auch hier nicht die Schlußwaldphase, sondern Windbruchflächen mit ihren Sukzessionsstadien von besonderer Bedeutung sind. Fast gleich dicht sind die *Alnetea glutinosae* besiedelt, wogegen die Siedlungsdichte im lichten *Peucedano-Pinetum* und im koniferenarmen *Tilio-Carpinetum* deutlich geringer ist. Bergmann (1975) und Klaus, Wiesner & Bräsecke (1975) betonen auch für dieses Gebiet die Bedeutung der Fichte. Gawrin (1969) bezeichnet die vacciniereichen Kiefern-Fichten-Wälder als besonders günstigen Sommerbiotop, während im Winter die Fichten-Erlen-Wälder die günstigsten Bedingungen aufweisen (*Alnus glutinosa* ist eine bedeutende Winternahrungspflanze). Für die Lettische SSR gibt Teidoff (1952, 1956) als ideale Lebensräume 30- bis 50jährige Fichtenbestände mit 3–5 % Laubholzbeimischung (*Corylus avellana*, *Betula* sp., *Alnus* sp., *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula*) an. Der große Flächen bedeckende Kiefernwald wird nur dort gerne besiedelt, wo in Senken oder Niederungen Bruch-, Moor-, Nieder- oder Mischwälder stehen und die Eintönigkeit unterbrechen. Bestände mit hohem Laubholzanteil werden nach dem herbstlichen Laubfall gemieden.

4.1.3. Mitteleuropäische Bergmischwälder

Bedingt durch die große vertikale Verbreitung des Waldes steht dem Haselhuhn ein breites Spektrum an Gesellschaften zur Verfügung. Bei der Biotopwahl spielt die Bestandesstruktur eine viel wichtigere Rolle als die Baumartenzusammensetzung. Bewohnt werden einerseits lichte, vacciniereiche Fichtenwälder mit einer Beimischung von Weichhölzern und Bestände in der Pionierwaldphase. Da Birke und Erle mit zunehmender Meereshöhe seltener werden, erlangt die Vogelbeere in Hochlagen eine große Bedeutung (Eiberle 1974; Eiberle & Koch 1975; Klaus, Wiesner & Bräsecke 1975, Koch 1978, Scherzinger 1976). Makatsch (1965) fand das Haselhuhn brütend auf einer locker bewaldeten Weide.

4.1.4. Westeuropäische Laubwälder

In dieser Region ist der Lebensraum des Haselhuhns durch besonders weitgehende Entwaldung am stärksten eingeschränkt worden. Dazu kommt heute die Bedrohung der Wälder durch «Pflagemassnahmen». Vor kurzem wurde die hier seit altersher übliche Niederwaldwirtschaft zugunsten von Fichtenmonokulturen aufgegeben. Dadurch verlor das Haselhuhn weiteres Areal, und die nur noch inselartig vorhandenen Populationen laufen nun Gefahr, sich mangels

Genaustausch nicht mehr optimal entwickeln zu können (Stein 1971). Als ideale Biotope werden angegeben: ungepflegte Bauernwälder, Hauberge, Niederwald-Bestände mit Eichen, Hagebuche, Birke, Hasel und anderen Straucharten (Heim de Balsac 1935, Staude 1966, 1970; Popp 1969, Bosselmann 1970, Stein 1971, 1974), wobei nach Stein *Vaccinium myrtillus*-reiche Einstände bevorzugt werden. Das Haselhuhn besiedelt auch Fichtenbestände, sofern sie eine günstige Struktur aufweisen und genügend Laubholz beigemischt ist.

4.2. Siedlungsdichte

Die Besiedlung stark unterschiedlicher Biotope führt zusammen mit großen Bestandesschwankungen zu einer breiten Spanne der bis dahin festgestellten Siedlungsdichten, die zudem nicht alle mit der gleichen Zählmethode ermittelt wurden (Probeflächen-, Probestreifenzählung). Hier sind nur Frühjahrswerte berücksichtigt.

Maximale Siedlungsdichten zwischen 30 und 38 Ex./100 ha liegen sowohl aus der borealen Nadelwaldzone wie aus dem Bialowieser Urwald vor (Donaurow 1947, Pynnönen 1954, Wiesner et al. 1977). Im Vergleich zu den am Chasseral gefundenen 10,6 Ex./100 ha nehmen sich diese Zahlen geradezu phantastisch aus. Die jedem Hahn verbleibende Territoriumsgröße von gut 6 ha liegt allerdings noch erheblich über dem von Pynnönen (1954) angegebenen Minimum von 2 ha. Die verschiedenen Untersuchungen zeigen, daß in den gleichen Gebieten in anderen Jahren der Bestand auf weniger als $\frac{1}{6}$ schrumpfen kann. Ebenso werden aus anderen Teilen derselben Vegetationszonen sehr viel niedrigere Werte angegeben (Finnland/Karelien bis max. 15 Ex./100 ha; Kalela 1938, Soveri 1940, Merikallio 1946, Iwanter 1962). Durchschnittlich zwischen 10 und 20 Ex./100 ha fanden Gawrin (1969) und Wiesner et al. (1977) bei Einbezug auch weniger günstiger Flächen im Bialowieser Urwald. Aus den polnischen Karpaten liegen zwei Werte vor: Wiltowski (1968) ermittelte max. 4,1 Ex./100 ha, und Tomek (1965) rechnete mit 20 ha/Paar.

Auf den besten Flächen des Böhmerwaldes stellte Scherzinger (1976) bis 16 Ex./100 ha fest, was dem für den Chasseral errechneten maximalen potentiellen Wert entspricht. Die 10 Ex./100 ha, die Zettel & Rohrer (in Glutz, Bauer & Bezzel 1973) in den nördlichen Voralpen beobachteten, sind gut mit der am Chasseral festgestellten Dichte von 10,6 Ex./100 ha vergleichbar. Koch (1978) fand am Nordalpenrand (Kt. Zug) mindestens 6 (evtl. 8) Ex./100 ha. Aus anderen Gebieten des Alpenraumes werden tiefere Zahlen angegeben (bis 4 Ex./100 ha bei Huber 1954 und Bühler 1965).

Populationen westeuropäischer Laubwälder sind noch erheblich schwächer, indem die Siedlungsdichte offenbar nirgends 5 Ex./100 ha übersteigt (Stein in Müller 1974). Die von Popp (in Glutz, Bauer & Bezzel 1973) angegebene Reviergröße von durchschnittlich 40 ha (10–80) läßt auch kaum eine viel höhere Dichte zu.

II. Nahrungsökologie

1. Material und Methode

1.1. Material

Bedingt durch die großen Reviere, die geringe Siedlungsdichte und die Unauffälligkeit des Haselhuhns gestaltete sich die Kotsuche zeitraubend. Es war deshalb nicht möglich, Kotmaterial von einer größeren Tierzahl zu erhalten. Der wesentliche Teil der 180 untersuchten Proben stammt aus 4 Revieren (Tab. 3). Das Material wurde zwischen Mai 1974 und April 1975 gesammelt. Für den Juni wurden drei Proben von 1973 mitberücksichtigt. Zur Ergänzung untersuchte ich noch 7 Proben vom Februar 1978, als extrem strenge Verhältnisse herrschten und über längere Zeit keine Bodenvegetation zugänglich war. Es wurden nur gut datierbare Proben gesammelt. Eine Trennung der Proben von Hahn und Henne war nicht möglich.

1.2. Kotanalyse

Für die Kotanalyse wurde die Methode von Zettel (1974) mit folgenden Änderungen übernommen: Anstelle der Ermittlung von Korrekturfaktoren für die Teilchengröße wurde die Fläche der Epidermisteilchen sowohl in den Lösungsproben als auch in den Quantifizierpräparaten geschätzt. Samen wurden wie das übrige Material zerkleinert. Die Verteilung des dadurch hinsichtlich der Dichte heterogenen Materials (unterschiedliche Sinkgeschwindigkeiten von Samenschalenfragmenten und Epidermen) auf die Objektträger ließ sich nach anfänglichen Schwierigkeiten ohne weiteres bewerkstelligen. Den größten Zeitaufwand bei der Aufarbeitung der Proben erforderte das möglichst feine Zerpupfen

TABELLE 3. Verteilung der Kotproben nach Herkunft und Jahreszeit. A = Übergangszone Wald/Weide am unteren Waldrand (2 Reviere); B = alter Windwurf im Abieti-Fagetum (1 Revier); C = Übergangszone Wald/Weide am oberen Waldrand im Aceri-Fagetum (1 Revier). – *Collecting data of analysed dropping samples. A at the lower, C at the upper transition zone from forest to pasture; B on a former windfall in the Abieti-Fagetum.*

Gebiet		A	B	C	Total
1973	Juni	–	3	–	3
1974	Mai	7	7	–	14
	Juni	4	2	–	6
	Juli	10	7	–	17
	August	7	7	–	14
	September	6	6	1	13
	Oktober	7	5	2	14
	November	7	5	2	14
	Dezember	7	5	3	15
1975	Januar	7	6	3	16
	Februar	8	5	4	17
	März	7	6	2	15
	April	8	5	2	15
1978	Februar	7	–	–	7
Total		92	69	19	180

TABELLE 4. Ungefährer Wassergehalt der verschiedenen Nahrungskomponenten in %o. – *Approximate water content (percentages) of buds/twigs, catkins Corylus avellana, sprouting buds/young leaves, fully grown leaves, fleshy fruits of different species.*

Knospen/Triebe	50	fleischige Früchte:	
Kätzchen (<i>Corylus avellana</i>)	60	<i>Crataegus oxyacantha</i> , <i>C. monogyna</i>	60
austreibende Knospen/junge Blätter	70	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>S. aria</i>	75
Blätter von Bäumen und Sträuchern	65	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Sambucus racemosa</i> , <i>Rubus idaeus</i>	85

des Kotmaterials, weshalb an unserem Institut nach Möglichkeiten einer methodischen Vereinfachung gesucht wird. Bereits das Zerhacken des zähen Materials auf einer Glasplatte mit einer Rasierklinge ergab eine wesentliche Zeiteinsparung. Die prozentualen Gewichtsanteile beziehen sich auf das Trockengewicht bei 70 °C, da diese Größe bei der qualitativen Beurteilung der Nahrung problemlos verwendet werden kann. Der in Tab. 4 aufgeführte durchschnittliche Wassergehalt der verschiedenen Komponenten soll eine zu Vergleichszwecken unter Umständen notwendige Umrechnung erleichtern.

2. Resultate

2.1. Nahrungszusammensetzung im Jahresverlauf

Während 8 Monaten (Oktober–Mai) ernährt sich das Haselhuhn in höhergelegenen Waldteilen des Chasseral fast ausschließlich auf Bäumen und Sträuchern. Am unteren Waldrand wird wegen der geringeren Schneemenge und des qualitativ besseren Angebotes an Heidelbeerstauden ein größerer Teil der Winternahrung am Boden aufgenommen, normalerweise machen aber Baum- und Strauchäsung mehr als 50 % aus. Vier Hauptkomponenten lösen sich im Jahresverlauf ab oder ergänzen sich (Abb. 9). Im Hochwinter–Frühjahr dominieren Knospen, Kätzchen und Triebe von Laubböhlzern und Heidelbeere, im Sommer zuerst Blätter von Bäumen und Büschen, dann trockene Sämereien, die von Juli bis September durch fleischige Früchte ergänzt werden. Letztere erreichen erst im Frühjahr nach Verschwinden des Samenangebotes am Boden ihr Maximum. Interessanterweise wurden die im untersuchten Herbst 1974 wegen früh einsetzender Schneefälle länger als normal an den Bäumen und Sträuchern verbleibenden Blätter nur ganz unbedeutend genutzt.

Da das Angebot an Bäumen und Sträuchern sowie Heidelbeere am unteren Waldrand und im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald wesentliche Unterschiede aufweist (s. I.3.2.), ist die Winternahrung in diesen Gebieten stark verschieden. Sie wird hier deshalb getrennt beschrieben. Im Sommer kommt die Verschiedenheit des Angebotes, die bei Bäumen und Sträuchern ausgeprägter ist als bei der Bodenvegetation, in der Nahrung viel schwächer zum Ausdruck, weshalb die Proben von Mai bis September zusammengefaßt werden.

2.2. Winternahrung

2.2.1. Übergangszone Wald/Weide am unteren Waldrand (Tab. 5)

Zu Beginn des Winters liefern Früchte von *Sorbus aria* und *S. aucuparia* die Hauptnahrung (Okt. 61 %, Nov. 55 %). Ihr Anteil nimmt dann rasch ab. Das Angebot ist im Januar endgültig erschöpft. Die Beerennahrung wird ergänzt

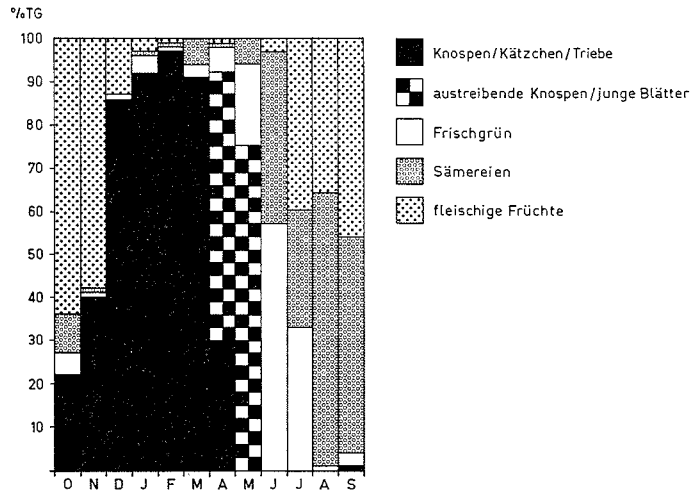


ABB. 9. Bedeutung der Hauptkomponenten der Haselhuhnnahrung im Jahresverlauf. – Seasonal importance of the main food components. Black = buds/catkins/twigs, chequered = sprouting buds/young leaves, white = fresh green plants, rings = seeds, dots = fleshy fruits.

durch Knospen, Kätzchen und Triebe von *Vaccinium myrtillus*, *Sorbus aria*, *Corylus avellana* und *Crataegus* sp. Nach dem Wegfallen der Beeren ändert sich das Angebot bis zum Winterende nur insofern, als Bodenpflanzen je nach Schneelage mehr oder weniger gut zugänglich sind und bei einzelnen Bäumen und Büschen die als Nahrung dienenden Teile unter eine Dichte gesunken sind, die eine Nutzung noch lohnt. Die *Sorbus*-Früchte werden vom Januar an gänzlich durch *Vaccinium myrtillus* (Jan.–März durchschnittlich 40 %) und *Crataegus* sp. (21 %) ersetzt. Der Anteil von *Corylus avellana* bleibt mit 12 % in der gleichen Größenordnung, derjenige von *Sorbus aria* geht gegenüber der Periode von Oktober bis Dezember sogar zurück. Das Maximum von *Sorbus aria* im Dezember könnte darauf zurückzuführen sein, daß sich die Haselhühner trotz stark verringertem Angebot immer noch mit der Suche nach Früchten dieser Art beschäftigen und sich dadurch lange auf den entsprechenden Bäumen aufhalten. Gleichzeitig ersetzt die Art zusammen mit *Corylus avellana* das wegen der extremen Schneeverhältnisse kaum zugängliche *Vaccinium myrtillus*.

Fagus silvatica gewinnt in der Periode von Januar bis März etwas an Bedeutung, ihr Anteil bleibt aber unter 10 %. Die fünf oben besprochenen Arten machen im Maximum (Nov.) 97 %, im Minimum (März) 68 % aus. Der noch relativ große restliche Anteil von Dezember bis März wird durch *Salix* sp., *Rubus idaeus*, *Prunus avium* und *Rosa* sp. als Lieferanten von Knospen und Trieben sowie Kräutern gebildet. Von Januar bis April (Maximum im März mit 7 %) werden Koniferensamen gefressen. Trockene Sämereien von Bodenpflanzen spielen im Oktober mit 8 % noch eine gewisse Rolle. Unregelmäßig treten *Crataegus*-Früchte auf, die im Januar immerhin 6 % ausmachen. Alle übrigen Nahrungsbestandteile kommen nur in unbedeutenden Mengen vor. Nachdem im März das Blühen von *Salix caprea* und das Sprießen der ersten Kräuter die

TABELLE 5. Winternahrung in der Übergangszone Wald/Weide am unteren Waldrand um 1050 m ü.M. Angaben in % Trockengewicht. + = weniger als 2%. Arthropoden als Teilchen/100 mg Pflanzenkost. Abkürzungen: Fr = fleischige Früchte, Kä = Kätzchen, Kn = Knospen, Na = Nadeln, Sa = trockene Samen, Tr = Triebe. – *Winter food composition in the transition zone from forest to pasture at about 1050 m above sea level. Data as percentages of dry weight, + = less than 2%. Insects as fragments per 100 mg plants. Abbreviations: Fr = fleshy fruits, Kä = catkins, Kn = buds, Na = needles, Sa = seeds, Tr = twigs.*

Monat	O	N	D	J	F	M	A
n	7	7	7	7	8	7	8
HAUPTNAHRUNGSPFLANZEN							
<i>Vaccinium myrtillus</i> , Tr + Kn	11	12	+	38	49	34	14
<i>Corylus avellana</i> , Kä	4	11	17	6	15	10	6
Kn + Tr	+	3	4	+	3	2	4
<i>Crataegus</i> sp., Kn + Tr	+	9	13	21	22	12	36
<i>Sorbus aria</i> , Kn + Tr	9	5	20	12	3	+	+
<i>Sorbus aucuparia</i> , Kn + Tr	–	–	–	–	–	+	–
<i>Sorbus</i> sp., Fr	61	55	20	+	–	–	–
<i>Fagus sylvatica</i> , Kn + Tr	+	2	6	7	+	9	11
<i>Salix</i> sp., Kn + Tr + Kä	2	–	15	–	–	11	9
BEGLEIT- UND GELEGENHEITSNÄHRUNG							
<i>Prunus avium</i> , Kn + Tr	–	–	4	–	–	–	–
<i>Rosa</i> sp., Kn + Tr	+	+	+	+	+	2	+
<i>Rubus idaeus</i> , Kn	–	–	–	+	+	6	2
Koniferen, Na	+	+	+	+	+	+	+
Sa	–	–	–	+	+	7	+
Kräuter, Blätter von							
Bäumen und Sträuchern	3	+	+	6	2	5	12
Moose	–	+	–	+	+	+	+
<i>Carex</i> sp., Sa	+	–	–	–	–	–	–
<i>Viola</i> sp., Sa	3	–	–	–	–	–	–
<i>Melampyrum silvaticum</i> , Sa	4	+	–	–	–	–	–
<i>Crataegus</i> sp., Fr	+	–	+	6	+	–	+
weitere fleischige Früchte	+	–	–	–	–	–	–
Arthropoden	50	13	1	10	<1	8	17

Vegetationsperiode einleiteten, setzen im April größere Veränderungen in der Vegetation ein. Bei *Crataegus* beginnen als dem ersten Busch die Knospen zu schwellen, was eine sofortige Erhöhung des Anteils in der Nahrung auf 36 % zur Folge hat. Obwohl bereits Mitte April praktisch kein Schnee mehr vorhanden ist, bleibt die Nutzung der Bodenvegetation gering (*Vaccinium myrtillus* 14 %, Kräuter 12 %).

In dem für die Untersuchungsperiode typischen Winter mit häufigen Zeiträumen geringer Schneelage spielt *Vaccinium myrtillus* eine bedeutende Rolle. Da es für die Erfassung der Ernährungssituation des Haselhuhns in höher gelegenen Waldteilen, wo *Vaccinium myrtillus* nie diese große Bedeutung erlangen kann (Schneelage, Zustand), nützlich erschien, wurden aus dem sehr strengen Februar 1978, als *Vaccinium myrtillus* auch am unteren Waldrand nicht zugänglich war, einige Proben untersucht, die folgendes Resultat ergaben (Tab. 6): Mit 58 % dominiert klar *Corylus avellana*, von dem allein die Kätzchen 53 % ausmachen. *Crataegus* mit 28 % und *Sorbus aria* mit 11 % sind in allen Proben

TABELLE 6. Nahrungszusammensetzung am unteren Waldrand im Februar 1978. *Vaccinium myrtillus* ist nicht zugänglich. n = 7, Angaben in % Trockengewicht. + = weniger als 2%. Abkürzungen wie in Tab. 5. — Food composition in February 1978, when *Vaccinium myrtillus* was not available. Data as percentages of dry weight, + = less than 2%. Abbreviations as in table 5.

<i>Corylus avellana</i> , Kä	53	<i>Sorbus aria</i> , Fr	+
Kn + Tr	5	<i>Fagus silvatica</i> , Kn + Tr	+
<i>Crataegus</i> sp., Kn + Tr	28	<i>Salix</i> sp., Kn + Tr	+
<i>Sorbus aria</i> , Kn + Tr	11	<i>Rosa</i> sp., Kn + Tr	+

enthalten. *Fagus silvatica* findet sich in 57 % der Proben in Spuren, während *Salix*-Knospen/Triebe, *Rosa*-Knospen/Triebe und *Sorbus aria*-Früchte gänzlich unbedeutend sind.

2.2.2. Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald oberhalb 1150 m ü.M. (Tab. 7)

Wie am unteren Waldrand sind Früchte von *Sorbus aucuparia* und *S. aria* im Oktober/November die Hauptnahrung (67 %/61 %). Mit Erschöpfung des Angebots werden sie durch Knospen und Triebe dieser Bäume ersetzt. Von Dezember bis März spielt *Sorbus aria* mit mindestens 40 % (Maximum im Januar mit 64 %) die Hauptrolle. Das Zurückgehen des Anteils auf 40 % im März und 10 % im April dürfte mit einer Verringerung des Angebotes und einem Attraktivitätsgewinn von *Sorbus aucuparia* zusammenhängen. Diese Art nimmt von Dezember bis April von 5 % auf 74 % zu. Der sprunghafte Anstieg im April geht mit dem Schwellen und Aufbrechen der Knospen einher. Die beiden *Sorbus*-Arten haben den ganzen Winter durch einen Anteil von mindestens 62 % (Februar) bis 84 % (April). Als in allen Proben auftretende Zusatznahrung kommt *Fagus silvatica* mit einem Maximum im Februar (27 %) dazu. *Corylus avellana* kommt in allen Monaten vor, macht aber im Maximum nur 11 % (Dezember) aus. *Vaccinium myrtillus* fehlt nur im Dezember, sein Anteil bleibt aber mit maximal 7 % (November) gering. Anders als am unteren Waldrand machen hier zwischen November und März fünf Arten maximal 100 %, minimal 88 % aus. Zusätzliche Nahrungsbestandteile sind demnach viel seltener. Außer *Salix* und *Populus tremula* treten andere Laubhölzer nur in Spuren auf. Kräuter und Blätter von Bäumen werden in allen Monaten gefunden (November 6 %, sonst in Spuren). Koniferennadeln machen im Dezember dank einer Probe 4 % aus, in den übrigen Monaten weniger als 2 %. Wie am unteren Waldrand spielen trockene Sämereien im Oktober (von Bodenpflanzen) und im März (von Koniferen) eine gewisse Rolle. Übrige Nahrungsbestandteile sind nur in Spuren und unregelmäßig zu finden (Tab. 7). Auch für das hier besprochene Gebiet führt das größere Angebot an Bodenpflanzen während der Schneeschmelze nicht zu einem entsprechend wachsenden Anteil in der Nahrung.

2.2.3. Vergleich der Winternahrung in der Übergangszone Wald/Weide am unteren Waldrand und im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald

Bedingt durch die große Standorttreue des Haselhuhns und die Verschiedenheit des Nahrungsangebotes (s. I. 3.2 und II. 2.2.4.) weist die Nahrungszusammensetzung in den zwei Teilgebieten im Hochwinter größere Unterschiede auf.

OKTOBER/NOVEMBER. Die Winternahrung in den beiden Biotopen ist einzig in diesen zwei Monaten sehr ähnlich. Mit durchschnittlich 58 % am unteren

TABELLE 7. Winternahrung im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald oberhalb 1150 m ü.M. Angaben in % Trockengewicht. + = weniger als 2%. Arthropoden als Teilchen/100 mg Pflanzenkost. Abkürzungen wie in Tab. 5. – Winter food composition in the Abieti- and Aceri-Fagetum. Data as percentages of dry weight, + = less than 2%. Insects as fragments per 100 mg plants. Abbreviations as in table 5.

Monat n	O 7	N 7	D 8	J 9	F 9	M 8	A 7
HAUPTNAHRUNGSPFLANZEN							
<i>Sorbus aria</i> , Kn + Tr	3	14	42	64	45	40	10
<i>Sorbus aucuparia</i> , Kn + Tr	–	5	5	10	17	24	74
<i>Sorbus</i> sp., Fr	67	61	17	2	–	–	–
<i>Fagus silvatica</i> , Kn + Tr	4	6	17	18	27	16	7
<i>Corylus avellana</i> , Kä	2	4	10	4	+	2	+
Kn + Tr	+	3	+	3	3	2	5
BEGLEIT- UND GELEGENHEITSNAHRUNG							
<i>Vaccinium myrtillus</i> , Tr + Kn	2	7	–	+	5	4	2
<i>Salix</i> sp., Kn + Tr	2	–	4	–	+	+	+
<i>Populus tremula</i> , Kn + Tr	–	–	–	–	–	7	–
<i>Lonicera nigra</i> , Kn + Tr	–	–	+	–	–	–	+
<i>Rosa</i> sp., Kn + Tr	–	+	–	–	+	+	–
<i>Rubus idaeus</i> , Kn	–	+	–	–	+	+	+
Koniferen, Na	+	+	4	+	+	+	+
Sa	–	–	–	–	–	5	–
Kräuter, Blätter von							
Bäumen und Sträuchern	6	+	+	+	+	+	+
Moose	+	+	–	–	+	–	+
<i>Carex</i> sp., Sa	5	–	–	–	–	–	–
<i>Viola</i> sp., Sa	2	–	–	–	–	–	–
<i>Melampyrum silvaticum</i> , Sa	+	–	–	–	–	–	–
Samen sp.	3	+	–	–	–	–	–
<i>Fragaria vesca</i> , Fr	+	–	–	–	–	–	–
Arthropoden	172	22	–	–	<1	–	–

Waldrand und 64 % in höhergelegenen Waldteilen dominieren Früchte von *Sorbus aucuparia* und *S. aria*. Knospen und Triebe von *Sorbus aria* machen in beiden Gebieten weniger als 10 % aus, ebenso *Corylus avellana*. *Fagus silvatica* ist in höheren Lagen etwas stärker vertreten als am unteren Waldrand, aber auch hier von untergeordneter Bedeutung. Entsprechend dem besseren Angebot hat *Vaccinium myrtillus* am unteren Waldrand einen größeren Anteil an der Nahrung (12 %) als im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald (5 %). Solange es die Schneeverhältnisse erlauben, werden in beiden Gebieten trockene Sämereien und Kräuter aufgenommen.

DEZEMBER. Mit einem Rückgang auf 20 % am unteren Waldrand und 17 % in höheren Lagen wird die Erschöpfung des Angebotes an *Sorbus*-Früchten deutlich. Dafür treten nun am unteren Waldrand *Crataegus* sp., *Corylus avellana*, *Sorbus aria* und *Salix* sp. mit 13–21 % stärker in Erscheinung. In höheren Lagen werden die fehlenden Früchte im wesentlichen durch Knospen und Triebe von *Sorbus aria* ersetzt, dessen Anteil auf 42 % ansteigt. In beiden Gebieten erreichen *Corylus avellana* und *Salix* ihr Maximum. *Corylus* kommt am unteren Waldrand auf 21 %, *Salix* auf 15 %; in höheren Lagen sind die entsprechenden Werte 11 % und 4 %.

JANUAR-MÄRZ. Die Hauptnahrung dieser Periode liefern am unteren Waldrand drei Komponenten: *Vaccinium myrtillus* (durchschnittlich 40 %), *Crataegus* sp. (21 %) und *Corylus avellana* (12 %), *Sorbus aria* und *Fagus silvatica* spielen eine untergeordnete Rolle. Im März kommen die Blütenkätzchen von *Salix* dazu. Oberhalb 1150 m ü.M. sieht das Bild ganz anders aus: Hauptnahrung ist *Sorbus aria* (durchschnittlich 50 %) ergänzt durch *Fagus silvatica* (20 %) und *Sorbus aucuparia*, dessen Anteil von 10 % im Januar auf 24 % im März ansteigt. Im März hat in beiden Gebieten Zusatznahrung (Koniferensamen, *Rubus idaeus*-Knospen, Knospen und Triebe von *Populus tremula*) eine gegenüber Januar/Februar erhöhte Bedeutung.

APRIL. Mit dem Anschwellen und Aufbrechen der Knospen von *Crataegus* und *Sorbus aucuparia* tritt im Angebot eine wesentliche qualitative Veränderung ein. Am unteren Waldrand steigt gleichzeitig der Nahrungsanteil von *Crataegus* auf 36 %. Diese Nahrung wird einerseits durch Winternahrungspflanzen, andererseits durch blühende *Salix*-Kätzchen und Kräuter ergänzt. Oberhalb 1150 m ü.M. bildet mit 74 % *Sorbus aucuparia* die Hauptnahrung, dazu kommen in kleinen Mengen die Winternahrungspflanzen. Das Angebot an Bodenpflanzen ist noch gering (totale Ausaperung zwischen Mitte April und Anfang Mai) und trägt nicht viel zur Nahrung bei.

2.2.4. Beziehung zwischen Angebot und Nahrungszusammensetzung; Präferenzen

Ein Vergleich zwischen Angebot und Nahrungszusammensetzung zeigt, daß das Haselhuhn ausgesprochen selektiv äßt. Am unteren Waldrand liefern von Oktober bis April 28 % der Baum- und Strauchindividuen 56 Gewichtsprozente der Nahrung. Im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald genügen dem Haselhuhn sogar nur 14 % der Bäume und Sträucher, um davon 78 % der Nahrung zu beziehen. Neben den bevorzugten Nahrungspflanzen wird ein großes restliches Angebot kaum genutzt (Nadelhölzer, Bergahorn).

Je nach Nahrungsangebot bestehen im Hochwinter (Januar-März) unterschiedliche Verhältnisse in der Beliebtheitsreihenfolge der Bäume und Sträucher (Tab. 8). Für den unteren Waldrand ist bei Zugänglichkeit von *Vaccinium myrtillus*, das eine nach den *Sorbus*-Früchten offenbar allen anderen überlegene Nahrungspflanze darstellt, eine starke Bevorzugung von *Crataegus* festzustellen. Mit ähnlichen Quotienten Nahrung/Angebot folgen an nächster Stelle *Corylus avellana* und *Sorbus aria*. *Fagus silvatica* nimmt in der Nahrung einen sehr viel kleineren Anteil ein als beim Angebot. Fällt *Vaccinium myrtillus* aus dem Angebot weg (Schneelage), wird *Corylus avellana* gegenüber *Sorbus aria* deutlich vorgezogen, während *Crataegus* seine Vorzugsstellung beibehält. *Fagus silvatica* vermag ihre Beliebtheit auch jetzt nicht zu verbessern.

Im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald, wo *Vaccinium myrtillus* nie eine größere Bedeutung erlangt (wesentlich schlechteres Angebot) und *Crataegus*-Arten gar nicht vorkommen, ist *Sorbus aria* am beliebtesten, gefolgt von *Corylus avellana* und *Sorbus aucuparia*. Wie am unteren Waldrand ist *Fagus silvatica* eine unbeliebte Nahrungspflanze.

Die Änderung in der Beliebtheit einzelner Nahrungskomponenten (man beachte die unterschiedlichen Werte der Quotienten Nahrung/Angebot bei derselben Art) bei unterschiedlichem Angebot zeigt, daß die Hühner offenbar nicht nur nach qualitativen Gesichtspunkten auswählen. Vielmehr wird durch Abwägen qualitativer und quantitativer Kriterien ein optimaler Aufwand für die

TABELLE 8. Beziehung zwischen den Anteilen von Bäumen und Sträuchern (% Exemplare) im Angebot und in der Hochwinternahrung (% Trockengewicht). Zwischen B und B' bestehen signifikante Unterschiede für *Corylus avellana* und *Sorbus aria* (Wilcoxon-Test, $p < 0,05$). – Comparison of different tree and shrub species available (percentages) and their percentages of dry weight in the food in two altitudinal ranges of the study area. B = Bilberry as the main food, B' = bilberry not available, D = bilberry of little importance.

	unterer Waldrand 1000–1100 m ü.M.					Tannen- u. Ahorn-Buchen-Wald 1150–1400 m ü.M.		
	Angebot	Nahrung ¹	Nahrung ²			Angebot	Nahrung ³	
	A	B	B/A	B'	B'/A	C	D	D/C
<i>Crataegus</i> sp.	4	21	5,3	28	7,0	–	–	–
<i>Corylus avellana</i>	17	12	0,7	58	3,4	2	5	2,5
<i>Sorbus aria</i>	6	5	0,8	11	1,8	4	50	12,5
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	–	–	–	–	8	17	2,1
<i>Fagus silvatica</i>	38	6	0,2	+	0,1	32	20	0,6

¹ *Vaccinium myrtillus* ist Hauptnahrung (Januar–März 1975). ² *Vaccinium myrtillus* nicht erreichbar (Februar 1978). ³ *Vaccinium myrtillus* ist unbedeutende Zusatznahrung (Januar–März 1975).

Ernährung erreicht. Eine ausreichende Versorgung mit allen notwendigen Stoffen kann offenbar nur durch Kombination verschiedener Nahrungskomponenten gewährleistet werden, weshalb sich aus qualitativer Sicht die Beliebtheitsreihenfolge bei unterschiedlichem Angebot schon aus diesem Grunde ändern kann. Abgesehen davon dürfte der für eine quantitativ ausreichende Ernährung erforderliche Aufwand die Auswahl mitbeeinflussen.

Crataegus sp. hat als beliebteste Buschart ausgerechnet die kleinsten Knospen. Der Aufwand für die Aufnahme pro Gewichtseinheit ist bedingt durch die vielen notwendigen Pickbewegungen und Astwechsel am größten. *Corylus avellana* weist demgegenüber eine hohe Dichte des Angebotes auf (pro m Ast ein etwa zehnmal höheres Gewicht der freßbaren Teile als bei *Crataegus*). Allerdings sind für die Nutzung ebenfalls relativ viele Pickbewegungen nötig. Bei *Sorbus aucuparia* liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Pro Gewichtseinheit sind wenige Pickbewegungen, dafür häufige Astwechsel notwendig. *Sorbus aria* und *Fagus silvatica* nehmen eine Mittelstellung ein, wobei allerdings bei *Fagus silvatica* die Knospendichte bei ähnlichem Gewicht wesentlich höher liegt.

Unter Zuhilfenahme obiger Angaben interpretiere ich die Änderungen in der Beliebtheit wie folgt: Den Ausfall von *Vaccinium myrtillus* am unteren Waldrand versucht das Haselhuhn durch eine stärkere Nutzung von *Crataegus* wettzumachen, was aber wegen des allzu großen Aufwandes nicht gelingt. Deshalb werden vor allem der aus quantitativer Sicht interessante *Corylus avellana* und *Sorbus aria* stärker genutzt. Die im Verhältnis zu *Sorbus aria* geringe Beliebtheit von *Corylus avellana* in höheren Lagen dürfte damit zu erklären sein, daß die Art hier selten und zerstreut vorkommt, so daß sich ein Aufsuchen kaum lohnt; zudem ist das Kätzchenangebot kleiner als am unteren Waldrand.

2.3. Sommernahrung (Tab. 9)

Die Vegetationsunterschiede der beiden Teilgebiete kommen in der Sommernahrung nicht so stark zum Ausdruck wie im Winter. Allerdings zeigen sich

wegen der unterschiedlichen Höhenlage zeitliche Verschiebungen in der Reifung von Samen und Früchten. Nur in Einzelfällen wird hier auf Unterschiede der Nahrungszusammensetzung am unteren Waldrand und im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald eingegangen.

MAI. Vegetationsverhältnisse: Das gesamte Gebiet ist ausgeapert. *Sorbus aucuparia* und *Crataegus* sp. tragen die fertig ausgebildeten Blätter. Andere früh austreibende Arten sind *Salix* sp., *Sambucus racemosa*, *Lonicera xylosteum* und *L. nigra*. Mit dem Aufbrechen der Knospen liefern *Fagus silvatica* und *Corylus avellana* ein großes Angebot. Einzelne *Picea abies* blühen. An Bodenpflanzen fallen die blühenden *Carex* sp. und *Viola* sp. auf. Nahrung: Aufbrechende Knospen von *Fagus silvatica* machen allein 75 % aus. *Sorbus aucuparia* und *Crataegus*, Hauptnahrungspflanzen im April, treten mit 9 bzw. 4 % zurück. *Salix*, *Corylus avellana* und *Lonicera* sp. kommen nur in Spuren vor. Mit je 2 % fallen *Vaccinium myrtillus* und Kräuter nicht ins Gewicht. *Carex*- und Gramineen-ähren liefern 4 % der Nahrung, während männliche Blütenzäpfchen von *Picea abies* an der Gesamtnahrung nur Spuren ausmachen.

JUNI. Vegetationsverhältnisse: Auch von den spät austreibenden *Sorbus aria* und *Acer pseudoplatanus* sind nun junge Blätter vorhanden. Seggen beginnen Samen auszubilden. Vor allem von *Carex flacca* besteht entlang von Wegen und auf grasigen Blößen ein großes Angebot. Früchte von *Fragaria vesca* sind erst zu einem kleinen Teil reif. Nahrung: Der Anteil der Blätter von Bäumen und Büschen geht auf 51 % zurück. *Sorbus aria* ist die wichtigste Art, *Fagus silvatica* wird kaum mehr gefressen. Der Anteil von *Sorbus aucuparia* bleibt mit 10 % gleich wie im Mai. Bereits machen *Carex*- und Gramineenähren (36 %) sowie Sämereien von Kräutern (5 %) einen großen Teil der Nahrung aus, während fleischige Früchte mit 3 % (*Fragaria vesca*) noch eine untergeordnete Rolle spielen. Blüten erreichen mit einem Anteil von 2 % ein Maximum.

JULI. Vegetationsverhältnisse: Von *Fragaria vesca* sind nun viele reife Früchte vorhanden. *Viola* sp. erreicht sein größtes Angebot an Samenkapseln. *Melampyrum silvaticum* weist in seinen Blütenständen alle Stadien von den Blütenknospen bis zu den ersten Samen auf. Vor allem am unteren Waldrand bestehen von dieser Art große Bestände. Ende Juli beginnen sich Beeren von *Sambucus racemosa* zu verfärben. Nahrung: Blätter von Bäumen und Büschen nehmen in der Nahrung weiter auf 22 % ab. Die Maxima von 6 bzw. 5 % für *Vaccinium myrtillus*-Blätter und Kräuter weisen auf die größer werdende Bedeutung der Bodenäsung hin. Neben Früchten von *Fragaria vesca* mit 36 % sind trockene Sämereien (*Viola* sp. 13 %, *Carex* sp. 6 %, *Melampyrum silvaticum* 6 %) wichtig. Erstmals treten mit 4 % *Sambucus racemosa*-Beeren auf. *Rubus-idaeus*-Früchte und *Vaccinium myrtillus*-Beeren sind gänzlich unbedeutende Nahrungsbestandteile.

AUGUST. Vegetationsverhältnisse: Da *Fragaria vesca* über eine längere Zeitspanne blüht, ist das Angebot an reifen Früchten noch gut. Bei *Melampyrum silvaticum* steht nun, zumindest am unteren Waldrand, ein sehr großes Angebot zur Verfügung. Bei *Sambucus racemosa* tritt die Vollreife der Beeren ein. Allerdings stehen in den Revieren nur wenige Büsche, weshalb die Haselhühner diese beliebte Nahrung auch an Wegrändern im sonst gemiedenen Hochwald suchen. Nahrung: Mit 40 % dominieren *Melampyrum silvaticum*-Samen. Der Anteil von *Viola* sp. bleibt mit 14 % gleich hoch wie im Juli, ebenso derjenige der übrigen Sämereien mit 9 %. *Fragaria vesca*-Früchte gehen auf 25 %

TABELLE 9. Sommernahrung (ganzes Untersuchungsgebiet). Angaben in % Trockengewicht. + = weniger als 2 %. Arthropoden als Teilchen/100 mg Pflanzenkost. Abkürzungen: B = Blätter, Bl = Blüten, Fr = fleischige Früchte, Kä = Kätzchen, Kn = Knospen, Na = Nadeln, Sa = trockene Samen, Tr = Triebe. – Summer food composition (whole study area). Data in percentages of dry weight, + = less than 2 %. Insects as fragments per 100 mg plants. Abbreviations: B = leaves, Bl = flowers, Fr = fleshy fruits, Kä = catkins, Kn = buds, Na = needles, Sa = seeds, Tr = twigs.

Monat n	M 14	J 9	J 17	A 14	S 13
<i>Fagus silvatica</i> , B	75	+	–	–	+(Kn)
<i>Sorbus aria</i> , B	–	41	18	+	+(Kn)
<i>S. aucuparia</i> / <i>Crataegus</i> sp., B	13	10	4	–	–
<i>Salix</i> sp., B	+	–	–	–	–
<i>Corylus avellana</i> , B	+	–	–	–	+(Kä)
<i>Lonicera</i> sp., B	+	–	–	–	–
<i>Vaccinium myrtillus</i> , B + Tr	2	–	6	+	+
Kräuter, B	2	4	5	+	2
Moose	+	+	+	+	+
Koniferen, Na	–	+	+	+	+
Bl	+	–	–	–	–
Blüten sp.	+	2	+	+	+
<i>Melampyrum silvaticum</i> , Sa	–	–	6	40	37
<i>Carex</i> sp., Sa	4	35	6	5	2
<i>Viola</i> sp., Sa	–	3	13	14	9
Gramineen, Sa	+	+	+	3	+
Samen sp.	–	2	2	+	+
<i>Fragaria vesca</i> , Fr	–	3	36	25	6
<i>Sorbus</i> sp., Fr	–	–	–	–	26
<i>Sambucus racemosa</i> , Fr	–	–	4	10	5
<i>Rubus idaeus</i> , Fr	–	–	+	+	7
<i>Vaccinium myrtillus</i> , Fr	–	–	+	+	–
Arthropoden	123 ¹	759	523 ¹	157 ¹	56 ¹
Schneckenfragmente	–	–	–	–	+

¹ Durchschnitt von n–1 Proben.

zurück, dafür steigt der Anteil von *Sambucus racemosa*-Beeren auf 10 % an. Frischgrün tritt nur in Spuren auf.

SEPTEMBER. Vegetationsverhältnisse: Von *Sorbus aucuparia* steht eine imposante Menge an reifen Früchten zur Verfügung, wovon allerdings ein großer Teil von Drosseln und Gimpeln rasch gepflückt wird. Die Reifung der Früchte von *Sorbus aria* erfolgt langsamer und reicht weit in den Oktober hinein. Die im September reifenden Früchte von *Crataegus* sp. bleiben zum Teil den ganzen Winter über an den Büschen stehen. Mit dem Auftreten der 1974 frühen ersten Schneefälle ist der Zugang zur Bodenvegetation zeitweise behindert. Nahrung: *Melampyrum silvaticum*-Samen dominieren mit 37 % weiterhin. Die Anteile der übrigen Sämereien und *Fragaria vesca*-Früchte gehen auf 13 bzw. 6 % zurück. Dank hohen Anteilen von *Sorbus*-Früchten (26 %), *Rubus idaeus*-Früchten (7 %) und *Sambucus racemosa*-Beeren (5 %) gewinnen fleischige Früchte etwas an Bedeutung und machen nun insgesamt 44 % aus. Bereits treten in Spuren Elemente der Winternahrung auf (*Corylus avellana*-Kätzchen, *Sorbus aria*- und *Fagus silvatica*-Knospen).

Wie aus der Nahrungsbeschreibung hervorgeht, äst das Haselhuhn auch im

Sommer sehr selektiv. Auffallend ist im Frühjahr bis Frühsommer die Bevorzugung ganz junger Blätter von Bäumen und Sträuchern, was zu abrupten Artenwechseln führen kann (*Sorbus aucuparia*/*Crataegus* sp. – *Fagus silvatica* – *Sorbus aria*). Bei den trockenen Sämereien sind Arten mit ganz verzehrbaren Samenständen oder großen Einzelsamen besonders beliebt: *Carex* sp., *Viola* sp., *Melampyrum silvaticum*, *Ranunculus*, eine Gattung mit großen Samenköpfchen, wurde im Kot mehrmals gefunden. Zudem zeigt der Kropfinhalt eines Exemplares aus Kärnten (Österreich) vom 18.10. mit einem Anteil von 66 %, daß diese Nahrungskomponente eine größere Rolle spielen kann. Für die Beeren-nahrung kann wegen des heterogenen Angebots keine Beliebtheitsreihenfolge aufgestellt werden, am unbeliebtesten sind allerdings die Früchte der am unteren Waldrand häufigen *Crataegus oxyacantha* und *C. monogyna*.

2.4. Bedeutung einzelner Nahrungspflanzen

2.4.1. Vor allem im Winter wichtige Arten

Vaccinium myrtillus: Heidelbeertriebe stellen am unteren Waldrand bei geringer Schneelage die Hochwinterhauptnahrung dar. In höheren Lagen kann *Vaccinium myrtillus* wegen der längeren Schneebedeckung und des schlechten Zustandes keine bedeutende Rolle spielen. Die Stauden werden hier vom Reh sehr stark verbissen. Das Haselhuhn frißt die schwächer verholzten Triebspitzen in Stücken von 5–6 mm Länge. Wegen des geringen Angebotes spielen Beeren eine gänzlich untergeordnete Rolle.

Corylus avellana: Entfällt *Vaccinium myrtillus* im Angebot, wird *Corylus avellana* am unteren Waldrand zur Hauptnahrung. Bei Zugänglichkeit von *Vaccinium myrtillus* stellt der Hasel nur eine Zusatznahrung dar (Abb. 10), was – aus anderen Gründen (Seltenheit, geringes Kätzchenangebot) – auch für höher gelegene Waldteile gilt. Kätzchen werden bevorzugt. Sie werden entweder ganz oder als Teilstücke abgezwickt. Das Verhältnis von Kätzchen zu Knospen beträgt im Angebot am unteren Waldrand etwa 3,4 : 1. Wenn *Corylus avellana* Hauptnahrung ist, liegt das Verhältnis in der Nahrung bei 10,6 : 1, dagegen 4,3 : 1, wenn die Nahrungskomponente nur Zusatznahrung ist. In höheren Lagen werden wegen der schnellen Erschöpfung des Angebotes in der ersten Winterhälfte deutlich mehr Kätzchen gefressen als in den Monaten Februar–April (Wilcoxon-Test, $p < 0,05$), wobei die Auftretenshäufigkeit in den beiden Perioden sehr ähnlich ist (52 % bzw. 46 %).

Sorbus aria und *S. aucuparia*: Bei zu geringem *Vaccinium myrtillus*- und *Corylus avellana*-Angebot wird *Sorbus aria* im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald zur Hauptnahrung, wogegen die Art für den unteren Waldrand nur als Zusatznahrung zu bezeichnen ist (Abb. 10). Ergänzt wird *Sorbus aria* in höheren Lagen durch *Sorbus aucuparia*. Beide Arten bilden eine große Menge von Früchten aus, die im Frühwinter (Oktober/November) zur Hauptnahrung werden. Den Winter durch werden Knospen entweder allein oder zusammen mit einem Triebstück gefressen. Daneben spielen allein verschlungene Triebstücke eine erstaunlich große Rolle. Diesen Befund bestätigt einerseits die Kotanalyse, andererseits auch die Analyse eines Haselhuhnkropfinhaltes aus der weiteren Umgebung (Montagne de Boudry NE, 14.1.1973), der neben 22 einzelnen Knospen und 28 einzelnen Trieben 33 Triebstücke mit Knospen enthielt. Im April sind die aufbrechenden Knospen und jungen Blätter von *Sorbus aucuparia*

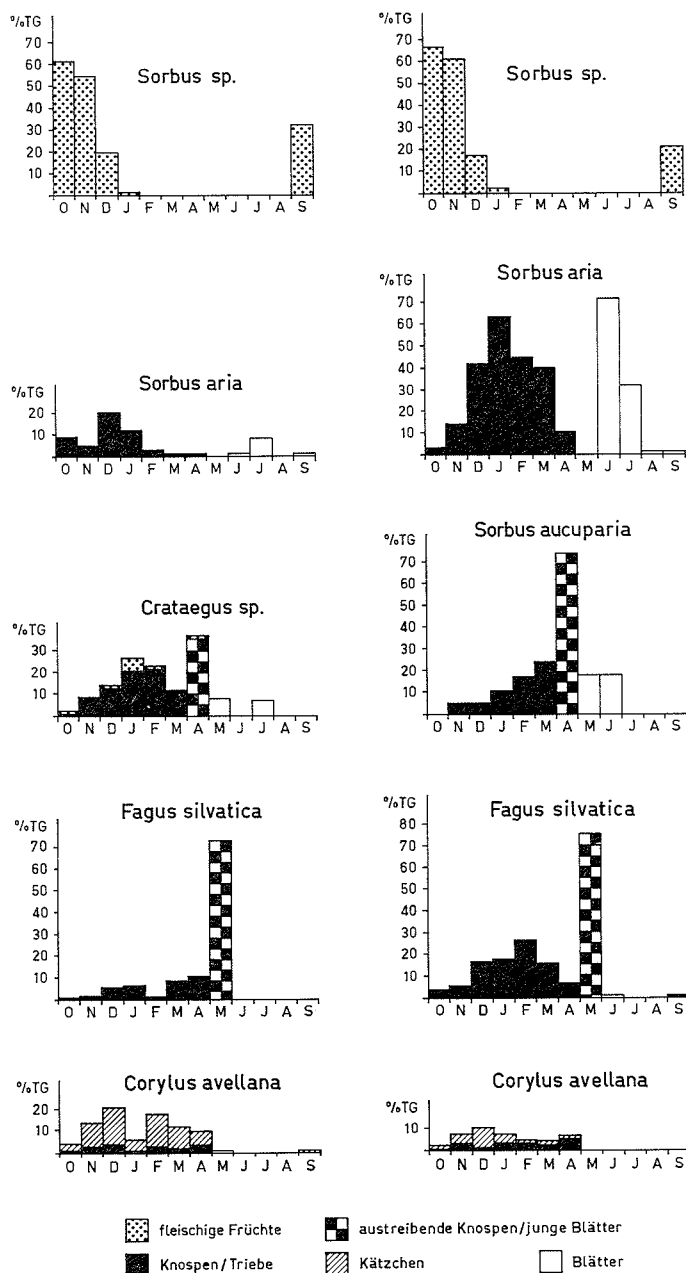


ABB. 10. Bedeutung der wichtigsten Baum- und Strauchhäusung im Jahresverlauf. *Links:* Übergangszone Wald/Weide am unteren Waldrand; *rechts:* Tannen- und Ahorn-Buchenwald. – Importance of tree and shrub species in the food of the hazel grouse according to season at the lower transition zone from forest to pasture (left) and above 1150 m. Dots = fleshy fruits, black = buds/twigs, chequered = sprouting buds/young leaves, hatched = catkins, white = leaves.

im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald die Hauptnahrung. Im Juni sind es solche von *Sorbus aria*. Auch im Juli spielt diese Nahrungskomponente noch eine Rolle. Im Durchschnitt machen die *Sorbus*-Arten im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald ganzjährig 55 % der Nahrung aus! Nur im Mai, August und September sinkt der Anteil unter 25 %. Mit einem durchschnittlichen Anteil von 8 % am unteren Waldrand spielt *Sorbus aria* (*S. aucuparia* ist selten) hier vergleichsweise eine bescheidene Rolle.

Crataegus oxyacantha und *C. monogyna*: Knospen und Triebe der beiden Weißdornarten stellen im Hochwinter am unteren Waldrand eine wichtige Zusatznahrung dar (Abb. 10), sowohl bei *Vaccinium myrtillus* als auch bei *Corylus avellana* als Hauptnahrung. Wie bereits von Heim de Balsac (1935) beschrieben, zwickt das Haselhuhn die *Crataegus*-Knospen zusammen mit einem Triebstück ab. Es ist erstaunlich, daß der Strauch mit seinen extrem kleinen freßbaren Teilen (1000 Stück wiegen nur 3,2 g) beim Nahrungserwerb eine solche Beachtung findet. Eine große Bedeutung haben auch die aufbrechenden Knospen und jungen Blätter im April, während fertig ausgebildete Blätter, die im Mai und Juli auftraten, von geringer Bedeutung sind. Das normalerweise große Beerenangebot wird nur sehr schwach genutzt (maximaler Anteil im Januar 6 %).

Fagus silvatica: Trotz ihres sehr großen Angebotes stellt die Buche im Winterhalbjahr eine bloß wenig genutzte Zusatznahrung dar, die nur im Hochwinter und vor allem in höheren Lagen eine gewisse Rolle spielt (Abb. 10). Im Gegensatz zu den *Sorbus*-Arten werden von *Fagus silvatica* normalerweise nur die Knospen, von denen überdies häufig Reste oder ganze äußere Knospen-schuppen an den Ästen zurückbleiben, gefressen. Eine hervorragende Bedeutung hat die Art im Mai, wenn die aufbrechenden Knospen 75 % der Nahrung ausmachen. Interessanterweise wurden im Kot keine Buchnüsschen nachgewiesen. Zwei Faktoren dürften dafür verantwortlich sein: Die relativ früh einsetzenden Schneefälle erschwerten in der Untersuchungsperiode im Oktober die Nahrungssuche am Boden. Zudem waren zu diesem Zeitpunkt *Sorbus*-Früchte mit einem großen Angebot besonders attraktiv.

Salix sp.: Besonders die im März/April blühenden Kätzchen scheinen beliebt zu sein. Am unteren Waldrand tritt diese Nahrung im März mit 11 % Trockengewicht in 14 % der Proben auf (maximaler Anteil 77 %). Ihre Bedeutung bleibt mit 9 % im April ähnlich, doch ist die Auftretenshäufigkeit mit 38 % wesentlich größer. Im Dezember können Knospen und Triebe von Weiden bis 91 Gewichts-% einer Probe stellen. In höheren Lagen wurden keine blühenden Kätzchen gefunden; in der Nahrung blieb der *Salix*-Anteil (bei gleicher prozentualer Häufigkeit wie am unteren Waldrand) auch in den Wintermonaten klein (im Dezember max. 26 Gewichts-%).

2.4.2. Wichtige Sommernahrungspflanzen

Wie im Winter stellen im Sommer relativ wenige Komponenten die Hauptnahrung. Bedingt durch den jeweils unterschiedlichen Reifezustand der einzelnen Arten, ändert sich aber die Hauptnahrung schneller.

Carex sp.: Vor allem die blühenden Ähren und später die Samen sind eine wichtige Nahrung im Juni. Der maximale Anteil einer Probe betrug 97 %. *Carex* sp. wurden den ganzen Sommer durch in 46–93 % der Proben gefunden.

Viola sp.: Die relativ schweren Samenkapseln (1000 Stück wiegen 13,5 g)

von Veilchen sind eine beliebte Nahrung, die im Juli in maximal 94 % der Proben auftrat. Der größte Anteil in einer Probe betrug 53 %.

Melampyrum silvaticum: Samen des Wachtelweizens sind mit ihrer nicht zu unterschätzenden Größe (1000 Stück wiegen 8,7 g), ihrer zarten Außenhaut und dem großen Angebot eine gerne gefressene, im August und September wichtige Nahrung. Es ließ sich nicht klären, ob die Samen am Boden aufgelesen oder aus den Hüllen herausgedrückt werden, was im reifen Zustand leicht gelingt. Hüllen wurden im Kot praktisch nicht gefunden. Im August war dieser Nahrungsbestandteil mit einem maximalen Anteil von 93 % in allen Proben zu finden.

Fragaria vesca: Als am frühesten reifende fleischige Früchte sind Erdbeeren eine begehrte Sommernahrung. Ihr maximaler Anteil an der Nahrung fällt auf den Juli (durchschnittlich 36 %, maximaler Anteil in einer Probe 73 %). Obwohl ihre Bedeutung im August mit durchschnittlich 20 % niedriger ist, wird sie mindestens gleich häufig gefressen (in 88 % der Proben im Juli, in 93 % im August).

2.4.3. Begleit- und Gelegenheitsnahrung

Prunus avium und *Populus tremula* traten beide nur einmal, dafür mit namhaften Anteilen auf. *Prunus avium* hatte am unteren Waldrand einen Anteil von 27 Gewichts-%, *Populus tremula* im Ahorn-Buchen-Wald in einer Märzprobe einen solchen von 55 %. Die beiden Fälle stellen Beispiele für unwichtige Nahrungsarten dar, die bedingt durch den Nahrungserwerb auf Bäumen eine größere Bedeutung vortäuschen können.

Rosa sp., *Lonicera nigra* und *Rubus idaeus* sind praktisch nur vom Boden aus zu erreichende Nahrungspflanzen. Ihre Knospen und Triebe treten unregelmäßig auf, erreichen aber in Einzelproben beachtliche Werte: *Rubus idaeus* 25 % (März), *Rosa* sp. 12 % (März), *Lonicera nigra* 5 % (Dezember). Früchte von *Rubus idaeus* kommen im August regelmäßig in Spuren vor und stellen am unteren Waldrand im September ihr Maximum mit 8 %. In höheren Lagen ist ihr Auftreten nicht so regelmäßig, doch erreicht die Art in einer Septemberprobe 57 %. Früchte von *Rosa* sp. wurden nur in einer Probe vom Februar mit 8 % gefunden.

Von *Sambucus racemosa* besitzen nur die Früchte eine größere Attraktivität. Für ihre Aufnahme begeben sich die Haselhühner sogar an die Wegränder im deckungsarmen Hochwald. Am unteren Waldrand trat diese Nahrungskomponente im Juli/August regelmäßig auf, mit einem Maximum von 55 % in einer Augustprobe. Im Tannen- und Ahorn-Buchen-Wald war ihr Auftreten nicht so regelmäßig, der Anteil in einer Septemberprobe betrug aber immerhin 40 %.

Koniferen: Abgesehen von einer Dezemberprobe aus dem Tannen-Buchen-Wald mit einem Anteil von 30 % *Abies alba*-Nadeln, wurden Koniferennadeln nur in Spuren gefunden. Außer im Mai kam die Nahrungskomponente regelmäßig vor. Eine größere Bedeutung hatten von Januar bis April frisch abgefallene oder ausgeaperte Samen. Im Maximum fand ich bei einer Probe vom unteren Waldrand 32 %, bei einer solchen aus dem Tannen-Buchen-Wald 34 %. Feststellungen aus dem Frühjahr 1978, als *Picea abies*-Samen in größeren Mengen vorhanden waren, zeigen, daß diese Nahrung mit ihrem quantitativ und qualitativ stark schwankenden Angebot beliebt ist. Die Haselhühner legen, nach Spuren zu schließen, größere Strecken suchend auf dem Schnee zurück. Der relativ hohe Anteil von männlichen Zäpfchen in einer Maiprobe (21 %, einzige Probe mit positivem Befund) weist darauf hin, daß bei größerem Angebot auch dieser Pflanzenteil eine bedeutende Rolle spielen könnte.

Samen sp.: Zusätzliche Sämereien waren nur unregelmäßig zu finden, in einer Juli-probe vom unteren Waldrand immerhin mit 21 % (teilweise *Ranunculus* sp.).

Kräuter und Moose: Trotz eines immensen Angebotes spielen Kräuter auch im Sommer eine gänzlich untergeordnete Rolle. Nur eine Probe enthielt über 20 % (40 % in einer Juliprobe vom unteren Waldrand). Die größte Bedeutung hatten Kräuter im

April am unteren Waldrand mit durchschnittlich 12 %. Moose traten regelmäßig in Spuren und immer zusammen mit anderer Bodenäsung auf.

Blüten: Obwohl regelmäßig während des ganzen Sommers auftretend, sind sie unbedeutend. Ihr maximaler Anteil betrug in einer Probe von Ende Mai vom unteren Waldrand 12 % (vorwiegend *Oxalis acetosella*).

2.5. Auftreten tierischer Nahrung

Eine Quantifizierung des Anteils der tierischen Nahrung wurde nicht ausgeführt. Mengenmäßig dürften Insekten, Spinnen usw. nur als Jungennahrung von Bedeutung sein. Das verwendete Maß (Anzahl Teilchen/100 mg Pflanzenkost) wurde von Zettel (1974) übernommen und erlaubt nur einen relativen Vergleich der Proben untereinander. Einzig die chitinhaltigen Teile der Arthropoden sind wohl zuverlässig nachzuweisen. Bei im September gefundenen Schneckenhausüberresten besteht der Verdacht, daß die Fragmente nur dank des besonders schnellen Nahrungsdurchgangs bei Beerenkost erhalten blieben.

Wie beim Birkhuhn (Zettel 1974) ergaben sich auch beim Haselhuhn innerhalb einzelner Monate enorme Schwankungen der gefundenen Werte. Bei einer gesamthaften Betrachtung der Proben wurden Arthropoden in allen Monaten gefunden, mit einem minimalen Anteil von Dezember bis März (17 % der Proben mit positivem Befund). Die maximale Häufigkeit (100 %) und Bedeutung lag im Juni und Juli, wo einzelne Proben über 1500 (bis 2973) Arthropodenteilchen/100 mg Pflanzenkost enthielten. Es ist nicht auszuschließen, daß einzelne Proben aus diesen Monaten von Jungtieren stammen, die mehr Insekten fressen als adulte Vögel.

2.6. Magensteinchen

Anders als im Kotmaterial vom Alpenschneehuhn aus dem Aletschgebiet, wo häufig größere Mengen Grus oder kleiner Steinchen zu finden sind (A. Bossert, pers. Mitt.), enthielten nur 20 der 180 Proben vom Haselhuhn überhaupt Magensteinchen und dazu nur in kleinsten Mengen. Dieses seltene Auftreten dürfte durch den Kalkuntergrund des Untersuchungsgebietes bedingt sein. Inwieweit die schlechte Versorgung mit Magensteinchen die Verdaulichkeit der Nahrung wegen einer geringeren Vermahlung im Magen beeinträchtigt, ist nicht abzuschätzen. Da Zellulose nur in den Blinddärmen, wohin bloß ein kleiner Teil des Nahrungsbreis gelangt, verdaut wird, dürften die relativ vielen intaktbleibenden Zellwände die Herauslösung der Inhaltsstoffe behindern. Am unteren Waldrand könnten die harten Kerne der Weißdornfrüchte als Magensteinchenersatz dienen.

3. Nahrungsqualität

Wie Zettel (1974) für das Birkhuhn im Aletschgebiet (Zentralalpen) aufgezeigt hat, bestehen auch für das Haselhuhn keine quantitativen Engpässe in der Nahrungsversorgung im Winter. Vielmehr ist das Angebot so groß, daß die Hühner stark selektiv äsen können. Es ist allerdings anzunehmen, daß diese Selektivität eine Notwendigkeit darstellt, da Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der Winternahrung teilweise außerordentlich tiefe Werte erreichen und die Hühner aus energetischen Gründen bestrebt sind, ihre Aktivität einzuschränken. Bedarfswerte für Raufußhühner wurden bisher wegen der Schwierigkeit einer Gefangenschaftshaltung nicht ermittelt. Direkte Vergleiche mit dem Bedarf des gut untersuchten Hausgeflügels (z. B. Bolton & Blair 1974) sind mit Vorsicht an-

zuwenden, da doch die aufgenommenen Nahrungsquantitäten zu verschiedenen sind und die Verdaulichkeit der für unsere Untersuchungstiere wichtigen Pflanzenteile wesentlich tiefer liegt als die den Bedarfszahlen für das Hausgeflügel zugrundegelegten Werte. Durch die großen aufgenommenen Nahrungsmengen können unter Umständen Nährstoffdefizite gegenüber dem Haushuhnbedarf ausgeglichen werden.

Neben der Winternahrung, die wegen ihrer schlechten Qualität am ehesten eine Auswirkung auf die Kondition der Tiere haben könnte, spielt der Proteingehalt in der Vorlegeperiode vor allem für die Hennen eine wichtige Rolle. Für das Erreichen des Höchstgewichtes im Herbst/Frühwinter ist eine qualitativ gute Nahrung in dieser Periode wichtig.

Die chemischen Analysen wurden von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für viehwirtschaftliche Produktion Grangeneuve, Posieux, durchgeführt. Die Bestimmung der Rohnährstoffe verlief nach der Weende-Methode: Die Trockensubstanz wird durch Trocknung bei 105 °C, die Asche durch Verglühen bei 550 °C ermittelt. Der Stickstoffgehalt wird nach der Kjeldahl-Methode bestimmt und durch Multiplikation mit dem Faktor 6,25 der Rohproteingehalt berechnet. Rohfett wird mit Petroläther extrahiert und nach Destillation gewogen. Rohfaser ist der organische Rückstand, der nach aufeinanderfolgendem Kochen mit 1,25%iger (0,225 n) H_2SO_4 und 1,25%iger (0,313 n) NaOH ungelöst bleibt. Die übrigen Nährstoffe wurden wie folgt ermittelt: Gesamtzucker wurde mit 80%igem Alkohol extrahiert, nach Zugabe von Phenol und Schwefelsäure kolorimetrisch bestimmt und als Invertzucker berechnet. Die leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate wurden in 1%iger HCl während 30 min bei 95 °C gelöst und wie Gesamtzucker bestimmt. *Acid detergent fiber* (= Zellulose + Lignin) entspricht dem Rückstand nach Behandlung der Probe mit einer Mischung von Cetyl-trimethylammoniumbromid/1 n H_2SO_4 (20 g/l). Lignin ist der in 72%iger H_2SO_4 unlösliche Bestandteil der *acid detergent fiber*. Die Aminosäuren wurden chromatografisch nach Stein & Moore, die Proteinlöslichkeit bei 45–50 °C während 16 Stunden in HCl-Pepsin-Lösung bestimmt. Für die gaschromatografische Identifikation der Fettsäuren wurde das Material mit methanolischer NaOH verseift und mit Bortrifluorid verestert.

Die wesentlichen qualitätsbestimmenden Faktoren einer Nahrung sind die umsetzbare Energie und der Proteingehalt. Daneben sind Mineralstoffe und weitere essentielle Substanzen (Vitamine, Fettsäuren usw.) von Bedeutung. Die umsetzbare Energie läßt sich nur im Tierexperiment bestimmen (= aufgenommene Energie minus Energie von Kot und Harn). Die Hauptenergielieferanten der für unsere Untersuchung in Frage kommenden Winternahrungspflanzen sind die Kohlenhydrate. Die umsetzbare Energie ist deshalb vor allem von der Verdaulichkeit der Kohlenhydratfraktionen abhängig und insbesondere mit dem Gehalt an *acid detergent fiber*/Rohfaser negativ korreliert. Zur näheren Charakterisierung der schwer verdaulichen Zellwandbestandteile wurde der Ligningehalt beigezogen (S. 203). Die leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate enthalten neben den gut verdaulichen Fraktionen Zucker, Dextrinen und Stärke auch schwerer aufschließbare Zellwandbestandteile. Das Rohfett enthält außer den eigentlichen Fetten und Ölen, die wahrscheinlich nur in Samen in größeren Anteilen vorhanden sind und dann eine wichtige Energiequelle bilden, eine Vielzahl petrolätherlöslicher Verbindungen, die in der Mehrzahl kaum auswertbar sein dürften. Ätherische Öle können durch eine hemmende Wirkung auf die Bakterienentwicklung sogar verdaulichkeits-hemmend sein (Nagy et al. 1964). Die Bedeutung des Rohfettgehaltes läßt sich demnach erst nach Durchführung von Tierexperimenten abschätzen. Bei der N-Bestimmung nach Kjeldahl wird der gesamte organisch gebundene Stickstoff bestimmt. Es können demnach neben wirklichen Proteinen auch andere Substanzen enthalten sein. Die Qualität eines Proteins ist abhängig von seinem Aminosäuremuster und der Verdaulichkeit. Als Maß für die Verwertbarkeit wurde die Löslichkeit in HCl-Pepsin herangezogen.

Untersucht wurden jeweils die gleichen Pflanzenteile, die von den Hühnern gefressen werden. Bei den zum Vergleich analysierten gemiedenen Pflanzen wurden entsprechende Teile verwendet. Um eventuelle individuelle Unterschiede auszugleichen, wurde das Material von vielen Exemplaren gemischt.

3.1. Winternahrung

Nach ihrer Beliebtheit geordnet haben die folgenden Nahrungspflanzen von Oktober bis März eine besonders große Bedeutung: *Sorbus* sp.-Früchte, *Vaccinium myrtillus*-Triebe, *Crataegus*-Knospen/Triebe, *Corylus avellana*-Kätzchen, *Sorbus aria*-Knospen/Triebe, *S. aucuparia*-Knospen/Triebe, *Fagus silvatica*-Knospen. Diese Nahrungsbestandteile lassen sich in drei Gruppen aufteilen: 1. Fleischige Früchte. 2. Grüne Triebe von *Vaccinium myrtillus*, das als einziger Zwergstrauch des Gebietes dasteht und auch bei tiefen Temperaturen zu einer gewissen Fotosyntheseleistung fähig ist³. 3. Ruhende Knospen, Kätzchen und Triebe von Laubbölzern.

In Tab. 10 ist der Nährstoffgehalt beliebter und verschmähter Pflanzenteile zusammengestellt. Die Zahlen zeigen auf den ersten Blick ein verwirrendes Bild. In keiner der Kolonnen ergibt sich die gleiche Reihenfolge wie für die Beliebtheit.

Die Früchte der *Sorbus*-Arten zeichnen sich im Vergleich zur übrigen Winternahrung durch einen hohen Gehalt an Gesamtzucker und an übrigen leicht hydrolysierbaren Kohlenhydraten aus, wobei *Sorbus aria* beim Gesamtzucker deutlich hinter *S. aucuparia* zurückbleibt. Sowohl beim Rohprotein als auch beim HCl-Pepsin-löslichen Protein liegen die Werte dagegen bei *Sorbus aria* höher. Im Durchschnitt ist der Gehalt an löslichen Proteinen ähnlich demjenigen der Hochwinternahrung in höhergelegenen Teilen des Untersuchungsgebietes (*Sorbus aria*/*S. aucuparia*/*Fagus silvatica*-Knospen). Der Rohfettgehalt ist besonders bei *Sorbus aucuparia*-Früchten relativ hoch, und das Rohfett dürfte als Samenfett zudem größtenteils aus hochverdaulichen Triglyceriden bestehen. Wegen des niedrigen Gehaltes an acid detergent fiber/Rohfaser sind die Früchte besser verdaulich als die übrige Winternahrung (s. unten). Bei einem ähnlichen Totalgehalt liegt der Ligninanteil pro Zelluloseeinheit für *Sorbus aucuparia* bei 1,4, für *S. aria* bei 0,9.

Vaccinium myrtillus-Triebe weisen einen hohen Gehalt an Gesamtzucker und HCl-Pepsin-löslichen Proteinen auf. Leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate und Asche erreichen mittlere Werte, während die die Gesamtverdaulichkeit herabsetzenden Substanzen (acid detergent fiber/Rohfaser) einen großen Anteil ausmachen. Das Verhältnis Lignin : Zellulose beträgt 1,2 : 1.

Crataegus sp.-Knospen/Triebe haben mit 9,2 % von allen untersuchten Pflanzenteilen den höchsten Aschegehalt. Der Fettgehalt ist relativ hoch. Das Verhältnis Lignin : Zellulose ist mit 1,5 : 1 am stärksten zugunsten des Lignins verschoben, was darauf zurückzuführen ist, daß die Proben aus Knospen mit Triebstücken bestehen. Alle übrigen Fraktionen nehmen eine Mittelstellung ein.

Corylus avellana-Kätzchen: Mit dem hohen Gehalt an Gesamtzucker und HCl-Pepsin-löslichem Protein, dem ein niedriger Gehalt an acid detergent fiber/Rohfaser (Lignin : Zellulose 1 : 1) gegenübersteht, ist diese Nahrungskomponente

³ Im Gegensatz zu den unbelaubten Trieben winterkahler Arten (*Larix decidua*, *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*), die nach Keller & Beda-Putz (1973) keine Nettoassimilation erreichen (40 kLux, 22–29 °C), ist *Vaccinium myrtillus* selbst bei 2,2 °C und 18 kLux in der Lage, eine Nettoassimilation von 0,2 mg CO₂/h/g Trockensubstanz zu erbringen. Ein flaches Maximum (0,5–0,6 mg CO₂/h/g) wird zwischen 15 und 20 °C erreicht; die Erhöhung der Lichtstärke auf 60 kLux hat hingegen nur eine wenig höhere Assimilationsrate zur Folge. (Messungen am Botanisch-Physiologischen Institut der Universität Bern unter Leitung von Prof. Dr. K. H. Erismann.)

TABELLE 10. Nährstoffgehalt von Winternahrungspflanzen des Haselhuhns. Angaben in % der Trockensubstanz. Die wichtigen Nahrungspflanzen sind nach ihrer Beliebtheit geordnet. Abkürzungen: n = Anzahl Proben (* = n-1, ° = n-2), Rp = Rohprotein, vRp = HCl-Pepsin-lösliches Rohprotein, Gz = Gesamtzucker, LhKh = leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate, adf = acid detergent fiber, Lig = Lignin, Zell = Zellulose, Rfa = Rohfaser, Rfe = Rohfett, A = Asche, Fr = Früchte, Kä = Kätzchen, Kn = Knospen, Na = Nadeln, Tr = Triebe. — *Chemical composition of winter food. Data in percentages of dry matter. Abbreviations: n = number of samples (* = n-1, ° = n-2), Rp = crude protein, vRp = HCl-Pepsin-soluble crude protein, Gz = total sugars, LhKh = easily hydrolysable carbohydrates, adf = acid detergent fiber, Rfa = crude fiber, Rfe = crude fat, A = ash, other abbreviations as in table 5.*

	n	Rp	vRp	Gz	LhKh	adf	Lig/ Zell	Rfa	Rfe	A
WICHTIGE NAHRUNGSPFLANZEN										
<i>Sorbus aucuparia</i> , Fr	4	5,4	3,0°	20,7	30,9*	19,7*	1,4	10,1	7,0	2,9
<i>S. aria</i> , Fr	2	8,9	5,0	15,6	31,5	25,5	0,9	12,3	3,5	4,1
<i>Vaccinium myrtillus</i> , Tr	2	10,1	5,9*	15,0	25,1	42,5	1,2	31,4	2,2	3,9
<i>Crataegus</i> sp., Kn + Tr	3	10,6	5,3°	10,2*	23,6°	37,0*	1,5	23,0	3,1*	9,2
<i>Corylus avellana</i> , Kä	2	13,7	6,9	14,4	29,3	27,6	1,0	16,4	1,6	3,6
<i>Sorbus aria</i> , Kn	3	8,0	2,9*	7,8*	24,3	30,3	0,6	16,6	14,4	6,2
<i>S. aucuparia</i> , Kn	3	9,1	4,1°	9,7°	22,7	33,7	0,4	19,1	10,8	4,1
<i>Fagus silvatica</i> , Kn	3	9,4	4,8	8,6	15,8	53,9	0,5	47,0	1,3	2,4
UNBEACHTET										
<i>Acer pseudoplatanus</i> , Kn	2	11,9	7,6	12,8	27,0	17,8	0,5	18,5	2,3	6,7
<i>Picea abies</i> , Na	2	8,7	5,6	12,8	23,4	33,6	0,7	28,6	3,9	6,7
<i>Abies alba</i> , Na	1	9,4	5,8	10,6	19,6	34,4	1,0	29,0	3,9	4,4
GEFRESSENE TRIEBE										
<i>Sorbus aria</i>	2	7,1		10,2	21,9	41,2	0,6	27,1	2,3	7,3
<i>S. aucuparia</i>	3	8,4		14,0	27,5	36,0	0,6	22,2	3,4	5,9
<i>Salix</i> sp.	2	9,8		12,2	24,3	39,4	0,9	30,7	4,1	6,6
UNBEACHTETE TRIEBE										
<i>Fagus silvatica</i>	2	8,1		11,2	17,5	53,9	1,2	39,6	2,8	4,4
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	9,7		11,0	20,0	49,1	0,8	33,7	1,4	5,2

nach unseren Qualitätsbegriffen abgesehen von den *Sorbus*-Früchten die beste. Der Rohfettgehalt ist niedrig, derjenige für Asche mittel.

Sorbus aria-Knospen: Der sehr hohe Rohfettgehalt von 14,4 % darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß nur etwa 4 % dieser Fraktion aus wertvollen Triglyceriden besteht. Beim Rest handelt es sich um höchstens teilweise noch verwertbare Harze und Wachse. Abgesehen vom relativ hohen Aschegehalt und einem schlecht löslichen Protein erreichen die anderen Substanzen mittlere Werte. Der Ligningehalt pro Zelluloseeinheit beträgt 0,6.

Sorbus aucuparia-Knospen zeichnen sich durch einen hohen Rohfettgehalt aus. Dieser liegt allerdings wesentlich niedriger als bei *Sorbus aria*, und der Triglyceridanteil ist noch geringer. Gegenüber *Sorbus aria* erreichen Rohprotein, HCl-Pepsin-lösliches Protein und Gesamtzucker etwas günstigere Werte, während der Gehalt an acid detergent fiber/Rohfaser höher liegt. Das Verhältnis Lignin : Zellulose nimmt mit 0,4 : 1 den minimalen Wert aller untersuchten Pflanzenteile ein.

Fagus silvatica-Knospen: Mit dem höchsten Gehalt an acid detergent fiber/Rohfaser weist diese Nahrung von allen untersuchten Pflanzenteilen die geringste Verdaulichkeit auf (s. unten). Das Verhältnis Lignin : Zellulose beträgt 0,5 : 1 und ist damit ähnlich wie dasjenige bei *Sorbus*-Knospen.

Die trotz reichem Angebot so gut wie unbeachtet bleibenden Pflanzenarten (*Acer pseudoplatanus*, *Picea abies*, *Abies alba*) haben für keine der untersuchten Komponenten eine besonders schlechte Qualität aufzuweisen. Leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate und Gesamtzucker erreichen sogar günstigere Werte als bei einem Teil der gut gefressenen Pflanzenteile.

Für die Triebe ist bei den beliebten Arten (*Sorbus aria*, *S. aucuparia* und *Salix* sp.) ein höherer Gehalt an leicht hydrolysierbaren Kohlenhydraten und ein geringerer Verholungsgrad festzustellen. Der Proteingehalt liegt in der gleichen Größenordnung wie derjenige der Knospen.

Verdaulichkeitsexperimente mit Birkhennen (Zbinden in Vorb.) lassen die folgende Reihenfolge für die Verwertbarkeit der organischen Substanz erkennen: *Sorbus aucuparia*-Früchte, *Corylus avellana*-Kätzchen, *Vaccinium myrtillus*-Triebe, *Sorbus aria*-Knospen, *S. aucuparia*-Knospen, *Fagus silvatica*-Knospen. Die nicht gefressenen Koniferennadeln (*Picea abies*, *Abies alba*) nehmen mit *Vaccinium myrtillus* und *Sorbus aria* eine Mittelstellung ein.

Bereits diese Gegenüberstellung der einzelnen Nahrungspflanzen zeigt, daß das Haselhuhn seine Nahrung subtiler ausliest als wir sie mit der Nährstoffanalyse zu klassieren vermögen. Um einen etwas tieferen Einblick in die Qualität sich besonders auszeichnender Pflanzen zu erhalten, wurden in Einzelfällen weitere Untersuchungen zum Fettsäure- und Aminosäure-Gehalt durchgeführt.

Die Analyse des Rohfettes bei den besonders fettreichen *Sorbus*-Knospen zeigt, daß nur ein geringer Teil davon (0,6 % der Totalsubstanz bei *Sorbus aria*, 0,7 % bei *S. aucuparia*) aus Triglyceriden besteht, dazu kommen weitere längerkettige, im Gaschromatogramm erscheinende, nicht identifizierte Substanzen (mit 1,4 % bei *Sorbus aria* und 0,4 % bei *S. aucuparia*). Der Rest besteht aus nicht verwertbaren Harzen und Wachsen. Im Gegensatz dazu besteht das Rohfett der *Sambucus racemosa*-Früchte quantitativ aus Triglyceriden, was für normale Samenfette allgemein zutreffen dürfte.

Aminogramme der am schlechtesten gefressenen Nahrungspflanze *Fagus silvatica* und von *Acer pseudoplatanus*, der gänzlich gemieden wird, ergeben für die einzelnen Aminosäuren Werte in einer ähnlichen Größenordnung wie für die von Pauli (1978) untersuchten Pflanzen. Beide Arten enthalten außer für die Summe Methionin/Cystin einen ausreichenden Anteil an einzelnen Aminosäuren im Vergleich zu dem von Bolton & Blair (1974) festgestellten Bedarf von Legehennen. Die Summe der 17 wichtigsten Aminosäuren ergibt für *Fagus silvatica* einen etwas höheren Wert (86,68 g/100 g Rohprotein) als für *Acer pseudoplatanus* (83,90 g/100 g Rohprotein).

3.1.2. Beziehung zwischen Nahrungs-Qualität und -Auswahl

Aus physiologischer Sicht befinden sich die Rauhfußhühner im Winter in einem Zustand geringer Aktivität (keine Belastung durch Balz, Fortpflanzung oder Mauser). Es ist anzunehmen, daß in dieser Periode ein minimaler Proteinbedarf besteht. Der durchschnittliche Rohproteingehalt der Winternahrung beträgt um 10 % (wesentlich darüber liegt er bei *Corylus avellana*-Kätzchen, darunter bei *Sorbus aucuparia*-Früchten mit 13,7 bzw. 5,4 %). Der Anteil des HCl-Pepsin-

löslichen Proteins am Rohprotein bewegt sich zwischen 36 % bei *Sorbus aria*-Knospen und 58 % bei *Vaccinium myrtillus*-Trieben für bedeutende Nahrungspflanzen und erreicht beim gemiedenen *Acer pseudoplatanus* sogar 64 %. *Sorbus*-Früchte und *Vaccinium myrtillus* weisen eine bessere Proteinlöslichkeit (56 und 58 %) auf als der Durchschnitt der Winternahrung (51 %).

Auffallend ist bei den fünf beliebtesten Nahrungskomponenten der hohe Gesamtzuckergehalt (zwischen 10,2 % bei *Crataegus*-Knospen/Trieben und 20,7 % bei *Sorbus aucuparia*-Früchten). Der Rohfasergehalt umfaßt in dieser Gruppe sowohl sehr niedrige (z. B. 10,1 % bei *Sorbus aucuparia*-Früchten, 16,4 % bei *Corylus avellana*-Kätzchen) als auch den zweithöchsten Wert aller untersuchten Pflanzen (*Vaccinium myrtillus* mit 31,4 %). Da die Gesamtverdaulichkeit wesentlich vom Gehalt an Rohfaser/acid detergent fiber beeinflusst wird, liegen auch diese Werte weit auseinander und z. B. für *Vaccinium myrtillus* tiefer als für weniger beliebte Nahrungskomponenten. Die umsetzbare Energie allein kann offenbar die Nahrungsselektion nicht erklären. Strukturelle Eigenschaften der Nahrung dürften eine wesentliche Rolle spielen.

Die schwer verwertbaren Kohlenhydrate weisen bei den besonders beliebten Pflanzenteilen eine andere Zusammensetzung auf als bei den weniger gerne gefressenen, indem das Verhältnis Lignin : Zellulose bei den bevorzugten Arten zugunsten des Lignins verschoben ist. Der Quotient Lignin/Zellulose beträgt bei den beliebten Pflanzenteilen mindestens 0,9, bei den weniger beliebten höchstens 0,6. Ein hoher Lignin-Gehalt pro Zelluloseeinheit deutet darauf hin, daß stark verholzte Gewebe vorhanden sind, denen zucker- und proteinreiche Speichergewebe gegenüberstehen⁴. Bei den echte Holztriebe enthaltenden *Vaccinium myrtillus* und *Crataegus* sp. ist der Zusammenhang besonders deutlich ersichtlich, ebenso bei den *Sorbus*-Früchten mit den harten Elementen der Samenschalen und des Kerngehäuses neben dem weichen Fruchtfleisch. *Corylus avellana*-Kätzchen weisen wegen der Vielzahl zu versorgender Schuppen relativ viel verholztes Leitbündelmaterial auf. Bei den weniger beliebten Knospen besteht mit ihrem nur etwa halb so großen Ligningehalt pro Zelluloseeinheit keine Konzentration der schwer verdaulichen Fasersubstanz.

Es drängt sich die Annahme des folgenden Selektionsmechanismus auf: Das Haselhuhn bevorzugt Pflanzenteile, bei denen ein möglichst großer Teil der Gewebe gut verdaulich ist. Die umsetzbare Energie kann offenbar zugunsten einer schnellen Verdaubarkeit zurücktreten, da die Rauhfußhühner wegen des sehr raschen Durchgangs der Nahrung durch den Verdauungstrakt ohne weiteres in der Lage sind, täglich große Volumina zu verarbeiten. Zudem kommt einer Aktivitätszeitverkürzung unter den relativ milden Winterbedingungen des Untersuchungsgebietes keine so große Bedeutung zu wie bei den hochnordischen Populationen.

⁴ Die starke Lignininkrustierung erfolgt im Gewebe des Leitapparates und der Samenschalen, die sich gegenüber anderen Gewebetypen durch mehr oder weniger stark verdickte Zellwände auszeichnen. Bedingt dadurch wird im ligninhaltigen Teil (Lignin kommt praktisch nur in den obengenannten Geweben vor) eine Zellulosekonzentration erreicht. Diesem schlecht verdaulichen Material steht das übrige Gewebe gegenüber, dessen Anteil an Zucker und Proteinen wesentlich höher ist, als die Nährstoffanalyse vermuten läßt. Für *Vaccinium myrtillus* wurde der Anteil der verholzten Triebe, die im Kot ganz ausgeschieden werden, mit rund 20 % der Trockensubstanz bestimmt. Der Wert für den Gesamtzuckergehalt des Rindengewebes dürfte demnach bei 19 % liegen, derjenige für das lösliche Protein bei 7 %.

TABELLE 11. Entwicklung des Gehaltes an Rohprotein und HCl-Pepsin-löslichem Protein bei Baumäsung im Frühjahr. Angaben in % der Trockensubstanz. Abkürzungen wie in Tab. 10. — *Protein content of dormant buds (RKn), swelling buds (SKn), young leaves (JB), leaves (B) and flowering male catkins (BlKä) of different food plants in spring (Rp = crude protein, vRp = HCl-Pepsin-soluble crude protein).*

	n	Rp	vRp
<i>Sorbus aucuparia</i> Winterzustand, RKn	3	9,1	4,1°
schwellende Knospen, SKn	1	13,3	—
junge Blättchen, JB	1	23,2	18,6
ausgewachsene Blätter, B	2	15,5	10,1
<i>Crataegus</i> sp. Winterzustand	3	10,6	5,3°
junge Blättchen	1	30,6	18,0
<i>Fagus silvatica</i> Winterzustand	3	9,4	4,8
schwellende Knospen	2	14,8	—
junge Blättchen	1	25,8	13,0
ausgewachsene Blätter	2	14,7	4,2
<i>Sorbus aria</i> Winterzustand	3	8,0	2,9*
schwellende Knospen	1	12,2	—
junge Blättchen	1	28,3	20,2
ausgewachsene Blätter	2	15,2	7,2
<i>Acer pseudoplatanus</i> Winterzustand	2	11,9	7,6
schwellende Knospen	1	14,1	—
junge Blättchen	1	26,7	—
<i>Salix caprea</i> Winterzustand	2	8,1	—
blühende ♂ Kätzchen, BlKä	1	19,8	12,5

Für *Acer pseudoplatanus*, der mit einem Quotienten Lignin/Zellulose von 0,6 ohnehin zur Gruppe der weniger beliebten Pflanzen zu rechnen ist, kommen quantitative Überlegungen für die Begründung seiner Bedeutungslosigkeit dazu. Die Nutzung seiner Knospen wäre nach der Knospendichte zu schließen mit einem ähnlichen Aufwand verbunden wie derjenige von *Sorbus aria*. Bei dieser Art können wegen des nur schwach verholzten zentralen Teils auch die Triebe gefressen werden, während bei *Acer pseudoplatanus* das Abscheren der Triebe wegen ihres dickeren verholzten Anteils Schwierigkeiten bieten müßte. Zudem liegt der Gehalt an leicht hydrolysierbaren Kohlenhydraten relativ tief. Die Meidung der Koniferennadeln ist nach den Werten der Nährstoffanalyse nicht erklärbar, stellen sie doch eine in großen Mengen zur Verfügung stehende, leicht verdauliche Nahrung mit einem hohen Gesamtzuckergehalt dar (vgl. Diskussion).

3.2. Nahrung in der Vorlegeperiode

Bei festgestellten und errechneten Schlüpfdaten in den zwei ersten Juni-Dekaden sind der April und die erste Maihälfte als Vorlegeperiode anzusehen. Es gilt, in dieser kurzen Zeitspanne einerseits das vom Winter herrührende Konditionsminimum wettzumachen, andererseits eine überdurchschnittliche Proteinversorgung für die Bewältigung des Brutgeschäftes zu erreichen. Der außerordentlich hohe Rohproteingehalt (Maximum bei *Crataegus* sp. 30,6 %) der in dieser Zeit austreibenden Knospen entspricht den Bedürfnissen des Haseluhns und er-

TABELLE 12. Nährstoffgehalt von fleischigen Früchten und *Melampyrum silvaticum*-Samen. Abkürzungen wie in Tab. 10. – *Chemical composition of fleshy fruits and seeds of Melampyrum silvaticum. Data as percentages of dry matter. Abbreviations as in table 10.*

	n	Rp	vRp	Gz	LhKh	adf	Rfa	Rfe	A
<i>Sorbus aucuparia</i>	4	5,4	3,0°	20,7°	30,9*	19,7*	10,1	7,0	2,9
<i>S. aria</i>	2	8,9	5,0	15,6	31,5	26,5	12,3	3,5	4,1
<i>Sambucus racemosa</i>	3	14,4	13,5*	6,8*	10,0*	17,5°	26,5*	23,3*	5,3
<i>Fragaria vesca</i>	1	9,3	—	22,0	—	—	18,2	10,3	5,1
<i>Rubus idaeus</i>	1	7,1	—	19,1	—	—	23,1	8,4	2,5
<i>Crataegus</i> sp.	3	5,7	2,6*	6,5*	22,8*	39,5	32,6	3,5	2,9
<i>Melampyrum silvaticum</i>	1	14,2	9,8	23,4	54,5	—	—	31,0	3,3

laubt eine aus wenigen Arten zusammengesetzte Ernährung. Wie aus Tab. 11 hervorgeht, erreicht der Rohproteingehalt bei allen untersuchten Pflanzen während des Austreibens sein Maximum. Der Rohfasergehalt geht im Vergleich zur Winternahrung zurück, was sich positiv auf die Verdaulichkeit auswirkt. Mit 80 % erreicht *Sorbus aucuparia* die höchste Proteinlöslichkeit. Auch bei den gerne gefressenen Blütenkätzchen von *Salix caprea* liegt der Rohproteingehalt mit 19,8 % hoch. Sobald die Blätter fertig ausgebildet sind, sinkt der Rohproteingehalt auf viel niedrigere Werte zurück.

Da das Austreiben der verschiedenen Arten nicht gleichzeitig erfolgt, wird der schnelle Nahrungswechsel im Frühjahr verständlich. Die Reihenfolge *Sorbus aucuparia*/*Crataegus* sp. – *Fagus silvatica* – *Sorbus aria*, wie sie in der Nahrung festzustellen ist, entspricht derjenigen für das Austreiben. *Acer pseudoplatanus* zeigt die gleiche Entwicklung für den Proteingehalt wie die anderen Arten. Wie im Winter wird er auch jetzt nicht gefressen. Sein Sprießen liegt mit demjenigen von *Sorbus aria* spät und in einer Zeit eines maximalen Angebotes von *Fagus silvatica*. Trotz ihres nicht mehr so attraktiven Proteingehaltes sind die Blätter (vor allem diejenigen von *Sorbus aria*) im Juni eine beliebte Nahrung, ohne allerdings die gleiche Bedeutung zu erlangen wie austreibende Knospen im Mai. Mit fortschreitender Vegetationsentwicklung wird die Blattnahrung immer stärker durch gehaltvolle Sämereien verdrängt.

3.3. Herbstnahrung

Wie andere Rauhfußhühner (z. B. Birkhuhn/Auerhuhn, Koskimies 1958; Tannenwaldhuhn *Canachites canadensis*, Pendergast & Boag 1973) scheint das Haselhuhn im Herbst/Frühwinter ein Gewichtsmaximum zu erreichen, doch sind die Daten dazu spärlich (Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Ustimenko (in Bergmann et al. 1978) bezeichnet das Fleisch als fettarm. Das Haselhuhn dürfte demnach wie die *Lagopus*-Arten praktisch keine Fettdepots anlegen (West & Meng 1968, May 1976, Myrberget & Skar 1976). Die Nahrung besteht in der fraglichen Periode aus Sämereien und fleischigen Früchten. Diese Kost ist reich an umsetzbarer Energie. Der Nährstoffgehalt fleischiger Früchte und von *Melampyrum silvaticum*-Samen (Tab. 12) zeigt, daß daneben im Vergleich zur Winternahrung durchaus ähnliche oder höhere Werte für das HCl-Pepsin-lösliche Protein erreicht werden. Die allem anderen vorgezogenen Samen von *Melampyrum silvaticum* erweisen sich als besonders wertvoll. Neben dem hohen Proteingehalt fällt der hohe Rohfettanteil auf, wobei diese Fraktion vollständig aus

Triglyceriden besteht und damit viel Energie liefert. Bei den fleischigen Früchten nehmen *Sambucus racemosa* und *Crataegus* extreme Werte ein. Die Früchte von *Sambucus racemosa* haben einen mehr als doppelt so hohen Rohproteingehalt als diejenigen von *Sorbus aucuparia* mit dem Minimum. Dazu kommt die hervorragende Proteinlöslichkeit (94 %). Die 13,5 % HCl-Pepsin-löslichen Proteine sind vergleichbar mit dem Gehalt der besonders proteinreichen Frühjahrsnahrung. Es dürfte auf diese Eigenschaft zurückzuführen sein, daß der Traubenholunder so beliebt ist und sogar außerhalb der Reviere aufgesucht wird. Der im Vergleich zu anderen Früchten niedrige Gesamtzuckergehalt vermag offenbar den Wert nicht einzuschränken, zumal ein hoher Gehalt an hochwertigen Triglyceriden (23,3 %; Rohfett besteht zu 100 % aus Triglyceriden) als Energiespender vorhanden ist. Das Gegenstück zu den Früchten von *Sambucus racemosa* stellen diejenigen der *Crataegus*-Arten dar. Ihr sehr hoher Rohfasergehalt (32,6 %, entsprechend demjenigen von *Vaccinium myrtillus*-Trieben) und der geringe Zucker- und Fettgehalt haben zur Folge, daß diese Nahrung nur schlecht genutzt wird.

Die im Verhältnis zum Rohproteingehalt hohe umsetzbare Energie der gerne gefressenen Samen und fleischigen Früchte entspricht dem erhöhten Energiebedarf während der Herbstbalz. Dieser erhöhte Energiebedarf könnte eine Erklärung dafür sein, daß die Tiere trotz höherer umsetzbarer Energie der Nahrung keine Fettdepots anlegen und der Gewichtsanstieg mindestens teilweise auf eine Zunahme des Proteinanteils zurückzuführen ist (z. B. Vergrößerung des Verdauungstraktes, Pendergast & Boag 1973).

4. Diskussion

Die vorliegenden Resultate zur Nahrungszusammensetzung beim Haselhuhn zeigen wie beim Birkhuhn (Zettel 1974), daß die Kotanalyse eine wertvolle Hilfe bei der Bearbeitung nahrungsökologischer Fragen bei Rauhfußhühnern darstellt, wenn Material aus Kröpfen nicht erhältlich ist. Obwohl die Nahrungszusammensetzung indirekt bestimmt wird, lassen sich alle wesentlichen Daten erarbeiten. Da die Rauhfußhühner ein breites Spektrum verschiedenartiger Nahrungskomponenten (Samen, Früchte, Blätter, Knospen, Triebe, Nadeln) aufnehmen, besteht – bedingt durch die unterschiedlichen Werte der Quantifizierungsfaktoren – zwar eine gewisse Gefahr, daß die einzelnen Komponenten nicht mit größter Genauigkeit angegeben werden. Änderungen im Anteil einzelner Arten sind aber gut bestimmbar und für die Beurteilung der Beziehung des Tieres zum Nahrungsangebot wichtiger als eine prozentgenaue Angabe des Anteils an der Gesamtnahrung.

4. 1. Nahrungszusammensetzung in verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes

Vor allem über die Ernährung der Populationen borealer Nadelwälder liegen umfangreiche Arbeiten vor. In Skandinavien und östlich daran anschließenden Gebieten der Kola-Halbinsel und Kareliens wurden Untersuchungen von Semenow-Tjan-Schanskij (1959), Iwanter (1962), Rodionow (1963), Salo (1971) und Ahnlund & Helander (1975) durchgeführt. Material aus dem Ural und seiner weiteren Umgebung werteten Formosow (1934, in Dementjew & Gladkow 4, 1952), Donaurow (1947) und Krasowskij & Troizkij (1958) aus. Aus der Mongolei (Chentej-Gebirge) liegt eine Untersuchung von Bannikow (1957) vor. Das Nahrungsangebot der ostasiatischen Populationen ist teilweise vom Taiga-

TABELLE 13. Vergleich der wichtigsten Winternahrungspflanzen bei Unzugänglichkeit der Bodenvegetation in der borealen Nadelwaldzone und am Chasseral. Über die Bedeutung von *Vaccinium myrtillus* s. Text S. 207. – Comparison between the staple winter food plants of the boreal forest belt and those of the Chasseral when ground vegetation is no longer available (for the importance of bilberry see p. 207).

	Boreale Nadelwaldzone	Chasseral
Hauptnahrung/Main food	<i>Betula/Alnus</i>	<i>Corylus avellana</i>
Ersatznahrung/Substitute for main food		<i>Sorbus aria</i>
wichtige Zusatznahrung/important additional food	<i>Sorbus aucuparia</i> <i>Salix</i> sp.	<i>Sorbus aucuparia</i> <i>Crataegus</i> sp. <i>Fagus silvatica</i>
gerne genutzte, nur periodisch verfügbare Nahrung/Suitable, but only periodically available food	Koniferen-Samen	Koniferen-Samen

Angebot stark verschieden, weshalb die wenigen diesbezüglichen Angaben (vgl. Dementjew & Gladkow 4, 1952) hier unberücksichtigt bleiben.

Die Nahrungszusammensetzung im Bialowieser Urwald wurde von Gawrin (1969) eingehend untersucht. Die wenigen Arbeiten aus westeuropäischen Laubwäldern (Heim de Balsac 1935, Gasow 1968) sowie die Angaben aus Bergmischwäldern Mitteleuropas (Loos 1932, Almasan 1966, Porkert 1972, Scherzinger 1975 und 1976) lassen ähnliche Grundzüge in der Winternahrung erkennen wie bei den Populationen der borealen Nadelwälder.

In betulaceenreichen Gebieten stellen Kätzchen dieser Arten die Hauptbaumäsung dar. Bei den wichtigsten Zusatznahrungspflanzen (Tab. 13) fällt auf, daß im ganzen Verbreitungsgebiet im wesentlichen die gleichen Arten genutzt werden. Die Verschiebungen dürften auf die Verschiedenheiten im lokalen Angebot zurückzuführen sein. Die nur periodisch und in stark unterschiedlicher Qualität zur Verfügung stehenden Koniferensamen (Pulliainen 1971) werden gerne gefressen. Die Bedeutung von *Vaccinium myrtillus*, am Chasseral bei gutem Angebot eine Hauptwinternahrung, ist wegen der vielfach fehlenden Angaben über seine Zugänglichkeit in den übrigen Gebieten nicht exakt abzuschätzen. Die Art fehlt in der Nahrung zum Teil ganz, stellt aber in anderen Gebieten neben den Kätzchen eine wichtige Zusatznahrung dar. Die extreme Aktivitätszeitverkürzung unter strengsten Winterbedingungen (nach Andreew 1974 verbringen die Haselhühner bis 22 h/Tag in Schneehöhlen), wie sie in Mitteleuropa nur in der vom Haselhuhn kaum besiedelten oberen Subalpinstufe zu erwarten wäre, begünstigt bei der Nahrungsauswahl die Kätzchen mit ihrer hohen umsetzbaren Energie vor *Vaccinium myrtillus*-Trieben, die in entsprechend größeren Mengen aufgenommen werden müssen. In die gleiche Richtung weist die folgende, sowohl am Chasseral als auch in Nordfinnland (Salo 1971) gemachte Feststellung: Unter strengen Verhältnissen wird nicht nur *Corylus* bzw. *Betula* zur Hauptnahrung, sondern der Anteil der Kätzchen ist im Vergleich zu demjenigen der Knospen wesentlich höher als in Perioden mit reichlicherem Nahrungsangebot. *Crataegus*-Arten, am Chasseral eine wichtige Zusatznahrung, werden nur von Heim de Balsac (1935) als wesentlicher Nahrungsbestandteil erwähnt. Sie fehlen

wie *Corylus avellana* und *Fagus silvatica* in weiten Teilen des Verbreitungsgebietes des Haselhuhns. Über die Winternahrung in betulaceenarmen Gebieten ist bisher wenig bekannt, weshalb wir über eventuelle weitere, neben *Sorbus aria* als Ersatznahrung für die Betulaceen-Kätzchen in Frage kommenden Arten nicht im Bilde sind.

Wegen der in den meisten Arbeiten fehlenden Angaben über die Vegetationsentwicklung im Frühjahr läßt sich nicht sicher abschätzen, ob in anderen Gebieten sprießende Knospen eine ebenso ausgezeichnete Rolle spielen wie am Chasseral. Immerhin deuten Angaben von Donaurow (1947), Iwanter (1962) und Porkert (1972) darauf hin. In vacciniereichen Gebieten können die auspernden Beeren zu einem wichtigen Bestandteil der Frühjahrsnahrung werden (Semenow-Tjan-Schanskij 1959 und Ahnlund & Helander 1975).

Die Sommernahrung ist in den verschiedenen Untersuchungsgebieten am vielseitigsten. Immerhin ist überall eine starke Bevorzugung von Sämereien und fleischigen Früchten festzustellen, wobei die Arten, die am Chasseral gefunden wurden, häufig ebenfalls von Bedeutung sind.

Die Herbstnahrung wurde wegen des in dieser Periode anfallenden großen Materials (Jagd) gut untersucht. Im Vergleich zur Sommernahrung geht die Bedeutung der grünen Pflanzenteile und Sämereien zugunsten fleischiger Früchte zurück. In Jahren einer Mißernte werden diese durch die Winternahrungspflanzen ersetzt (Krasowskij & Troizkij 1958). In vacciniereichen Gebieten spielen deren Beeren die Hauptrolle. Nach Donaurow (1947) werden sie denjenigen von *Sorbus aucuparia* vorgezogen. Als Zusatznahrung werden Hagebutten erwähnt, die am Chasseral praktisch bedeutungslos sind, obwohl ein ziemlich großes Angebot besteht. Lokal können offenbar die Früchte von *Crataegus* eine größere Rolle spielen (Heim de Balsac 1935; der Kropf eines Vogels aus Kärnten/Österreich vom Oktober enthielt als alleinige Nahrung 19 derartige Früchte). Für die Diskussion der Beziehung Nahrungsqualität/Nahrungsauswahl s. Pauli (1978, S. 72 ff.).

4.2. Vergleich der spezifischen Nutzungsformen von Hasel-, Birk- und Auerhuhn

Ein grober Vergleich der Winternahrung von Hasel-, Birk- und Auerhuhn zeigt, daß sich das Haselhuhn ausschließlich von Laubholzteilen, das Auerhuhn von Nadeln ernährt, während das Birkhuhn eine Zwischenstellung einnimmt. Diese vereinfachende Einteilung entspricht den Verhältnissen von Nahrungsangebot und Bedarf. Das Auerhuhn mit dem größten Tagesbedarf nutzt Nadelhölzer, bei denen das Angebot pro Baum wesentlich größer ist als bei Laubhölzern, während die kleinste Art, das Haselhuhn, ganz auf diese Nahrung verzichtet. Für das Auerhuhn dürften die Nadelbäume beim Nahrungserwerb u. a. deshalb günstiger sein, weil Laubbäume, die von ihrem Wuchs her überhaupt geeignet wären (genügende Tragfähigkeit der Äste), offenbar eine schlechte Rauhfußhuhnnahrung darstellen. In Mitteleuropa erfüllen vor allem Buche und Bergahorn, die mit größeren Stammzahlanteilen vorkommen, die morphologischen Voraussetzungen. Die Buche liefert wegen der sehr niedrigen Verdaulichkeit wenig umsetzbare Energie, und der Bergahorn wird nach Gehringer und Scherzinger (pers. Mitt.) gar nicht gefressen.

Für Birk- und Haselhuhn stellen in den borealen Nadelwäldern Birken- und Erlenkätzchen die Hauptwinternahrung. Vom Birkhuhn werden auch nahrungsbedingte Habitatwechsel beschrieben (Aufsuchen birkenreicher Laubwälder,

Seiskari 1962). Diese Kätzchen zeichnen sich durch eine hohe umsetzbare Energie aus und erlauben den Tieren unter extremen Winterverhältnissen eine starke Einschränkung der Aktivitätszeit. Nach Andreew (1974) reicht beim Haselhuhn dank seiner geringen benötigten Nahrungsmenge in Sibirien eine minimale Aktivitätszeit von 2 h aus, während das Birkhuhn auf 6 h kommt und das Auerhuhn 9 h täglich für den Nahrungserwerb braucht. Die Besiedlung der betulaceenarmen mitteleuropäischen Biotope ist für Hasel- und Birkhuhn eventuell nur deshalb möglich, weil der wegen milderer klimatischer Bedingungen kleinere Energiebedarf auch mit Ersatznahrungspflanzen binnen nützlicher Frist gedeckt werden kann. Bei der Wahl von Ersatznahrungspflanzen fällt bei beiden Arten die Bevorzugung von *Sorbus* auf. Interessanterweise hat *Sorbus aucuparia* auch bei *Lagopus lagopus* und *L. mutus* einen höheren Selektionswert als Nadelhölzer (Untersuchungen in Gefangenschaft, Rajala 1966 b). In der oberen Nadelwaldstufe kann sich im Winter nur das Birkhuhn halten, das als Ersatznahrung auch Nadelhölzer zu nutzen vermag, während das Haselhuhn auf eine gute Beimischung von Weichhölzern (z. B. *Sorbus aucuparia*, Eiberle & Koch 1975, Koch 1978) angewiesen ist. Es scheint, daß die Ansprüche an die Nahrungsqualität bei den Waldtetraoniden Eurasiens mit zunehmender Größe bescheidener werden. Dies entspricht einer Notwendigkeit, haben doch die größeren Formen mit ihrem höheren Tagesbedarf geringere Möglichkeiten zur Nahrungsselektion.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Biotop, Siedlungsdichte und saisonale Territoriumsnutzung in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura

1. *Biotop.* Besiedelt werden nicht die Klimaxgesellschaften, sondern Waldtypen der Pionierwaldphase auf Windwürfen sowie ehemalige Waldweide- und Rodungsflächen. Flachgründigkeit des Bodens und Beweidung verhindern die rasche Bildung eines Schlußwaldes und werden dem Haselhuhn bei naturnahem Waldbau auch künftig günstige Lebensräume erhalten.

2. *Siedlungsdichte.* Bezogen auf die gesamte Untersuchungsfläche wurden maximal 5,3 Paare/100 ha festgestellt; wenn nur die vom Haselhuhn besiedelbare Fläche berücksichtigt wird, 8 Paare/100 ha. In einem Fall betrug die Territoriumsgröße etwa 10 ha.

3. *Saisonale Territoriumsnutzung.* In einem bewirtschafteten, in viele Teilflächen gegliederten Territorium wurde im Sommer eine Bevorzugung lichter Teile und Blößen festgestellt, während die Hühner im Winter dichtere, nadelholzreiche Bestände aufsuchten und vorwiegend an Bestandesrändern ästen.

4. *Diskussion.* Die festgestellten Biotopansprüche sowie die Tendenzen der saisonalen Biotopbevorzugung entsprechen weitgehend den für andere Populationen beschriebenen Verhältnissen. Die Siedlungsdichte erreicht bei weitem nicht die Extremwerte der borealen Nadelwaldzone, ist aber gut vergleichbar bzw. höher als diejenige in mitteleuropäischen Bergmischwäldern und westeuropäischen Laubwäldern.

II. Nahrungsökologie

1. Mit Hilfe der Koranalyse wurde das saisonale Nahrungsspektrum in zwei der in Teil I beschriebenen Gebiete untersucht. Die Nährstoffanalyse gab Aufschluß über die Qualität der gefressenen und unbeachteten Pflanzenteile.

2. *Nahrungszusammensetzung.* Im Winter (Oktober–April) ernährt sich das Haselhuhn fast ausschließlich auf Bäumen und Sträuchern. Bei einem genügend großen Angebot erlangt allerdings *Vaccinium myrtillus* eine relativ große Bedeutung.

Am unteren Waldrand liefern Früchte von *Sorbus aria* und *S. aucuparia* zu Beginn des Winters (Oktober/November) die Hauptnahrung, die durch *Vaccinium myrtillus*-

Triebe, *Sorbus aria*-Knospen, *Corylus avellana*-Kätzchen und *Crataegus oxyacantha*- und *C. monogyna*-Knospen/Triebe ergänzt wird. Die aus dem Angebot verschwindenden *Sorbus*-Früchte werden durch *Vaccinium myrtillus* und *Crataegus* sp. ersetzt. Ist *Vaccinium myrtillus* wegen einer zu hohen Schneedecke nicht zugänglich, treten *Corylus avellana*-Kätzchen an seine Stelle. Aufbrechende Knospen von *Crataegus* sp. und blühende Kätzchen von *Salix caprea* machen im April einen großen Teil der Nahrung aus.

Im Tannen- und Ahorn-Buchenwald bilden ebenfalls Früchte von *Sorbus*-Arten die Frühwinterhauptnahrung. Sie werden später ersetzt durch *Sorbus aria*-Knospen (*Vaccinium myrtillus*, *Corylus avellana* und *Crataegus*-Arten sind hier selten). Im April dominieren aufbrechende Knospen von *Sorbus aucuparia*.

Aufgrund der Resultate aus den zwei Gebieten läßt sich die folgende Reihenfolge für die Beliebtheit aufstellen: *Sorbus*-Früchte, *Vaccinium myrtillus*-Triebe, *Crataegus*-Knospen/Triebe, *Corylus avellana*-Kätzchen, *Sorbus aria*-Knospen/Triebe, *S. aucuparia*-Knospen/Triebe, *Fagus sylvatica*-Knospen.

Im Sommer ist die Nahrung auf den beiden Untersuchungsflächen nur wenig verschieden. Im Mai sind aufbrechende Knospen von *Fagus sylvatica* besonders wichtig. Im Juni werden die Blätter von Bäumen und Sträuchern (vor allem *Sorbus aria*) ergänzt durch Erdbeeren und *Carex*-Samen. Von Juli bis September gewinnen Sämereien (*Melampyrum silvaticum*, *Viola* sp., *Carex* sp.) und fleischige Früchte (*Fragaria vesca*, *Sambucus racemosa*) zusehends an Bedeutung und leiten im September zusammen mit den jetzt wichtigen *Sorbus*-Früchten zur Frühwinternahrung über. Tierische Nahrung, die für die Ernährung adulter Tiere eine untergeordnete Bedeutung hat (wurde nicht quantifiziert), erreicht in der Aufzuchtperiode (Juni/Juli) ein Maximum.

3. *Nahrungsauswahl.* Die Nahrungsauswahl erfolgt im Winter nicht nur nach umsetzbarer Energie. Abgesehen von den leicht verdaulichen Früchten werden Pflanzenteile bevorzugt, bei denen wenigstens Teilgewebe arm an Zellwandmaterial sind. Ein hoher Wert des Quotienten Lignin/Zellulose zeigt das Vorhandensein einer Konzentration der Fasersubstanz an. Das übrige Gewebe weist in diesem Fall einen besseren Nährstoffgehalt auf, als die Nährstoffanalyse für den ganzen Pflanzenteil vermuten läßt. Aus diesem Grunde dürften die entsprechenden Teile (z. B. Triebe von *Vaccinium myrtillus*, *Crataegus* sp.) so beliebt sein. Im Frühjahr sind die sehr proteinreichen (bis über 30% Rohprotein) aufbrechenden Knospen und jungen Blätter besonders beliebt; sie vermögen den in dieser Zeit hohen Proteinbedarf (Fortpflanzung) zu decken. Die hauptsächlich aus fleischigen Früchten bestehende Herbstnahrung ist leicht verdaulich und weist dank dem Anteil von Sämereien und von Früchten von *Sambucus racemosa* einen günstigen Proteingehalt auf. Dies ermöglicht den Tieren das Erreichen eines Konstitutionsmaximums in dieser Periode.

4. *Diskussion.* Bedingt durch das in höheren Lagen des Chasseral seltene Vorkommen von Betulaceen lebt das Haselhuhn im Winter vor allem von *Sorbus*-Arten, die die für Populationen der borealen Nadelwaldzone wichtigen Kätzchen ersetzen. Unter den Tetraoniden stellt das Haselhuhn die höchsten Ansprüche an die Nahrungsqualität. Wegen seiner geringen Größe hat es den kleinsten Tagesbedarf, was ihm eine stärkere Selektion ermöglicht als den größeren Arten.

SUMMARY

Ecology of the Hazel Grouse in Beech Forest Associations of the Chasseral, Swiss Jura

I. *Habitat, density and seasonal use of territory*

1. The area studied is a SSE-exposed slope of the Chasseral (Coordinates: 47°07'N/7°03'E). Some data of climatic conditions are listed in table 1. Zonation of the vegetation with increasing altitude shows the following pattern: Cardamino heptaphyllae-Fagetum, Abieti-Fagetum elymetosum, Aceri-Fagetum.

2. The favoured habitats of the hazel grouse are young succession stages of forest, windfall areas and abandoned grassland. Shallow soil as well as grazing cattle inhibit a fast development of forest. Thus well structured habitats for the hazel grouse can exist in future (fig. 1, 3-7). Tall stands, free of underwood are not populated (fig. 2). Table 2 shows the percentage ratio of tree and shrub species of the climax vegetation and those growing in the habitats of the hazel grouse, at different altitudes.

3. The investigation area shows an average density of 5,3 pairs per 100 ha; in the occupied areas the same average rises to 8 pairs per 100 ha. In a single case one pair occupied about a 10 hectares' territory.

4. A territory is kept during the year. According to season the utilization of the resources is changing. In summer the birds prefer clearances and open patches whereas in winter they rest in the good shelter of darker stands with coniferous trees and feed nearby in stand edges rich in various kinds of shrubs (fig. 8).

5. Habitat preferences and changes in utilization according to seasons coincide with findings in populations elsewhere. Population density of our test-area does not reach the values of the boreal forest belt, but is equal to or higher than in the mixed mountain forests of Central Europe and deciduous forests of Western Europe.

II. Feeding ecology

1. *Methods.* The food composition was studied by the analysis of droppings (origin and date of samples see table 3). The method is described by Zettel (1974). Data are given in relation to dry weight. Figures for the water contents are to be found in table 4.

2. *Food composition.* From October to April the hazel grouse feeds mostly on trees and shrubs (fig. 9). If available, *Vaccinium myrtillus* plays an important part.

At the lower edge of the forest (table 5) fruits of *Sorbus aria* and *S. aucuparia* are the most important food in early winter (October/November). Shoots of *Vaccinium myrtillus* and buds and twigs of *Crataegus* sp. are additional components. In January the exhausted stock of fruits of *Sorbus* is substituted by shoots of *Vaccinium myrtillus* and buds and twigs of *Crataegus* sp. When *Vaccinium myrtillus* is not available, catkins of *Corylus avellana* are the substitute (table 6). In April *Crataegus* sp. becomes increasingly important.

In the Abieti- and Aceri-Fagetum (table 7) fruits of *Sorbus* are also the most important pre-winter food. As *Vaccinium myrtillus*, *Crataegus* sp., and *Corylus avellana* grow only scarcely here, the staple food from January onwards are buds and twigs of *Sorbus aria*. In April, sprouting buds of *Sorbus aucuparia* form a large part of the diet.

A comparison between the availability of plant species and the chosen food composition (table 8) gives an order of preference: Fruits of *Sorbus*, shoots of *Vaccinium myrtillus*, buds/twigs of *Crataegus* sp., catkins of *Corylus avellana*, buds/twigs of *Sorbus aria* and *S. aucuparia*, buds of *Fagus sylvatica*.

In summer the hazel grouse feeds throughout the area on the same plants (table 9). In May sprouting buds of *Fagus sylvatica* are the staple food. In June, the leaves of various trees are important and complemented with fruits of *Fragaria vesca* and *Carex* sp. From July to September, the seeds of *Melampyrum silvaticum*, *Viola* sp., and *Carex* sp. as well as the fleshy fruits of *Fragaria vesca* and *Sambucus racemosa* are most important. With the ripening of the *Sorbus* fruits in September pre-winter feeding starts again. Intake of insects was not quantified, but seems to be of little importance.

3. *Factors determining selection of food.* Data on the chemical composition of winter food are given in table 10. The selection of food is not correlated directly to metabolizable energy. Concentration and arrangement of undigestible fibers in the plants seem to be of importance. If these fibers are centrally arranged in a woody stem, the outer tissues are of higher nutritional value than indicated for the whole part of the plant. Such plant parts (e.g. shoots of *Vaccinium myrtillus*) with differentiated digestible and undigestible tissues are a favoured food. The poorly developed fiber digestion may be the reason for this mechanism of selection.

In spring sprouting buds and young leaves which are very rich in protein are preferred (table 11). The highly digestible autumn food enables the hazel grouse to reach a top condition during this period.

4. *Discussion.* In the Abieti- and Aceri-Fagetum of the Chasseral the catkins of *Betula* and *Alnus* (the staple winter food in the boreal forest belt) are substituted by buds and twigs of *Sorbus aria* and *S. aucuparia*. Of all the forest-tetraonids the hazel grouse demands the highest food quality. The small quantity of food required per day allows it to select food of high quality, whereas larger species have to satisfy their greater nutritional demands in the same lapse of time.

LITERATUR

- AHNLUND, H. & B. HELANDER (1975): The food of the Hazel Grouse (*Tetrastes bonasia*) in Sweden. Viltrevy 9: 221–237.
- ALMASAN, H. A. (1966): Contributie la cunoasterea Hranei Iruunii in lunile Octombrie, Noiembrie si Decembrie. Vinatorul si Pescarul Sportiv 20: 18–19, 24 (rumänisch).
- ANDREWE, A. W. (1974): Über Mechanismen, die den Rauhfußhühnern das Überleben winterlicher Bedingungen ermöglichen. Institut für die biolog. Probleme des Nordens, Magadan: 108–111 (russisch).
- BANNIKOW, A. G. (1957): Notizen zur Winternahrung des Haselhuhns und des Daurischen Rebhuhns im Chentej-Gebirge. Utschen.sap.Mosk.Pedag.Inst. 65: 89–94 (russisch).
- BERGMANN, H.-H. (1975): Neues vom Haselwild. Biotopansprüche und Revierstruktur. Wild u. Hund 77: 561–565.
- BERGMANN, H.-H., S. KLAUS, F. MÜLLER & J. WIESNER (1978): Das Haselhuhn. Neue Brehm-Bücherei 77. 2., neubearb. Aufl. Wittenberg-Lutherstadt.
- BOLTON, W. & R. BLAIR (1974): Poultry nutrition. Bull. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, No. 174. London.
- BOSSELMANN, J. (1970): Das Haselhuhn (*Tetrastes bonasia*) im Kreis Mayen. Charadrius 6: 53–57.
- BÜHLER, A. (1965): Zum Haselhuhnbestand eines Bergwaldes im unteren Kandertal. Orn. Beob. 62: 187–190.
- DEMENTJEW, G. P. & N. A. GLADKOW (1952): Handbuch der Vögel der Sowjetunion. Moskau.
- DONAUROW, S. S. (1947): Das Haselhuhn im Petschora-Ilytsch-Naturschutzgebiet. Trudy Petschoro-Ilytschskogo sapow. 4: 77–122 (russisch).
- EIBERLE, K. (1974): Waldkundliche Aspekte der Forschung an Rauhfußhühnern. Schweiz.Z.Forstw. 125: 147–170.
- EIBERLE, K. & N. KOCH (1975): Die Bedeutung der Waldstruktur für die Erhaltung des Haselhuhns (*Tetrastes bonasia* L.). Schweiz.Z.Forstw. 126: 876–887.
- FERIANC, O. & Z. (1956): Die Vögel der Hohen Tatra und Bemerkungen über ihre Höhenverbreitung und Ökologie. Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comenianae 2: 274–277.
- GASOW, H. (1968): Das Haselhuhn (*Tetrastes bonasia*) in Westfalen. Schr. Reihe Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Nordrhein-Westfalen 5: 71–81.
- GAWRIN, W. F. (1969): Die Ökologie des Haselhuhns im Bialowieser Urwald. Gos. sapow.-ochotn.chos. «Beloweskaja Puschtscha», Minsk 3: 146–172 (russisch).
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1973): Ansprüche einiger Wildhühner an ihren Lebensraum. Beiheft Z.Schweiz. Forstverein 52: 202–212.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. Frankfurt am Main.
- HEIM DE BALSAC, H. (1935): Remarques sur la distribution et la biologie de la gélinotte *Bonasia bonasia rupestris* Brehm dans l'est de la France. Alauda 7: 227–242.
- HUBER, J. (1954): Nistplatz des Haselhuhns ohne Deckung. Orn. Beob. 51: 137.
- IWANter, E. W. (1962): Zur Biologie des Haselhuhns in Karelien. Ornitologija 4: 87–98 (russisch).
- KALELA, O. (1938): Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flußgebiet des Kokemäenjoki. Ann.zool.Soc. Vanamo 5: 1–291.
- KELLER, T. & H. BEDA-PUTA (1973): Zum winterlichen Gaswechsel unbelaubter Sproßachsen. Schweiz. Z. Forstw. 124: 433–441.
- KLAUS, S., J. WIESNER & R. BRÄSECKE (1975): Revierstruktur und Revierverhalten beim Haselhuhn (*Tetrastes bonasia* L.). Beitr. Jagd- und Wildf. 9: 443–452.
- KOCH, N. (1978): Hasel- und Auerhuhn an der Hohen Rone (Kanton Zug, Schweiz). Schweiz. Z. Forstw. 129: 897–933.
- KOCH, N. & K. EIBERLE (1978): Umfrage beim Forstpersonal der Schweiz zum Vorkommen des Haselhuhns. Schweiz.Z.Forstw. 129: 71–80.
- KOSKIMIES, J. (1958): Seasonal, geographical and yearly trends in the weight of Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and Blackgame (*Lyrurus tetrix*) in Finland. Orn. fenn. 35: 1–18.
- KRÄHENBÜHL, C. (1967): Chasseral, étude orographique et botanique. Act. Soc. jurass. Emulation 70: 87–129.
- KRASOWSKIJ, L. I. & G. A. TROIZKIJ (1958): Besonderheiten der Herbstnahrung des Haselhuhns in einem Jahr mit mißratener Beerenernte. Zool. Shurn. 37: 926–930 (russ.).

- LOOS, C. (1932): Vom Haselwild, *Tetrastes bonasia rupestris* (Brehm). Mitt. Ver. sächs. Orn. 3: 277–281.
- MAKATSCH, W. (1965): Haselhuhnbruten und ihr Schicksal. Vogelkosmos 2: 236–237.
- MAY, T. A. (1976): Physiological ecology of White-tailed Ptarmigan in Colorado. Diss. Abstr. Int. 36 B: 2090–2091.
- MERIKALLIO, E. (1946): Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel in Süd- und Mittelfinnland, besonders in deren östlichen Teilen, im Lichte von quantitativen Untersuchungen II. Ann.zool.Soc. Vanamo 12: 1–119.
- MOOR, M. (1940): Pflanzensoziologische Beobachtungen in den Wäldern des Chasseralgebietes (Berner und Neuenburger Jura). Ber.schweiz.bot.Ges. 50: 545–566. – (1952): Die Fagion-Gesellschaften (Buchen-, Tannen-Buchen- und Ahornwälder) im Schweizer Jura. Beitr.geobot.Landesanfn.Schweiz 31. Bern.
- MÜLLER, F. (1974): Haselhuhn, das vergessene Wild. Pirsch 26: 1043–1047.
- MYRBERGET, S. & H.-J. SKAR (1976): Fat and calorific content of Willow Grouse in autumn and winter. Norw. J. Zool. 24: 41–45.
- NAGY, J. G., H. W. STEINHOFF & G. M. WARD (1964): Effects of essential oils of sagebrush on deer rumen microbial function. J. Wildl. Mgmt 28: 785–790.
- PAULI, H.-R. (1978): Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn.Beob. 75: 57–84.
- PENDERGAST, B. A. & D. A. BOAG (1973): Seasonal changes in the internal anatomy of Spruce Grouse in Alberta. Auk 90: 307–317.
- PFADENHAUER, J. (1973): Versuch einer vergleichend-ökologischen Analyse der Buchen-Tannenwälder des Schweizer Jura (Weissenstein und Chasseral). Veröff.geob.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 50. Heft.
- POPP, D. (1969): Der Rauhfußhühnerbestand in Hessen. Dtsch. Jäger-Ztg. 87: 130–132.
- PORKERT, J. (1972): Zum Gritwechsel bei unseren Waldhühnern (Tetraonidae). Vest. Cs. spol. zool. 36: 134–139.
- PULLIAINEN, E. (1971): Winter nutrition of Crossbills (*Loxia curvirostra* and *L. leucoptera*) in northeastern Lapland in 1969. Ann. zool. fenn. 8: 326–329.
- PYNNÖNEN, A. (1954): Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise des Haselhuhns, *Tetrastes bonasia* (L.). Pap. Game Res. 12: 1–90.
- RAJALA, P. (1966a): The number of tetraonid birds and their occurrence in various habitat types in the Oulu district according to compass line census, 1966. Suomen Riista 19: 130–144. – (1966b): On the choice of plant diet and feeding in trees of the Willow Grouse (*Lagopus lagopus*) and Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in winter. Suomen Riista 19: 79–93.
- RODIONOW, M. A. (1963): Zur Biologie des Haselhuhns im Leningrader Gebiet. Leningradskij Pedagog. Inst. 230: 139–165 (russisch).
- ROMANOW, A. N. (1963): Zur Ökologie des Haselhuhns in der Komi ASSR. Trudy Komi Fil. Akad. Nauk SSSR, Nr. 12: 79–86 (russisch).
- SALO, L. J. (1971): Autumn and winter diet of the Hazel Grouse (*Tetrastes bonasia* L.) in northeastern Finnish Lapland. Ann. zool. fenn. 8: 543–546.
- SCHERZINGER, W. (1975): Unbeachtet aber bemerkenswert: Das Haselhuhn. Nationalpark Bayerischer Wald-Königssee 1: 10–13. – (1976): Rauhfußhühner. Wiss. Schriftenreihe Nat. Park Bayer. Wald 2: 1–71.
- SEISKARI, P. (1962): On the winter ecology of the Capercaillie and the Black Grouse in Finland. Pap. Game Res. 22: 1–119.
- SEMENOW-TJAN-SCHANSKIJ, O. I. (1959): Die Ökologie der Birkhuhnsvögel. Trudy Laplandskogo Gos. Sapow. 5: 1–318. (Ins Deutsche übersetzt vom Statens Naturvetenskapliga Forskningsråd Oeversättningstjänsten, Stockholm.)
- SOVERI, J. (1940): Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren. Acta zool. fenn. 27: 1–176.
- STAUDE, J. (1966): Untersuchungen über die heutige Verbreitung des Haselhuhns (*Tetrastes bonasia*) in Rheinland-Pfalz. (1. Teil: Reg.-Bez. Montabaur). Emberiza 1: 72–75. – (1970): Untersuchungen über die heutige Verbreitung des Haselhuhns (*Tetrastes bonasia rhenanus*) in Rheinland-Pfalz. (2. Teil: Erhebung in den Regierungsbezirken Koblenz und Trier). Charadrius 6: 42–52.
- STEIN, J. (1971): Können wir die Waldhühner in Hessen retten? Hessische Jäger 15: 112–117. – (1974) Das Haselhuhn, Kleinod unserer heimatlichen Wälder. Heimat-Jb. Dillkreis 17: 13–23.

- TEIDOFF, E. (1952): Das Haselhuhn. Neue Brehm-Bücherei 77, A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt. – (1956): Das Haselhuhn – ein in Deutschland aussterbendes Waldhuhn. *Falco* 3: 124–126.
- TOMEK, W. (1965): Hazelhen in Cieszkowice highlands, southern Poland. *Przegl. zool.* 9: 395–404.
- WEST, G. C. & M. S. MENG (1968): Seasonal changes in body weight and fat and the relation of fatty acid composition to diet in the Willow Ptarmigan. *Wilson Bull.* 80: 426–441.
- WIESNER, J., H.-H. BERGMANN, S. KLAUS & F. MÜLLER (1977): Siedlungsdichte und Habitatstruktur des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*) im Waldgebiet von Białowieża Polen. *J. Orn.* 118: 1–20.
- WILTOWSKI, J. (1968): The distribution and abundance of the Hazel Hen in southern Poland in 1966. *Acta zool. Cracov.* 13: 265–276.
- ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 71: 186–246.

ANHANG: Verzeichnis der Pflanzennamen¹

<i>Abies alba</i> Weißtanne	<i>L. xylosteum</i> Rote Heckenkirsche
<i>Acer pseudoplatanus</i> Bergahorn	<i>Melampyrum silvaticum</i> Waldwachtelweizen
<i>Adenostyles alliariae</i> Grauer Alpendost	<i>Oxalis acetosella</i> Gemeiner Sauerklee
<i>Alnus glutinosa</i> Schwarzerle	<i>Picea abies</i> Rottanne, Fichte
<i>Athyrium filix-femina</i> Gemeiner Waldfarn	<i>Polygonatum verticillatum</i> Quirlblättrige Weißwurz
<i>Berberis vulgaris</i> Berberitze	<i>Populus tremula</i> Zitterpappel
<i>Betula</i> sp. Birke	<i>Prunus avium</i> Süßkirsche
Betulaceen Familie Birkengewächse	<i>P. spinosa</i> Schlehe
<i>Cardamine heptaphylla</i> Fiederzahnwurz	<i>Pyrus malus</i> Apfelbaum
<i>Carduus personata</i> Gebirgsdistel	<i>Quercus robur</i> Stieleiche
<i>Carex flacca</i> Schlaffe Segge	<i>Ranunculus</i> sp. Hahnenfuß
<i>Corylus avellana</i> Haselstrauch	<i>Rhamnus cathartica</i> Gemeiner Kreuzdorn
<i>Crataegus monogyna</i> Eingrifflicher Weißdorn	<i>Ribes alpinum</i> Alpenjohannisbeere
<i>C. oxyacantha</i> Zweigrifflicher Weißdorn	<i>Rosa</i> sp. Rose
<i>Dryopteris filix-mas</i> Gemeiner Wurmfarne	<i>Rubus idaeus</i> Himbeere
<i>Elymus europaeus</i> Haargras	<i>Salix caprea</i> Salweide
<i>Fagus silvatica</i> Rotbuche	<i>S. grandifolia</i> Großblättrige Weide
<i>Fragaria vesca</i> Walderdbeere	<i>Sambucus nigra</i> Schwarzer Holunder
<i>Fraxinus excelsior</i> Gemeine Esche	<i>S. racemosa</i> Traubenholunder
<i>Hypericum maculatum</i> Vierkantiges Johanniskraut	<i>Solidago virgaurea</i> Gemeine Goldrute
<i>Juniperus communis</i> Gemeiner Wacholder	<i>Sorbus aria</i> Mehlbeerbaum
<i>Larix decidua</i> Lärche	<i>S. aucuparia</i> Vogelbeerbaum
<i>Ligustrum vulgare</i> Liguster	<i>Vaccinium myrtillus</i> Heidelbeere
<i>Lonicera alpigena</i> Alpenheckenkirsche	<i>Viburnum lantana</i> Wolliger Schneeball
<i>L. nigra</i> Schwarze Heckenkirsche	<i>V. opulus</i> Gemeiner Schneeball
	<i>Viola</i> sp. Veilchen

¹ Pflanzennamen nach Binz, A. (1970): Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz, Basel.