

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern

Zur Winternahrung des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im subalpinen Fichtenwald der Nordalpenzone

von HEINZ KELLER, HANS-RUDOLF PAULI
und URS N. GLUTZ VON BLOTZHEIM

Untersuchungen der Birkhuhnnahrung im Aletschwald, einem Lärchen-Arvenwald der Zentralalpen (Zettel 1974, Pauli 1974 und 1978), zeigten die hervorragende Stellung der Lärche als Ersatznahrung für die eingeschneiten Zwergsträucher. Da andererseits die Fichte auch im Winter als Baumäsung eine relativ unbedeutende Rolle spielte, sollte mit der vorliegenden Arbeit die winterliche Nährstoffversorgung im subalpinen Fichtenwald untersucht werden. Die Feldarbeit wurde von H. Keller durchgeführt, der auch den Großteil des Manuskriptes abgefaßt hat; H.-R. Pauli zeichnet für die Kapitel über den Nährstoffgehalt der Nahrungspflanzen (3., 4.2.) verantwortlich, und U. Glutz hat das Thema vorgeschlagen und wesentlichen Anteil an Auswertung und Präsentation der Ergebnisse.

Dank schulden wir den Wildhütern des Berner Oberlandes, insbesondere Herrn O. Egger, für die bereitwillige Mithilfe bei der Suche nach geeigneten Untersuchungsgebieten. Ganz herzlich danken wir Freunden und Kommilitonen für die Mithilfe bei der Feldarbeit, die so erst ermöglicht wurde und um zahlreiche Beobachtungen ergänzt werden konnte. Die chemischen Analysen wurden unter der Leitung von Herrn Dr. K. Hüni an der Eidg. Forschungsanstalt für viehwirtschaftliche Produktion in Grange-neuve, Posieux, durchgeführt, und bei der Abfassung der englischen Zusammenfassung durften wir die geduldige Hilfe von Prof. K. Westerskov in Anspruch nehmen. Schließlich half uns die «Basler Stiftung für biologische Forschung» die nicht entschädigten Reisespesen von H. K. auf ein tragbares Maß zu reduzieren, wofür wir uns herzlich bedanken möchten.

1. Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsgebiete liegen im Obersimmental (E Lenk, bzw. S St. Stephan), etwa 30 km südlich der Nordgrenze des alpinen Birkhuhnareals (Verbreitungskarte in Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Die Gebiete sind mit ihrer Lage an der Waldgrenze subalpiner Fichtenwälder typisch für weite Bereiche des Berner Oberlandes und angrenzender Regionen. Während die Birkhühner des «Laseberg» im Winter kaum gestört werden (Tourenfahrer durchqueren das Gebiet auf festgelegten Routen und auch hier nicht häufig), sind die im Wintersportgebiet Bühlberg–Hahnenmoos–Lafey lebenden Tiere gelegentlich Störungen (Skifahrer abseits markierter Pisten, Infanterie-Schießübungen im April/Mai und September/Oktober) unterworfen.

1.1. Klima

Hydrologische Untersuchungen in der Region Lenk liegen aus den Jahren 1972 bis 1975 vor. Der Winter 1974/75, in welchem die vorliegende Untersuchung an Birkhühnern im Gebiet «Lafey» erfolgte, brachte starke Schneefälle in höheren Regionen. Von Oktober 1974 bis April 1975 registrierte die Meßstation Bühlberg (1700 m) 784 mm Niederschläge, im gleichen Zeitraum der hydrologischen Jahre

TABELLE 1. Mittlere Monatstemperaturen, maximale und minimale durchschnittliche Tagestemperaturen ($^{\circ}\text{C}$), 1974/75, nach Erhebungen der Meßstation Lenk, 1065 m (Ellenberger 1976). – *Monthly mean temperatures, daily mean maximum and minimum temperatures ($^{\circ}\text{C}$), measured at Lenk, 1065 m.*

	Sep	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mrz	Apr	Mai
Mittel	9,43	0,52	-0,83	-4,11	-2,36	-3,02	0,11	5,08	9,65
Minimum	1,0	-6,0	-7,0	-13,0	-8,5	-6,5	-7,5	-2,5	1,5
Maximum	15,5	3,5	10,0	3,0	8,0	0,5	4,5	11,0	16,5

1972–1974 dagegen im Mittel 501 mm (Ellenberger 1976). Der folgende Winter 1975/76 war in den Untersuchungsgebieten schneearm (Angaben zur Schneehöhe vgl. Abb. 3a). Temperaturmessungen liegen nur für die 600 m tiefer gelegene Lenk vor. Bei einer Jahrestemperatur von $5,21^{\circ}\text{C}$ (1975) sind 1974/75 die in Tab. 1 zusammengefaßten Monatswerte ermittelt worden.

1.2. Geologie und Vegetation

Beide Untersuchungsgebiete liegen in der Zone des Niesenflyschs. Die verwitterungsanfälligen Sedimente (Sandsteine, Kalkbänke, schwarze und feinsandige Schiefer) bilden vorwiegend weiche Geländeformen; lokal finden sich Schutthalden und Blockfelder (Geolog. Atlas der Schweiz, 1 : 25 000: Blatt Nr. 41 Lenk, 1962, Blatt Nr. 32 Gemmi, 1956, mit Erläuterungen). Dem Relief entsprechend ist die Schneebedeckung relativ homogen.

1.2.1. Gebiet «Lafey»

In diesem Untersuchungsgebiet (Raum Bühlberg–Metschstand–Hahnenmoos–Tierberg, Abb. 1a) mit vorwiegend westlicher Exposition ist der Boden ziemlich schwer und zäh und neigt stark zur Vernässung. Entsprechend finden sich über der Waldgrenze Rieselfluren, teilweise mit Niedermoorgesellschaften. Über der Waldgrenze (ca. 1600 m) sind die Fichtenbestände stark aufgelichtet und gehen allmählich in einzelstehende Gruppen über. Zwischen 1750–1950 m sind in der Nähe von Fichten *Picea abies* und Legföhrengbüschen *Pinus mugo* grex *prostrata* regelmäßig Ericaceen, zur Hauptsache Heidelbeeren *Vaccinium myrtillus*, weniger Rostblättrige Alpenrosen *Rhododendron ferrugineum* und nur vereinzelt Moorbeeren *Vaccinium uliginosum* und Preiselbeeren *Vaccinium vitis-idaea* vorhanden. Lokal kleinflächige Heidelbeervorkommen im Schirmbereich von Nadelbäumen oder an Geländestufen sind für Birkhühner im Winter bedeutungsvoller als offene, großflächige Zwergstrauchbestände im Süden des Untersuchungsgebietes, die leicht vom Schnee zugedeckt werden. Oberhalb 1900 m werden die Zwergstrauchgesellschaften nach und nach von den alpinen Rasengesellschaften abgelöst. Birkhühner halten sich mit Vorliebe im Zwergstrauchgürtel auf. Entlang von Gräben und Bächen stehen Grünerlen *Alnus viridis* in Hochstaudenfluren. An einem NW-exponierten Hang treten Grünerlen in dichten Beständen auf. Einzeln oder in kleinen Gruppen sind 2–5 m hohe Ebereschen *Sorbus aucuparia* meist in der Nähe von Fichten oder in Erlengebüsch eingestreut. An einem südexponierten Steilhang sowie an trockenen, stark besonnten Rippen haben sich angepflanzte Legföhrenbestände gut entwickelt, werden aber seit einigen Jahren durch ein Triebsterben *Scleroderis lagerbergii* stark dezimiert (Steiner 1970). Lärchen *Larix decidua* sind im Gebiet nur in einzelnen Exempla-

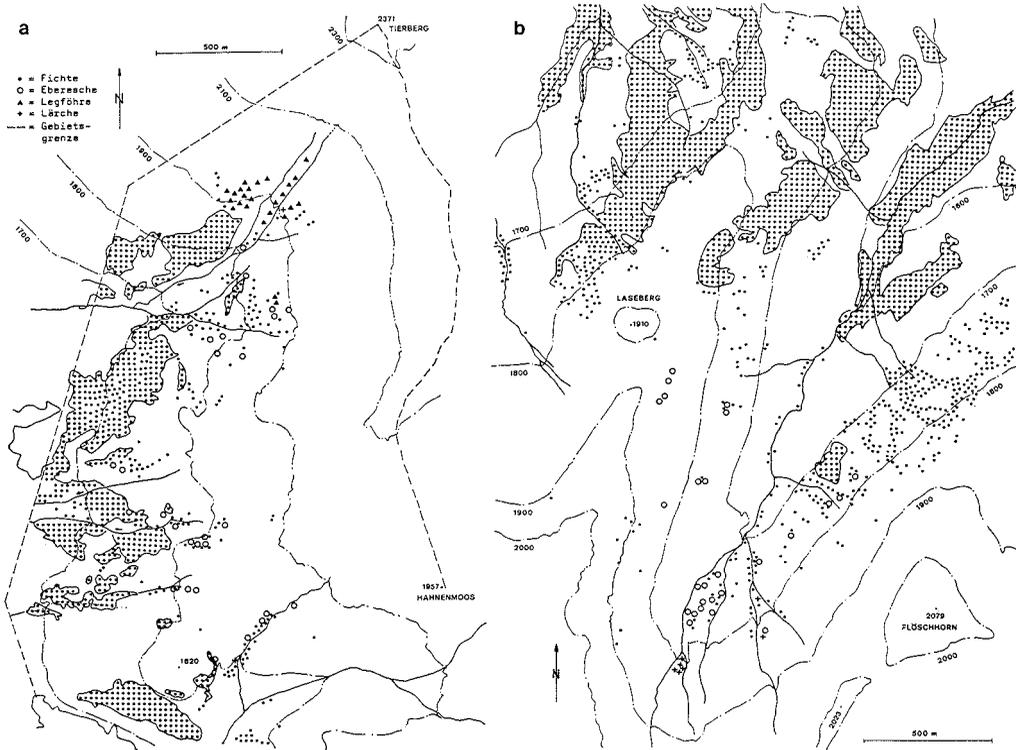


ABB. 1. Auflösung des subalpinen Fichtenwaldes im Bereich der oberen Waldgrenze und Verteilung der verschiedenen Baumarten; a = Gebiet «Lafey», b = östlicher Teil des Gebietes «Laseberg». – *Petering out of the subalpine spruce forest at the timber line and distribution of the different tree species (for scientific names see p. 10). a = area «Lafey», b = easterly part of the area «Laseberg». Symbols: dot = spruce, circle = rowan, triangle = mountain pine, dotted line = border of study area.*

ren vertreten. Im nördlichen Teil wird ein Aufforstungs- und Verbauungsprojekt der Gemeinde Lenk ausgeführt, mit dem Ziel, die Waldfläche nach oben auszudehnen.

1.2.2. Gebiet «Laseberg»

Auch in diesem Gebiet (Raum Rühlisse–Dürrenwald, Abb. 1b) ist der Fichtenwald oberhalb 1600 m durch Weide- und Wildheulflächen (Heumäder) stark aufgelichtet. Die Böden sind vernast und neigen zum Fließen. Zwergstrauchheiden mit Rostblättrigen Alpenrosen und Heidelbeeren bedecken einen Teil der Hänge zwischen 1700–1900 m, hauptsächlich in N- und NW-Exposition. Entlang von Wasserläufen sowie lokal an nord- bis ostexponierten Hängen treten kleinere Grünerlenbestände auf. Ebereschen sind in Gruppen in Höhenlagen von 1700–1850 m zu finden. Auf 1800 m steht im Südteil des Gebietes ein isoliertes, natürliches Lärchenvorkommen (etwa 30 Bäume von 3–5 m Höhe, 3 von über 10 m). Einzelne Lärchen stehen neben Fichten im SE-Teil; Legföhren fehlen. Das Pflanzenangebot der beiden Untersuchungsgebiete wird in Tab. 2 verglichen.

TABELLE 2. Geschätztes relatives Pflanzenangebot in den Untersuchungsgebieten, bezogen auf die Stammzahl der Fichten = 100. – *Estimated relative occurrence of trees and shrubs in both areas, referring to the number of spruce stems as 100.*

	«Lafey»	«Laseberg»
<i>Picea abies</i>	100	100
<i>Alnus viridis</i>	12	7
<i>Pinus mugo</i> grex <i>prostrata</i>	6	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	4	4
<i>Larix decidua</i>	½	2½

1.3. Birkhuhnbestand

Der ♂-Bestand wurde zur Balzzeit im Frühjahr (April–Mai) durch mehrere Beobachter, die an mehreren Tagen und an verschiedenen Stellen der Untersuchungsgebiete und angrenzender Bereiche gleichzeitig eingesetzt waren, ermittelt. Das Gebiet «Lafey» umfaßt eine Fläche von 3,5 km²; hier konnten bis 18 ♂ beobachtet werden, was einer Dichte von 5 ♂ pro km² entspricht. Im Gebiet «Laseberg» konnten auf einer Fläche von 5 km² 25 ♂ gezählt werden, die Dichte liegt somit ebenfalls bei 5 ♂ pro km². In unseren Untersuchungsgebieten ist die Siedlungsdichte geringer als im Aletschwald, wo pro km² 10 ♂ festgestellt wurden (Pauli 1974), jedoch größer als im Bödmerenwald zwischen Äbnenmattstöckli und Roggenstöckli/Muothatal (subalpiner Fichtenwald, je nach Standort mit Heidel- oder Preiselbeere, an den trockensten Stellen mit starker Beimischung von Bergföhren), der mit (10-)12 balzenden ♂ auf 6–8 km² (R. Heß und P. Meile briefl.) nach unseren derzeitigen Kenntnissen als das dichtest besiedelte Gebiet des Kantons Schwyz gilt.

2. Winternahrung

2.1. Methode

Die Untersuchungen basieren auf Direktbeobachtungen, die im Gebiet «Lafey» im Winter 1974/75, ergänzend im Dezember 1975, im Gebiet «Laseberg» im Winter 1975/76 durchgeführt wurden. Das Schwergewicht lag auf der Erfassung der Aktivitäten aller sichtbaren Individuen der untersuchten Birkhuhnpopulationen. Von jedem Tier wurden folgende Aktivitäten auf Tonband aufgezeichnet: Nahrungsaufnahme, Ortswechsel zu Fuß oder im Flug, Balz, ferner Ruhephasen sowie mindestens 1 min dauernde Unterbrechungen der momentanen Tätigkeit. Auch Truppgröße, Geschlecht der Tiere und ihr Aufenthaltsort wurden notiert. Durch die Wahl übersichtlicher Standorte und Beobachtung mit Feldstecher und Fernrohr (bis 30fach) konnten Störungen der Hühner durch den Beobachter ausgeschlossen werden. Während der Nahrungsaufnahme wurde nach Möglichkeit zusätzlich mit einem Handzähler die Pickfrequenz (Anzahl Picke pro Zeiteinheit) gemessen. Von allen festgehaltenen Aktivitäten ist in der vorliegenden Arbeit nur die Nahrungsaufnahme aufgeführt. Aus der Gesamtdauer des Nahrungserwerbs in einer bestimmten Periode konnten die prozentualen Äsungszeitanteile der verschiedenen Pflanzen ermittelt werden.

Infolge der Deckungsmöglichkeiten in Fichten und Legföhren sind nie alle Hühner während einer ganzen Aktivitätsphase sichtbar. Wie groß unter Umständen die Differenz zwischen beobachteter und effektiver Äsungszeit sein

kann, soll das Beispiel eines ♂-Trupps in einer Aktivitätsphase vom 17.2.1976 zeigen, bei der sich nachweisen ließ, daß sich nicht ständig beobachtbare ♂ auf Fichten aufgehalten hatten. Festgestellt wurden total 458 min Nahrungsaufnahme: Fichte 42,4 % (194 min), Grünerle 34,5 % (158 min) und Eberesche 23,1 % (106 min). Für jedes ♂ kann im Hochwinter eine Äsungszeit von 60 min angenommen werden (vgl. auch Pauli 1974), die Gesamtäsungszeit des 12er-Trupps betrug somit 720 min. Nach Einbezug der indirekt nachgewiesenen Fichtenäsung ergeben sich folgende Äsungszeitanteile: Fichte 63,3 % (194+262 = 456 min), Grünerle 22,0 % (158 min) und Eberesche 14,7 % (106 min). In den Tab. 3, 5 und 6 sind nur die Äsungszeitanteile aus Direktbeobachtungen aufgeführt. Bei Berücksichtigung zeitweise versteckt äsender Vögel könnte der monatliche Zeitanteil an Fichtennahrung bis 20–40 % der ermittelten Werte höher liegen. Zugängliche Äsungsplätze wurden nach Aktivitätsschluß auf Fraßspuren abgesucht. Auf aperaturen Stellen erwiesen sich detaillierte Tonbandprotokolle als hilfreich, konnten doch so Anzahl und Art der verbissenen Pflanzenteile den beobachteten Pickbewegungen zugeordnet werden. Die durchschnittliche Größe aufgenommener Nadel- oder Triebstücke ließ sich aus unverdaulichen Resten (Xylem) im Kot bestimmen.

2.2. Nahrungszusammensetzung im Gebiet «Lafey»

2.2.1. Die Nahrungspflanzen

Birkhühner ernähren sich solange wie möglich vorwiegend von Zwergsträuchern. Der frühe Wintereinbruch im Oktober 1974 verhinderte eine längere Nutzung der Heidelbeerbestände. Die Vögel gingen zur Äsung auf Ebereschen über, die zu diesem Zeitpunkt noch die ausgetrockneten, braunroten Blätter trugen. Mit großem Eifer fraßen die Hühner Fiederblättchen oder Teile davon (Abb. 2). Zur Hauptsache wurden jedoch Knospen, weniger häufig Früchte, teils ganze Fruchtsände einschließlich der Fruchtsiele verzehrt. Von der Grünerle werden die zugänglichen männlichen Kätzchen während des ganzen Winters gefressen; Knospen werden beiläufig aufgenommen (auf 337 verbissene Kätzchen entfielen 183 Knospen), Triebstücke hingegen nur selten abgetrennt. Im Frühwinter konnten vor dem Blattfall wenige Fraßspuren an grünen Erlenblättern festgestellt werden. Von der Fichte werden fast ausschließlich Nadeln gefressen, meist nur deren Spitzen, seltener bis zur Basis (Abb. 2); Knospen und Triebe werden eher selten abgeschert. Bei Legföhren werden hauptsächlich Nadeln verzehrt, die wegen ihrer Länge in mehreren Malen und dann oft bis zur Basis abgebissen werden (vgl. Zettel 1972 und 1974). Knospen sind beliebt, doch werden nur leicht zugängliche aufgenommen. Einzelne Legföhren waren praktisch kahlgefressen.



ABB. 2. Winterverbiß an Eberesche (Blätter) und Fichte (Nadeln und Knospen). Zum Winterverbiß an anderen Pflanzen vgl. Zettel (1974). – Winter feeding on rowan (leaves) and spruce (needles and buds). For other winter food see Zettel (1974).

TABELLE 3. Äsungszeitanteile der verschiedenen Bäume und Sträucher (in %), Gebiet «Lafey», Winter 1974/75. – *Percentage of foraging time spent on different trees and shrubs, «Lafey» area, winter 1974/75.*

	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Sorbus aucup.</i>	<i>Pinus mugo</i> grex	<i>Larix decidua</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Alnus viridis</i>
Nov	–	67	–	–	29	4
Dez	–	58	–	–	41	1
Jan	13	39	20	18	10	–
Feb	19	6	61	2	11	1
Mrz	1	22	49	10	16	2
Apr	87	8	–	–	5	–

Die Ursachen dieser Bevorzugung sind noch unklar; immerhin fällt bei Nadeln eines stark beästen Baumes gegenüber Nadeln anderer Bäume ein etwas höherer Rohprotein- und Rohfettgehalt auf (Angaben in % der Trockensubstanz): Rohprotein 8,5/7,5–7,9; verdauliche Rohproteine 4,4/3,9–4,8; Rohfett 7,3/5,4–6,6; Gesamtzucker 15,3/12,5–17,1; leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate 24,4/23,5–25,7; Asche 1,7/1,4–2,0; Phosphor 0,21/0,14–0,18; Rohfaser 27,7/26,7–35,8.

2.2.2. Die Bedeutung der einzelnen Nahrungspflanzen im Laufe des Winters

Bei den Angaben der relativen Äsungszeiten in den Wintermonaten (Tab. 3) muß berücksichtigt werden, daß die Resultate von November und Dezember nur einen Trupp von 4–5(7) ♂ betreffen, dessen Aktivitätsschwergewicht bei Ebereschenbeständen im mittleren Abschnitt des Untersuchungsgebietes lag. Ein Trupp von 8 ♂ hielt sich in dieser Zeit im nördlichen Abschnitt in der Nähe von Legföhren auf, doch entzogen sich diese Tiere wegen häufigen Nebels der direkten Beobachtung. Die Äsungszeiten dieses Trupps sind somit im November und Dezember nicht berücksichtigt. Hingegen stammen die Resultate von Januar–April 1975 vorwiegend aus dem nördlichen Geländeabschnitt. Das sich durch Blattfall und intensive Nutzung durch die Hühner stark verminderte Angebot an Ebereschen im Zentrum des Untersuchungsgebietes führte Anfang Januar 1975 dazu, daß sich die dortige Balzgruppe in den Aufenthaltsraum des nördlichen ♂-Trupps verschob (1–2 km Distanz) und sich zeitweise mit jenem zusammenschloß. Im Februar waren im nördlichen Teil maximal 14 ♂, im mittleren dagegen nur noch 2 ♂ feststellbar. Erst ab März kehrten ♂ vermehrt in den mittleren Abschnitt zurück. Die Verfügbarkeit wichtiger Nahrungspflanzen (in % ihres Gesamtbestandes) in Abhängigkeit von Schneehöhe, bzw. Schneebedeckung ist aus Abb. 3 ersichtlich.

NOVEMBER: Vegetationsverhältnisse: Bei Schneehöhen von 90–120 cm stehen keine Zwergsträucher zur Verfügung. Das Angebot an Grünerlen ist etwas vermindert. – *Nahrung:* Knospen, Fiederblättchen und Früchte der Eberesche werden während 67 % der Äsungszeit gefressen, 29 % der Zeit entfallen auf die bestandsbildende Fichte; von den in unmittelbarer Nähe der Ebereschen stehenden Grünerlen wird nur beiläufig gepickt (4 %).

DEZEMBER: Vegetationsverhältnisse: Bei Schneehöhen von 120–160 cm sind weiterhin keine Zwergsträucher zugänglich. Blätter und Früchte der Ebereschen sind größtenteils abgefallen oder verzehrt; Grünerlen sind weitgehend von Schnee zugedeckt. – *Nahrung:* Die Hühner äßen am längsten auf Ebereschen (58 %);

entsprechend der beginnenden Angebotsverminderung nutzbarer Ebereschenteile steigt der Zeitanteil der Nahrungsaufnahme an Fichten auf 41 %. An Grünerlen wird nur sehr kurz gepickt (1 %).

JANUAR: *Vegetationsverhältnisse:* Schneehöhen von 130–150 cm. Heidelbeeren sind nur an einigen stark besonnten Stellen im Schirmbereich von Legföhren zugänglich; Grünerlen sind kaum verfügbar. – *Nahrung:* Trotz der schon starken Nutzung der Ebereschen durch die Birkhühner werden noch 39 % der Äsungszeit zur Aufnahme von Ebereschenknospen aufgewendet. An Heidelbeeren werden bei sehr geringem Angebot 13 % der Zeit verbracht. Etwa die Hälfte der Äsungszeit entfällt auf Nadelbäume: Legföhre mit einem Anteil von 20 %, die nur vereinzelt vorkommende Lärche mit 18 % und die dominierende Fichte mit nur 10 %. An den wenigen noch zugänglichen Grünerlen konnte keine Nahrungsaufnahme beobachtet werden.

FEBRUAR: *Vegetationsverhältnisse:* Schneehöhen von 150–170 cm. Intensive Sonneneinstrahlung und Schneerutsche vergrößern bis zur Monatsmitte die aperen Stellen an Steilhängen. Innerhalb der Legföhrenbestände sind ca. 50 % der Bodenfläche ausgeapert. Es finden sich dort jedoch nur zerstreut Heidelbeertriebe auf der Grasnarbe. Schneefreie Stellen treten auch in Lawinenzügen bis über 2100 m auf, wo sich ♂ ab und zu einfinden. – *Nahrung:* Die Hühner äsen jetzt am längsten an Legföhren (61 %). Auf Heidelbeeren entfallen 19 %, auf die nun sehr stark genutzten Ebereschen noch 6 %, auf Fichte weiterhin nur 11 %, Lärchen (2 %) und Grünerlen (1 %) werden nur kurze Zeit aufgesucht.

MÄRZ: *Vegetationsverhältnisse:* Gegen Mitte Monat steigt die Schneehöhe auf 180 cm. Schneefreie Stellen sind praktisch nicht mehr vorhanden. – *Nahrung:* Die Birkhühner verbringen immer noch viel Zeit mit der Nahrungsaufnahme an Legföhren (49 %). Während Heidelbeeren (1 %) kaum verfügbar sind, werden Ebereschen (22 %) wieder länger und unter großem Aufwand nach noch vorhandenen Knospen abgesucht. Auf Fichten werden 16 % der Äsungszeit verbracht, auf Lärchen 10 %, an den spärlich vorhandenen Grünerlen nur 2 %.

APRIL: *Vegetationsverhältnisse:* Die Schneehöhe fällt auf ebenen Flächen bis zum Monatsende auf 100 cm, doch schreitet die Ausaperung an sonnenbeschienenen Hängen und auf Rutschflächen rasch voran. Das Angebot an Heidelbeeren erhöht sich nur langsam; auch Grünerlen bleiben größtenteils zugedeckt. – *Nahrung:* ♂ halten sich mit Vorliebe auf aperen Stellen in der Latschenregion und bis 200 m darüber auf (höchste Beobachtung am 27.4.1975 auf 2200 m). Die Aufnahme von Heidelbeertrieben und etwa auch sprießenden Kräutern beansprucht 87 % der Äsungszeit. Die im März noch begehrten Legföhren werden nicht mehr beäst, ebensowenig Lärchen und Grünerlen; Ebereschen und Fichten treten dagegen mit 8 %, bzw. 5 % Zeitanteil auf. Die Nahrungszusammensetzung widerspiegelt mit ihrem hohen Anteil an Bodenpflanzen die Vor- bzw. Nachwinterverhältnisse (s. auch die sehr weitgehende Übereinstimmung mit den auf S. 18 zusammengefaßten Ergebnissen aus dem Dezember 1975).

2.3. Nahrungszusammensetzung im Gebiet «Laseberg»

2.3.1. Saisonale Bedeutung der wichtigsten Nahrungspflanzen

Der Winter 1975/76 war im Vergleich zum vorangehenden schneearm (Abb. 3a). Größere Schneemengen fielen erst in der zweiten Januarhälfte, mit einer maxi-

TABELLE 4. Nahrungszusammensetzung im Gebiet «Laseberg», November–Dezember 1975, Abkürzungen: Kn = Knospen, Tr = Triebe, B = Blätter, Na = Nadeln, Kä = Kätzchen, Fr = Früchte, ++ = Hauptnahrung, + = Zusatznahrung, r = Gelegenheitsnahrung. Deutsche Pflanzennamen: *V. myrt.* = Heidelbeere, *R. ferr.* = Rostblättrige Alpenrose, *S. auc.* = Eberesche, *A. vir.* = Grünerle, *P. abies* = Fichte, *A. conj.* = Silbermantel, *S. ret.* = Stumpflättrige Weide, *Rumex* sp. = Ampfer, *V. ulig.* = Moorbeere, *J. nana* = Zwergwacholder, *V. vitis-id.* = Preiselbeere, *R. idaeus* = Himbeere, *Luzula* sp. = Hainsimse, *D. austr.* = Stacheliger Wurmfarne. – Food composition, «Laseberg» area, November–December 1975. Abbreviations: Kn = buds, Tr = twigs and stems, B = leaves, Na = needles, Kä = catkins, Fr = berries, seeds, ++ = main food, + = additional food, r = irregularly consumed.

Verbissene Pflanzenteile	November						Dezember				
	Kn	Tr	B	Na	Kä	Fr	Kn	Tr	B	Na	Kä
<i>Vaccinium myrtillus</i>	—	++	—	—	—	+	—	++	—	—	—
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	+	—	++	—	—	—	—	—	++	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	++	r	—	—	—	—	++	r	—	—	—
<i>Alnus viridis</i>	+	r	—	—	+	—	+	r	—	—	+
<i>Picea abies</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Alchemilla conjuncta</i>	r	r	r	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix retusa</i>	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rumex</i> sp.	—	—	r	—	—	r	—	—	—	—	—
<i>Vaccinium uliginosum</i>	—	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Juniperus nana</i>	—	—	—	—	—	—	—	r	—	r	—
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	—
<i>Rubus idaeus</i>	—	—	—	—	—	—	r	r	—	—	—
<i>Luzula</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	—
<i>Dryopteris austriaca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	—

malen Schneehöhe von 110 cm im Februar (diese Schneehöhe war im Winter 1974/75 schon Anfang November erreicht!).

NOVEMBER/DEZEMBER: *Vegetationsverhältnisse*: Bei Schneehöhen von 30 bis 40 cm bleiben Heidelbeeren und Rostblättrige Alpenrosen im Schirmbereich von Fichten und längs von Geländestufen zu einem großen Teil erreichbar. Das Angebot an Grünerlen wird kaum vermindert. – *Nahrung*: In dieser Zeit war die Direktbeobachtung erschwert, da sich die Hühner meist im ganzen Gebiet verteilt im Deckungsbereich von Zwergsträuchern und Fichten aufhielten. Heidelbeertriebe, Blätter der Rostblättrigen Alpenrose und Ebereschenknospen bilden die Hauptnahrung. Einzelheiten, wie sie sich aus Direktbeobachtungen und anschließender Kontrolle der Verbißstellen (z. T. unter Zuhilfenahme genauer Tonbandprotokolle) ergeben haben, sind Tab. 4 zu entnehmen.

JANUAR: *Vegetationsverhältnisse*: Bis in die zweite Monatshälfte fast unveränderte Schneehöhe von 30–50 cm. Zwergsträucher sind weiterhin zugänglich. Die Schneedecke erreicht gegen Ende des Monats eine Höhe von 90 cm, so daß Heidelbeeren und Rostblättrige Alpenrosen aus dem Angebot verschwinden. Noch 70–80 % des Grünerlenbestandes ragen über die Schneedecke. – *Nahrung*: Bis zum Einsetzen reichlicherer Schneefälle entspricht die Nahrungszusammensetzung derjenigen von November/Dezember, d. h. Ericaceen dominieren. Direktbeobachtungen liegen aus der Zeit nach dem Einschneien der Zwergsträucher vor (Tab. 5): Ericaceen werden nur noch während 3 % der Äsungszeit gefressen. Bedeutsam ist der Zeitanteil auf Ebereschen (37 %); Fichten erreichen 57 %, Grünerlen nur 3 % bei wenig vermindertem Angebot.

TABELLE 5. Äsungszeitanteile der verschiedenen Bäume und Sträucher (in %), Gebiet «Laseberg», 1976. – *Percentage of foraging time spent on different trees and shrubs, «Laseberg» area, 1976.*

	Ericaceen	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Alnus viridis</i>
Jan	3	37	57	3
Feb	52	15	22	11
Mrz	67	3	29	1

FEBRUAR: *Vegetationsverhältnisse*: Bis Mitte Monat erreicht die Schneedecke eine Höhe von 110 cm. Ericaceen sind nicht verfügbar. In der zweiten Monats-hälfte gibt ein Schneebrett an einem NW-exponierten Steilhang auf schmalen Bändern Heidelbeeren und Rostblättrige Alpenrosen frei. – *Nahrung*: In der ersten Monatshälfte bilden Fichten, Ebereschen und Grünerlen die einzige Nahrung (vgl. unten). Nach dem Niedergang des Schneebrettes werden die zugänglichen Ericaceen stark bevorzugt, so daß im Monatstotal 52 % der Zeit auf Ericaceen entfallen. Entsprechend der Zunahme an Bodenäsung verringern sich die Zeitanteile von Ebereschen auf 15 % und von Fichten auf 22 %, während Grünerlen (11 %) länger bestäet werden.

MÄRZ: *Vegetationsverhältnisse*: Die Höhe der Schneedecke nimmt im Verlauf des Monats auf 60 cm ab. Ericaceen sind auf Rutschflächen und unter den obersten Fichten zugänglich. – *Nahrung*: Das vergrößerte Angebot an Ericaceen läßt deren Äsungszeitanteil auf 67 % ansteigen; stark reduzierte Zeitanteile zeigen Ebereschen (3 %) und Grünerlen (1 %), Fichten erreichen dagegen noch 29 %.

APRIL: *Vegetationsverhältnisse*: Die Ausaperung schreitet rasch voran, so daß die meisten Ericaceen zugänglich sind. Auf den aperen Flächen sprießen erste Kräuter. – *Nahrung*: Mit dem größer werdenden Nahrungsangebot verteilen sich die Birkhühner im ganzen Untersuchungsgebiet. Die vorliegenden Direktbeobachtungen weisen auf die große Bedeutung der Heidelbeeren als Nahrungspflanzen hin; als Zusatz werden auch Fichtennadeln aufgenommen.

2.3.2. Periode extremer Bedingungen

Von Ende Januar bis Mitte Februar 1976 herrschten im Untersuchungsgebiet «Laseberg» hochwinterliche Bedingungen bezüglich Witterung und Nahrungsangebot. Die Schneedecke hatte mit 90–110 cm eine kritische Höhe erreicht, bei der einerseits sämtliche Zwergsträucher zugedeckt und andererseits noch keine Schneerutsche bis auf die Gasnarbe eingetreten waren. Die Birkhühner mußten vollständig auf Strauch- und Baumnahrung ausweichen. Zudem lagen in dieser Periode die Temperaturen zwischen –10 bis –15 °C. Der Aufenthaltsraum von 12 ♂ beschränkte sich auf etwa 1 km² im S des Beobachtungsgebietes, wo nebst Fichten ein größerer Bestand an Ebereschen und Grünerlen, sowie etwas abseits Lärchen zur Verfügung standen. Die ♂ schränkten vermeidbare Ortswechsel ein, indem sie länger als üblich auf denselben Pflanzen ästen. Die Aktivitätsphasen waren bis auf 55 min verkürzt und entsprechend verlängerten sich die Ruhephasen in Schneehöhlen. So nahm ein Trupp von 7 ♂ am 26.1.1976 während 55 min von 0730–0825 Uhr Nahrung zu sich. Bereits um 1315 Uhr, nach nur 4 Std. 50 min Ruhe, verließen die ♂ ihre Schneehöhlen, um bis 1420 Uhr intensiv zu fressen (65 min). Sogleich bezogen sie wieder Schneehöhlen und verließen diese erst nach 17 Std. 10 min am folgenden Tag um 0730 Uhr. Die Verkürzung der

Aktivitätszeiten dürfte durch die tiefen Temperaturen und vielleicht auch durch das knappe Nahrungsangebot (keine Ericaceen) beeinflusst sein. Auch im Aletschwald wurden in den extrem schneereichen, kalten Monaten Februar/März 1970 entsprechend kurze Aktivitätsphasen sowie ausgesprochen frühe Anfänge der Nachmittagsaktivität registriert (Pauli 1974). Für die obenerwähnte Periode gleichbleibenden minimalen Nahrungsangebotes (26.1.–17.2.1976) ergaben sich für die Birkhühner folgende Äsungszeitanteile: Fichte 53 %, Eberesche 31 % und Grünerle 16 %. Nahrungsaufnahme auf Lärchen war entgegen den Erwartungen aufgrund der Erfahrungen im Aletschgebiet nie zu beobachten (vgl. S. 26).

2.4. Einfluß der Schneebedeckung auf die Nahrungszusammensetzung

Der Grad der Schneebedeckung beeinflusst die Zusammensetzung der Winternahrung stärker als andere Faktoren, da je nach Schneehöhe das Nahrungsangebot verändert wird (Abb. 3). Im Schirmbereich von Nadelbäumen und an den Hangstufen bleiben Ericaceen teilweise noch bis zu einer Schneehöhe von etwa 60 cm erreichbar. Nach Verwehungen, Rutschen oder Lawenniedergängen können Zwergsträucher lokal auch im Hochwinter zugänglich sein. Bei genügender Steilheit des Geländes treten zudem an sonnenbeschienenen Stufen oder unter Nadelbäumen relativ rasch schneefreie Stellen auf. Birkhühner finden offenbar kleinste schneefreie Flächen mit Leichtigkeit. Grünerlen werden erst ab etwa 100 cm großenteils vom Schnee zugedeckt, während das Angebot an Ebereschen auch durch große Schneehöhen kaum vermindert wird. Es konnte im Gegenteil beobachtet werden, daß Birkhühner nach neuen Schneefällen bereits stark beäste Ebereschen wieder aufsuchten. Eine sehr hohe Schneedecke ermöglicht den Hühnern, weit- ausladende Äste von erhöhtem Niveau aus nach Knospen abzusuchen, die sonst vom Baum aus unerreichbar blieben. Sonneneinstrahlung und Schneerutsche befreien Legföhren an ihren Extremstandorten rasch auch von größeren Schneemengen, so daß ihr Angebot im Verlauf des Winters nicht wesentlich verändert wird.

Als Beispiel einer starken Beeinflussung der Nahrungszusammensetzung durch die Schneehöhe vgl. Tab. 3 (Dezember) mit den Ergebnissen der Beobachtungen im nördlichen Teil des Gebietes «Lafey» aus dem schneearmen Frühwinter 1975 (20.–22.12.): Die Äsungszeitanteile betragen für Heidelbeere 84 %, Fichte 8 %, Legföhre 4 %, Grünerle 3 % und Lärche 1 %. Sobald Heidelbeeren zugänglich sind, werden diese bevorzugt aufgenommen und die Baumäsung verliert an Bedeutung.

2.5. Bewegungsmuster und Nahrungswahl eines Trupps in aufeinanderfolgenden Aktivitätsphasen

Birkhühner äsen und ruhen im Winter meist truppweise. Die Größe dieser Trupps schwankte in den beiden Beobachtungsjahren zwischen 2–14 ♂ bzw. 2–6 ♀, wobei am häufigsten 3–6 Vögel zusammenblieben. Daneben waren jedoch stets auch Einzeltiere zu beobachten. Die Trupps suchen in ihren Aufenthaltsgebieten in mehr oder weniger regelmäßigem Wechsel die bevorzugten Äsungs- und Ruheplätze auf, wobei die Wahl der Nahrungspflanzen innerhalb eines Trupps weitgehend koordiniert ist. Wie unterschiedlich die Äsungszeitanteile eines Trupps in aufeinanderfolgenden Aktivitätsphasen sein können, zeigt Tab. 6 (zum Pflanzenangebot vgl. S. 15). Das Überwiegen der Legföhre (37 %) im Mittel der dargestellten Periode und die ausgeglichenen Zeitanteile von Eberesche, Heidelbeere

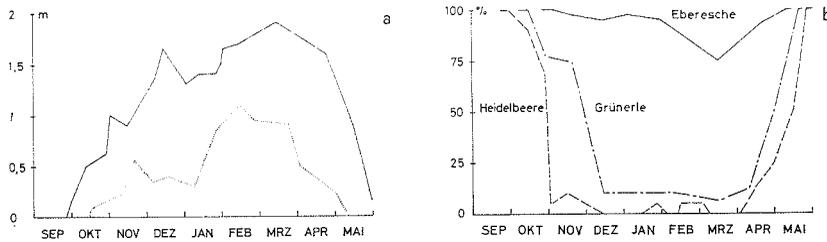


ABB. 3. a = Schneehöhen in den Untersuchungsgebieten (ausgezogen = «Lafey», punktiert = «Laseberg»); b = Verfügbarkeit von Nahrungspflanzen (in %) in Abhängigkeit von der Schneebedeckung, Gebiet «Lafey» 1974/75. — a = Snow cover in the areas investigated (continuous line = «Lafey», dotted = «Laseberg»); b = availability of the food plants (in per cent) in relation to the snow cover, «Lafey» 1974/75.

und Fichte kommen in einzelnen Äsungsphasen nicht zum Ausdruck. Die Kombination der Nahrungspflanzen sowie deren Zeitanteile variieren von Phase zu Phase meist stark. Die ♂ besuchten jedesmal 3–4 Pflanzenarten, nur ausnahmsweise 2, bzw. 5. Legföhre dominiert nur in 5 von 9 Phasen, tritt aber fast regelmäßig mit hohen Zeitanteilen auf. Ebereschen und Heidelbeeren werden wahrscheinlich wegen der räumlichen Trennung praktisch nicht in derselben Aktivitätsphase aufgesucht. Fichten werden regelmäßig, pro Tag mindestens einmal beäst. Die Nahrungsaufnahme erfolgt dort vorzugsweise bei Aktivitätsbeginn oder vor Aktivitätsschluß, da Fichten von Birkhühnern häufig als Schlafbäume benutzt werden. Lärchen werden nur sporadisch (vgl. S. 26), Grünerlen bei allerdings unbedeutendem Äsungszeitanteil etwas häufiger angegangen.

2.6. Aufwand und Ertrag beim Nahrungserwerb

Die Wuchsform von Bäumen und Sträuchern sowie die Anordnung der bevorzugten Pflanzenteile legen bei der Nahrungsaufnahme ein bestimmtes Bewegungsmuster fest. Dabei steht die aufgenommene Nahrungsmenge in einem bestimmten Verhältnis zum Energieaufwand beim Nahrungserwerb (vgl. Schoener 1971; Wolf, Hainsworth & Gill 1975). Zur Beurteilung dieser Ernterentabilität wurde aus Direktbeobachtungen der relative Energiebedarf zum Erwerb der wichtigsten Nahrungsteile geschätzt (Tab. 7). Beim Nahrungserwerb an Ebereschen schreiten

TABELLE 6. Äsungszeitanteile der verschiedenen Bäume und Sträucher (in %) in aufeinanderfolgenden Aktivitätsphasen eines Trupps von 8–14 ♂; Gebiet «Lafey», 10.–15. 2. 1975. Morgenaktivität vom 13. 2. wegen Nebels nicht beobachtbar. Abkürzungen: V = Morgenaktivität, N = Nachmittagsaktivität. — Percentage of foraging time spent on different trees and shrubs, during subsequent activities of a group of 8–14 ♂, «Lafey» area, 10.–15. 2. 1975. Morning activity of 13. 2. is missing because of mist. Abbreviations: V = morning activity, N = afternoon activity.

Pflanzenart	10.		11.		12.		13.		14.		15. 10.–15.	
	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	Mittel	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	—	50	—	50	25	—	—	9	34	19		
<i>Sorbus aucuparia</i>	57	1	24	—	—	12	63	—	—	17		
<i>Pinus mugo</i> grex <i>prostrata</i>	—	49	51	50	40	64	7	45	31	37		
<i>Picea abies</i>	37	—	25	—	30	24	29	10	31	21		
<i>Larix decidua</i>	—	—	—	—	—	—	—	32	4	4		
<i>Alnus viridis</i>	6	—	—	—	5	—	1	4	—	2		

TABELLE 7. Geschätzter relativer Energieaufwand beim Nahrungserwerb an verschiedenen Pflanzen. Abkürzungen: Ba = Baumäsung, Bo = Bodenäsung, Kn = Knospen, Kä = Kätzchen, Tr = Triebe, Na = Nadeln. – *Estimated relative energy expenditure when foraging on different plants. Abbreviations: Ba = feeding on trees or shrubs, Bo = feeding on the ground, Kn = buds, Kä = catkins, Tr = stems, Na = needles.*

Pflanzenteile	Abstand der Teile	Äsungsart	Ortswechsel	Ernteaufwand
<i>Sorbus aucuparia</i>	Kn ca. 5 cm	Ba (Bo)	ständig	groß
<i>Alnus viridis</i>	Kä cm–dm	Bo (Ba)	ständig	mittel
<i>Vaccinium myrt.</i>	Tr cm	Bo	ständig	mittel
<i>Picea abies</i>	Na mm	Ba	gering	klein/mittel
<i>Pinus mugo</i>	Na mm	Bo (Ba)	gering	klein/mittel

Birkhühner fast ständig auf den Ästen weiter, vorzugsweise vom Stamm gegen die Peripherie, bis sich die Äste so stark neigen, daß die Tiere zur Umkehr gezwungen sind. Das Balancieren auf den oft schwankenden Ästen sowie das Abscheren der starken Knospen gestalten die Nahrungsaufnahme nicht leicht, sogar Stürze vom Baum kommen vor. Allgemein werden die dickeren Endknospen der Zweige nicht abgebissen (Schnabelhiebe zeugen hie und da von Abscher-Versuchen). Grünerlen werden fast immer vom Boden aus nach Kätzchen abgesehen; die aufrechten, biegsamen Zweige sind zum Aufbaumen eher schlecht geeignet. Kätzchen werden in 3–4 Picken bis zur Basis oder auch nur teilweise gekürzt. Da nur wenige Kätzchen an der gleichen Stelle zu finden sind, ist ein ständiger Ortswechsel nötig. Mit kleinen Sprüngen können einzelne Kätzchen heruntergeholt werden. Heidelbeertriebe werden meist unter langsamem Schreiten aufgenommen. Beim Fressen auf Fichten sind nur geringe Verschiebungen erforderlich; von jeder Stelle aus können viele Nadeln erreicht werden. Das Abtrennen der weichen Legföhrennadeln erfolgt vorzugsweise vom Boden aus, wo sich leichter eine günstige Position einnehmen läßt.

Die pro Zeiteinheit aufgenommene Nahrungsmenge läßt sich aus den Pickfrequenzen (Abb. 4) und der Größe bzw. dem Gewicht der pro Pick abgetrennten Pflanzenteile näherungsweise ermitteln. Die Länge von Nadel- und Triebstücken konnte aus Xylemrückständen im Kot bestimmt werden, die Anzahl

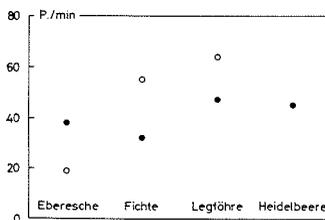


ABB. 4. Pickfrequenzen (Anzahl Pick pro min) an verschiedenen Nahrungspflanzen. Angegeben sind Mittelwerte aus Messungen bei mehreren Hühnern (Unterbrechungen bis 10 sec sind eingerechnet). Werte zur Pickfrequenz von ♀ an Heidelbeeren fehlen. Punkt = ♂, Kreis = ♀. – *Picking frequency (number of pecks per minute) on different plant species. Mean values for several birds (interruptions up to 10 sec are included). No data available for the picking frequency of ♀ on bilberry stems. Dot = ♂, circle = ♀.*

TABELLE 8. Aufgenommene Nahrungsmenge pro min, in g Trockensubstanz (TG). Berechnung: Nahrungsmenge pro Pick \times Pickfrequenz (σ^7 in Abb. 4). Abkürzungen s. Tab. 7. – *Amount of food eaten per minute in dry matter, calculated as food weight per peck \times picking frequency (σ^7 in fig. 4). Abbreviations as in table 7.*

Pflanzenart	g TG pro Pick	g TG pro min
<i>Sorbus aucuparia</i> Kn	0,022	0,83
<i>Vaccinium myrtillus</i> Tr	0,006	0,27
<i>Pinus mugo</i> grex <i>prostrata</i> Na	0,005	0,24
<i>Picea abies</i> Na	0,004	0,13

aufgenommener Teile pro Pick aus Direktbeobachtung und Kontrolle der Verbißstellen. Zur Aufnahme einer Ebereschenknospe werden durchschnittlich etwa 3 Picke benötigt. Die Unterschiede in der Pickfrequenz zwischen σ^7 und ϕ gehen darauf zurück, daß ϕ dank ihres geringeren Gewichtes auf den Ästen noch etwas weiter außen nach Knospen suchen können; dabei müssen sie sich jedoch sehr vorsichtig bewegen und erreichen dadurch nur die halbe Pickfrequenz der σ^7 . Bei Fichten werden im Durchschnitt 2 Nadelstücke von 5,3 mm mittlerer Länge abgeschert, bei Legföhren 2,2 Teile von 5 mm Länge. Die Pickfrequenzen liegen bei Legföhren höher, da die langen, büschelartig abstehenden Nadeln ein mehrmaliges Kürzen vom gleichen Standort aus ermöglichen. ϕ fressen im allgemeinen intensiver als σ^7 , sie legen weniger häufig kurze Unterbrechungen ein. Auf Fichten halten sich ϕ eher versteckt im Innern der Baumkronen oder etwas tiefer als σ^7 auf. Bei Heidelbeeren wird pro Pick durchschnittlich ein Triebstück von 5,9 mm abgetrennt. Eine Angabe zur Pickfrequenz der ϕ fehlt, da nur vereinzelte Messungen vorliegen. Die Werte der pro min aufnehmbaren Nahrungsmengen sind der Tab. 8 zu entnehmen. Vergleicht man diese Nahrungsmengen mit den Angaben zum Energieaufwand (Tab. 7), so ergibt sich: 1) Eberesche liefert die größte Nahrungsmenge bei relativ großem Ernteaufwand. 2) Bei Heidelbeere und Legföhre wird bei ähnlichem Aufwand etwa doppelt soviel Nahrung als bei Fichte aufgenommen.

An einem Beispiel soll die pro Aktivitätsphase aufgenommene Nahrungsmenge berechnet werden: während der Morgenaktivität eines σ^7 vom 2.3.1976 (Laseberg) dauerte der Nahrungserwerb an Heidelbeeren 51 min, auf Ebereschen 15 min und auf Fichten 5 min. Multipliziert mit den Angaben aus Tab. 8 ergeben sich folgende Trockengewichts-Mengen: Heidelbeertriebe 13,8 g, Ebereschenknospen 12,5 g und Fichtennadeln 0,7 g, somit total 27,0 g. Umgerechnet auf Frischgewicht werden pro Aktivitätsphase 61 g Nahrung aufgenommen oder ca. 120 g pro Tag. Pauli (1978) errechnete aus gesammeltem Birkhuhnkot den täglichen Bedarf an Lärchentreiben mit ca. 100 g. Nach Seiskari (1962) werden vom Birkhuhn täglich 90 g, nach Andreew (1973) dagegen 120 g Birkenkätzchen aufgenommen.

2.7. Nahrungsselektion

Die Nahrungspflanzen werden von den Birkhühnern nicht entsprechend dem Angebot genutzt. Als Maß für die Beliebtheit einer Pflanzenart kann, neben dem Festhalten an spärlicher werdenden Nahrungspflanzen bzw. der Verschiebung des Aktivitätsschwergewichtes in bislang nicht genutzte Abschnitte des Lebensraumes, die Zeit betrachtet werden, die für die Nahrungsaufnahme an entsprechenden Pflanzen aufgewendet wird, unter Berücksichtigung des momen-

tanen relativen Angebotes aller Pflanzen im Aufenthaltsgebiet. Eine ausgeprägte Präferenz zeigen Birkhühner für Heidelbeeren, die auch bei minimalem Angebot genutzt werden. Unter den Ersatzpflanzen sind Ebereschen am beliebtesten; sie werden selbst nach starker Nutzung durch die Hühner immer wieder nach Knospen abgesucht. Fichten werden von November bis April regelmäßig genutzt; ihr Äsungszeitanteil ist am größten, solange Ericaceen oder Ebereschen die Hauptnahrung bilden. Verschwinden die Hauptnahrungspflanzen aus dem Angebot, werden sie weitgehend durch Legföhre, z. T. auch durch Lärche ersetzt; gleichzeitig fällt der Äsungszeitanteil der Fichte um mehr als 50 %. Die Bevorzugung der Bergföhre gegenüber der im Angebot dominierenden Fichte wird durch Untersuchungen in einem Fichten-Bergföhrenwald der Berner Voralpen (Gantrisch) bestätigt (Zettel 1972). Warum die Lärchen in unseren beiden Untersuchungsgebieten unterschiedlich stark beachtet, im Raume Lenk aber entgegen unseren Erwartungen insgesamt wenig genutzt werden, wird auf S. 26 diskutiert. Erlenkätzchen werden gern gefressen, doch gehen Birkhühner Erlensträucher eher sporadisch an. Ein Grund scheint darin zu liegen, daß großflächige Erlenbestände im wenig akzentuierten Gelände ein undurchdringliches Dickicht bilden. Kätzchen können also höchstens an peripher oder isoliert stehenden Sträuchern erreicht werden. Da an solchen Stellen oft nur wenige Kätzchen zugänglich sind, scheint sich der Aufwand zum Absuchen nur dann zu lohnen, wenn Grünerlen auf dem Weg zu anderen Äsungsplätzen angetroffen werden. Bei großen Schneemengen sind die Erlenbestände ohnehin bis auf wenige Zweige vollständig zugedeckt. Die Bedeutung der Rostblättrigen Alpenrose als Winternahrung kann aus den Beobachtungsjahren nicht abschließend beurteilt werden. Im Frühwinter sind Blätter und Knospen der Alpenrosen beliebt, werden jedoch oft verschmäht, wenn gleichenorts Heidelbeeren vorhanden sind (vgl. Zettel 1974, Pauli 1978). Im Hochwinter waren in beiden Untersuchungsgebieten praktisch keine Alpenrosen zugänglich, erreichbare Sträucher wurden aber meist verbissen. Die wichtigsten Winternahrungspflanzen lassen sich für die beiden Untersuchungsgebiete nach ihrer Beliebtheit wie folgt ordnen: Heidelbeere, Eberesche, Legföhre, Lärche, Grünerle. Die Fichte scheint, nach den Äsungszeitanteilen zu schließen, keineswegs unbeliebt zu sein; mengenmäßig bleibt ihr Anteil an der Gesamtnahrung aber immer gering bis unbedeutend. Im Dezember erreicht er im «Lafey» ein Maximum von nur 10 (bei Berücksichtigung eines auf S. 13 erwähnten möglichen 30prozentigen Beobachtungsdefizit höchstens 12) % des Trockengewichts und im Februar/März, wenn die Hühner hauptsächlich von Ersatznahrung leben, sogar nur 6 (8) %. Am «Laseberg», wo Legföhren fehlen, entspricht der maximale Fichtenanteil im Januar 19 (23) % und im Februar 10 (12) %.

3. Nährstoffgehalt der Nahrungspflanzen

Als Proben für die chemischen Analysen wurden im Aufenthaltsgebiet der Birkhühner die dem Verbiß entsprechenden Pflanzenteile gesammelt: Spitzenteile von einjährigen Trieben der Heidelbeere, Knospen (im Herbst auch Blätter) der Eberesche, einjährige Nadeln von Legföhre und Fichte, einjährige Langtriebe der Lärche, männliche Kätzchen und Knospen (sowie vergleichsweise aus dem Herbst Blätter) der Grünerle und einjährige Blätter der Alpenrose. Das Pflanzenmaterial wurde im Wärmeschrank bei 70 °C getrocknet. Die chemischen Ana-

lysen wurden von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für viehwirtschaftliche Produktion Grangeneuve, Posieux, unter der Leitung von Dr. K. Hüni durchgeführt (Beschreibung der Methoden in Pauli 1978).

Der Nährstoffgehalt der verschiedenen Pflanzen wurde nach folgenden Kriterien beurteilt und verglichen (ausführlicher dargestellt in Pauli 1978): Der Rohproteingehalt (bzw. das HCl-Pepsin-lösliche, hier als verdauliches Rohprotein bezeichnete Rohprotein) wird allgemein als ein wesentlicher Faktor der Nahrungsqualität betrachtet. Da die Nahrung den minimalen Proteinbedarf der Vögel zu decken hat und der Rohproteingehalt in pflanzlicher Nahrung insbesondere im Winter relativ gering ist, kann er einen Selektionsfaktor darstellen (Lindroth & Lindgren 1950, Hoffmann 1961, Pulliainen 1970, Gurchinoff & Robinson 1972). Zudem ist der Stickstoffgehalt meist positiv mit der Verdaulichkeit korreliert (Moss & Gardarsson 1970, Moss et al. 1974). Kohlenhydrate stellen in pflanzlichen Stengel- und Blattgeweben, die den überwiegenden Anteil der Winternahrung bilden, die wichtigste Energiequelle. Als Index für den Gehalt an verwertbaren Kohlenhydraten (im folgenden auch einfach als Kohlenhydrate bezeichnet) verwenden wir einerseits die Gesamtzucker, welche die reduzierenden und nichtreduzierenden Mono-, Di- und Trisaccharide (wahrscheinlich in hohem Maße verwertbar) und weitere wie Zucker reagierende Substanzen enthalten, andererseits die leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate, die außer Zucker, Dextrinen und Stärke (vom Haushuhn vollständig verdaut) auch die schwer aufschließbaren Pektine und Hemizellulosen enthalten, welche vom Birkhuhn wahrscheinlich zu gewissen Anteilen verdaut werden (vgl. unten). Die Bedeutung des Rohfettes als Energiequelle schätzen wir in unseren Pflanzenteilen als gering ein, sind doch darin eine Vielzahl verschiedener petrolätherlöslicher Verbindungen eingeschlossen, deren Anteil und Nutzbarkeit durch das Tier weitgehend unbekannt sind und wir in der Rohfettfraktion nur einen minimalen Gehalt an Fettsäuren nachweisen konnten (Pauli 1978). Manche Harze und Wachse, die in Koniferen und Kätzchen wohl bedeutende Anteile der Rohfettfraktion ausmachen sowie ätherische Öle sollen sich sogar negativ auf die Verdaulichkeit auswirken (Longhurst et al. 1968 und Oh et al. 1970 in Ellison 1976, Nagy et al. 1964). Die Rohfaser (Zellulose, Teile der Hemizellulosen und geringe Mengen des Pektins) wird vom Haushuhn nicht verdaut, vom Birkhuhn jedoch wie von anderen Rauhfußhühnern zu gewissen Teilen (Suomaleinen & Arhimo 1945, Hill et al. 1968, Pulliainen et al. 1968, Moss & Parkinson 1975, Pauli 1978). Der Rohfasergehalt gibt Hinweise auf die Verdaulichkeit einer Nahrung, nimmt doch diese im allgemeinen mit steigendem Rohfasergehalt ab (Brown 1964, Moss et al. 1974). Die umsetzbare Energie (die vom Tier verwertbare Energiemenge einer Nahrung) verschiedener Pflanzenarten versuchen wir aus dem Nährstoff- und Rohfasergehalt, bzw. der Verdaulichkeit, abzuschätzen. Der Aschegehalt bildet ein Maß für die in der Pflanze vorhandenen Mineralstoffe, von denen in Rauhfußhühnernaehrung Phosphor am ehesten limitierend wirken könnte (Moss 1967 und 1972 für Heidekraut beim Schottischen Moorschneehuhn). Die Bedeutung der Nahrungsqualität für eine ausreichende Nährstoffversorgung mit ihren Auswirkungen auf die Kondition der Birkhühner wird in Pauli (1978) diskutiert.

Im folgenden sollen die Ergebnisse der Nährstoffanalysen (vgl. Tab. 9) im Hinblick auf die Nahrungselektion interpretiert werden. Wie aus der vorliegenden Untersuchung hervorgeht, stellen Heidelbeertriebe im Winter die Hauptnah-

TABELLE 9. Nährstoffgehalt der Winternahrung des Birkhuhns im Obersimmental; Angaben in % der Trockensubstanz (Mittelwerte). Abkürzungen: n = Anzahl Proben, Rp = Rohprotein, vRp = verdauliches bzw. HCl-Pepsin-lösliches Rohprotein, Rfe = Rohfett, Gz = Gesamtzucker, LhKh = leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate, A = Asche, P = Phosphor, Rfa = Rohfaser; übrige Abkürzungen wie in Tab. 4. – *Chemical composition of winter food of Black Grouse in the Bernese Oberland; mean results in percentage of dry matter. Abbreviations: n = number of samples, Rp = crude protein, vRp = digestible crude protein Rfe = crude fat, Gz = total sugars, LhKh = easily hydrolysable carbohydrates, A = ash, P = phosphorus, Rfa = crude fiber; other abbreviations as in table 4.*

	n	Rp	vRp	Rfe	Gz	LhKh	A	P	Rfa
<i>Vaccinium myrt.</i> Tr	2	10,0	6,2	1,8	15,0	24,0	2,7	0,17	35,9
<i>Sorbus aucuparia</i> Kn	2	11,5	7,1	7,3	11,6	27,5	4,0	0,28	13,3
<i>Sorbus aucuparia</i> B	2	15,8	10,4	4,6	6,8	17,0	5,8	0,23	8,2
<i>Pinus mugo</i> Na	4	7,9	4,5	6,2	14,7	24,6	1,6	0,17	30,5
<i>Larix decidua</i> Tr	1	9,0	6,2	7,8	19,8	30,7	1,8	0,15	27,6
<i>Picea abies</i> Na	3	9,2	5,9	4,1	19,6	28,6	2,7	0,15	25,6
<i>Alnus viridis</i> Kä	2	14,0	9,6	16,9	27,1	27,7	2,7	0,31	10,9
<i>Alnus viridis</i> Kn	1	13,4	6,0	17,2	17,1	24,3	2,1	0,28	10,0
<i>Alnus viridis</i> B	1	16,8	8,1	6,3	19,2	22,8	4,6	0,17	15,5
<i>Rhododendron ferr.</i> B	2	13,0	6,3	6,9	21,5	32,3	3,0	0,16	14,2

zung; sie werden den übrigen Pflanzen des Nahrungsangebotes selbst dann noch stark vorgezogen, wenn sie nur in beschränktem Umfang zugänglich sind. Auch sind sie die einzige Pflanzenart, von welcher sich die Birkhühner in beiden Untersuchungsgebieten des Obersimmentals während des Winters fast ausschließlich ernähren können (so im April 1975 87 %, im Dezember 1975 84 % der Äsungszeit). Wir dürfen deshalb annehmen, daß ihr Nährstoffgehalt weitgehend dem Bedarf der Hühner entspricht.

Ist die Heidelbeere unzugänglich, wird die Eberesche zur beliebtesten Ersatznahrung. Ebereschenknospen besitzen mehr Rohprotein als Heidelbeertriebe, während sie diesen im Gehalt an verwertbaren Kohlenhydraten wohl etwa ebenbürtig sind (niedrigerer Gesamtzuckergehalt, höherer Gehalt an leicht hydrolysierbaren Kohlenhydraten). Verdaulichkeitsexperimente am Birkhuhn (N. Zbinden, in Vorb.) zeigten, daß Heidelbeertriebe besser verdaulich sind, als ihr hoher Rohfasergehalt erwarten ließe, und daß ihre Verdaulichkeit derjenigen von Ebereschenknospen recht ähnlich ist, weshalb der Unterschied im Gehalt an umsetzbarer Energie zwischen den beiden Arten möglicherweise gering ist. Auch ist bei größerem Energieaufwand für den Erwerb der Ebereschenknospen (vgl. Tab. 7) die pro Zeiteinheit aufgenommene Nahrungsmenge (in g TG, vgl. Tab. 8) wesentlich höher. Es darf deshalb angenommen werden, daß Ebereschenknospen einen den Heidelbeertrieben qualitativ etwa gleichwertigen Ersatz darstellen. Bei knapper werdendem Angebot an Ebereschenknospen tritt die Legföhre an die Stelle der wichtigsten Ersatznahrung. Auch die Legföhrennadeln sind mit ihrem entsprechenden Gehalt an verwertbaren Kohlenhydraten und Rohfaser eine den Heidelbeertrieben ebenbürtige Energiequelle, doch besitzen sie wenig Rohprotein. Der Energieaufwand für den Erwerb der Nadeln wurde geringer eingeschätzt als für den Erwerb von Heidelbeertrieben, doch ist auch die pro Zeiteinheit aufgenommene Menge an Trockensubstanz etwas niedriger.

Als Zusatznahrung sind Fichtennadeln und Erlenkätzchen (nebst Lärchen-trieben, vgl. nächster Abschnitt) bedeutsam. Weshalb Legföhrennadeln Fichten-

nadeln vorgezogen werden – das Angebot der beiden Arten verhält sich im Gebiet Lafey wie 6 : 100 (Tab. 2) – ist aufgrund des Nährstoffgehaltes allein kaum verständlich (beachte allerdings den deutlich höheren Rohfettgehalt der besonders stark beästen Legföhren, der jenem der Ebereschenknospen und Lärchentriebe entspricht; vgl. Tab. 9 und vor allem S. 14, aber auch S. 24). Hier könnte das Energiebudget für die Selektion die ausschlaggebende Rolle spielen: Bei gleichem Energieaufwand für den Erwerb ist die pro Zeiteinheit aufgenommene Menge Fichtennadeln (TG, vgl. Tab. 8) nur etwa halb so groß wie die an Legföhrennadeln. Gegenüber Heidelbeertrieben besitzen Fichtennadeln einen leicht niedrigeren Gehalt an Rohprotein, jedoch einen leicht höheren an verwertbaren Kohlenhydraten; zudem sind die Nadeln besser verdaulich (Pauli 1978)¹. Auch dies wieder ein Hinweis, daß für die relative Unbeliebtheit der Fichte wohl andere Faktoren als der Nährstoffgehalt ausschlaggebend sein dürften. Ähnlich werden Erlenkätzchen, obwohl nährstoffreichste und rohfaserrärmste Winternahrung, nicht entsprechend begehrt. Außer dem hohen Harzgehalt (S. 24) dürfte auch die schwere Zugänglichkeit (S. 22) dafür mitverantwortlich sein.

Lärchentriebe entsprechen in ihrem Nährstoff- und Rohfasergehalt weitgehend den Fichtennadeln, sind jedoch schwerer verdaulich. Sie sind nährstoffreicher als Legföhrennadeln. Gegenüber Heidelbeertrieben sind sie bei gleichem Gehalt an verdaulichem Rohprotein und gleicher Verdaulichkeit (Pauli 1978) reicher an verwertbaren Kohlenhydraten. Lärchentriebe dürfen deshalb als eine dieser Hauptnahrungspflanze qualitativ gleichwertige Ersatznahrung betrachtet werden. Daß sie im Untersuchungsgebiet trotzdem eine geringe Rolle spielen, wird auf das lokal und quantitativ sehr beschränkte bzw. peripher liegende Angebot zurückgeführt (vgl. S. 26). Alpenrosenblätter, obschon nährstoffreicher und rohfaserrärmer als Heidelbeertriebe, werden bei gemeinsamem Vorkommen schwächer genutzt als diese (mögliche Ursachen werden in Pauli 1978 diskutiert), den nährstoffärmeren Koniferen aber immer noch vorgezogen. Beim frühen Winter einbruch im Oktober 1974 wurden oft die noch an den Sträuchern hängenden Ebereschenblätter geäst. Diese sind rohproteinreich, bei niedrigem Rohfasergehalt wohl leicht verdaulich, jedoch arm an verwertbaren Kohlenhydraten. Vergleichsweise untersuchte Erlenblätter sind qualitativ nicht minderwertig, wurden jedoch nur in Spuren aufgenommen. Sie waren nur im Frühwinter vorhanden, als die noch zugänglichen Ericaceen bevorzugt wurden. Auch die sehr roh-fettreichen Erlenknospen (starker Harzgehalt) unterscheiden sich nicht wesentlich von Ebereschenknospen, sind aber als Winternahrung wenig bedeutend.

Auffällig ist, daß die Pflanzenarten, die in beiden Gebieten vorkommen, im Obersimmental durchwegs rohproteinreicher sind – was wahrscheinlich auf die unterschiedliche Gesteinsunterlage zurückzuführen ist – im Aletschwald andererseits einen höheren Gehalt an verwertbaren Kohlenhydraten aufweisen (ausgenommen die Lärche, deren Kohlenhydrat- und Rohfasergehalt praktisch übereinstimmen, Pauli 1978).

¹ Siehe Fußnote S. 28.

4. Diskussion

4.1. Vergleich der Birkhuhnnahrung in den Gebieten «Lafey» und «Laseberg»

Beim Vergleich der Nahrungszusammensetzung der von uns untersuchten Birkhuhnpopulationen müssen die Unterschiede im Angebot an Winternahrungspflanzen berücksichtigt werden (Tab. 2). In beiden Gebieten sind Ericaceen, besonders Heidelbeeren, bevorzugt und von großer Bedeutung, solange nicht überdurchschnittliche Schneemengen liegen. Erst beim Verschwinden der Ericaceen aus dem Angebot weichen Birkhühner vorwiegend auf Baumnahrung aus. Ebereschen liefern den begehrtesten Ersatz für Heidelbeertriebe, mit schwindendem Vorrat gefolgt von Legföhre und lokal Lärche. Weder Heidelbeere noch Knospen, Früchte oder Blätter von Ebereschen bilden je die alleinige Nahrung. Während einer Äsungsphase werden immer mindestens zwei der beliebtesten Pflanzenarten und dazu oft als Zusatznahrung auch Fichtennadeln aufgenommen, in geringeren Mengen Kätzchen und Knospen von Grünerlen. Mit kleiner werdendem Ebereschenangebot (Blattfall und Nutzung durch die Hühner) werden entsprechend länger Nadelbäume aufgesucht. Im Gebiet «Laseberg», wo Legföhren fehlen, werden Fichten etwas ausgiebiger bestä. Ihr Trockengewichtsanteil steigt aber nie über 19 (höchstens 23) %, während die Masse der Nahrung stets von Eberesche und/oder Heidelbeere gestellt wird. Die Fichte scheint deshalb stets die Rolle einer Zusatz- (nicht Ersatz-)nahrung zu spielen und als solche besonders begehrt zu sein, wenn Eberesche oder Heidelbeere als fast abschließliche Nahrung aufgenommen werden.

Lärchen werden im «Lafey» bei sehr geringem Angebot gefressen, am «Laseberg» konnte dagegen keine Nahrungsaufnahme auf Lärche beobachtet werden. Eine Ursache für diese unterschiedliche Nutzung könnte im Standort der Bäume innerhalb des Aufenthaltsgebietes der Birkhühner liegen. Im «Lafey» stehen nur einzelne Lärchen, jedoch in zentraler Lage zu den wichtigsten Äsungsplätzen. Birkhühner treffen sich gelegentlich auf diesen Lärchen und fressen dort, bis sich alle Truppmitglieder zum Weiterfliegen eingefunden haben. Ein Lärchenwäldchen am «Laseberg» steht dagegen in peripherer Lage, 200 m talaufwärts vom nächstgelegenen Äsungsplatz sowie 50 m höher. Möglicherweise ist der schwierige Zugang (Gräben auf beiden Seiten, Abb. 1b) der Hauptgrund für das Meiden dieser Lärchen. Nach den vorliegenden Beobachtungen scheinen Lärchen gern besucht zu werden, wenn sie in günstiger Lage zu den übrigen Nahrungspflanzen stehen.

4.2. Nährstoffgehalt und Nahrungsselektion im Vergleich zu den Verhältnissen im Aletschwald

In einer früheren Untersuchung (Pauli 1978) haben wir den Nährstoffgehalt der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns im Lärchen-Arvenwald (vgl. Tab. 10) im Hinblick auf die Nahrungsselektion diskutiert. Während dort der Gehalt der Nahrung an umsetzbarer Energie als wesentlicher Selektionsfaktor während des Winters betrachtet wurde, spielen Nährstoffgehalt und Nahrungsangebot im vorliegenden Fall eines subalpinen Fichtenwaldes bei der Nahrungsselektion nicht die ausschlaggebende Rolle. Wir haben deshalb versucht, für die Beurteilung der Nahrungsselektion Schätzungen hinsichtlich der Ernterentabilität miteinzubeziehen. Es wäre jedoch verfehlt, bei einer Vogelart, die sich wie das Birkhuhn von mehreren Pflanzenarten ernährt (im Gegensatz zu manchen im

TABELLE 10. Vergleich der wichtigsten Winternahrungspflanzen im Aletschwald (Lärchen-Arvenwald) und im Obersimmental (subalpiner Fichtenwald). – *Comparison of main winter food in a larch-Arolla pine forest (Valais) and in a subalpine spruce forest (Bernese Oberland)*. Hauptnahrung = main food, Ersatznahrung = substitute food.

	Lärchen-Arvenwald	Subalpiner Fichtenwald
Hauptnahrung		Ericaceen: <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Rhododendron ferrugineum</i>
Wichtigste Ersatznahrung	<i>Larix decidua</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
Weitere Ersatznahrungspflanzen	<i>Alnus viridis</i> <i>Juniperus nana</i> <i>Pinus cembra</i> <i>Salix helvetica</i>	<i>Pinus mugo</i> grex <i>prostrata</i> (<i>Larix decidua</i>)
Wichtige Zusatznahrung	<i>Picea abies</i> <i>Betula pendula</i>	<i>Picea abies</i> <i>Alnus viridis</i>

Winter praktisch monophagen Raufußhühnerarten), die einzelnen Nahrungsbestandteile isoliert zu betrachten. Wie die vorliegende Untersuchung bestätigt, nehmen die Birkhühner wie im Aletschwald (Zettel 1974) nach Möglichkeit verschiedene Pflanzen auf und ändern die Nahrungszusammensetzung in der Regel von Aktivitäts- zu Aktivitätsperiode. So werden sowohl die bevorzugten Heidelbeertriebe als auch Ebereschenknospen und Legföhrennadeln immer durch andere Nahrung ergänzt, und es fällt auf, daß der Fichtennadelanteil am höchsten ist, solange Heidelbeertriebe oder Ebereschenknospen die Hauptnahrung bilden (vgl. Tab. 3). Wir dürfen annehmen, daß die Hühner derart, d. h. durch geeignete Kombination verschiedener Nahrungsbestandteile, ihren Nährstoffbedarf zu decken vermögen, wobei neben den untersuchten Nährstofffraktionen weitere, wie beispielsweise die Aminosäure-Zusammensetzung des Proteins (vgl. Pauli 1978), mit eine Rolle spielen dürften. Durch diese Tatsache wird die Interpretation der Nahrungsselektion und die Beurteilung einer ausreichenden Nährstoffversorgung wesentlich erschwert. Immerhin darf als gegeben angenommen werden, daß ein vielfältiges Nahrungsangebot einem einseitigen in der Regel überlegen ist (vgl. jedoch z. B. die nährstoffreichen Birkenkätzchen, Pauli 1978, welche die fast alleinige Winternahrungsgrundlage fennoskandischer Birkhühner stellen sollen). Für die starke Bevorzugung der Ericaceen sowohl im Aletschwald als auch in den beiden vorliegenden Untersuchungsgebieten spielen möglicherweise außer dem Nährstoffgehalt und der geschätzten Energiebilanz, in welche die geringen Energieverluste bei Bodenäsung (keine Gleichgewichtsschwierigkeiten, weniger Wind) miteinzubeziehen sind, weitere Faktoren eine Rolle. Es ist zudem wahrscheinlich, daß die Hühner am Boden vor Luftfeinden sicherer sind als auf Bäumen.

Während die Heidelbeere als bevorzugte Hauptnahrungspflanze im Obersimmental und im Aletschwald (wo jedoch die Alpenrose als zweite Hauptnahrungspflanze eine bedeutendere Rolle spielt) identisch ist, zeigen sich im Angebot an Ersatz- und Zusatznahrung einige Unterschiede (vgl. Tab. 10). Als wichtigste Ersatznahrung für die bei hoher Schneedecke fehlenden Ericaceen sind die Lärchentriebe des Aletschwaldes rohproteinärmer, jedoch kohlenhy-

dratreicher als Ebereschknospen des Obersimmentals (bei möglicherweise ähnlicher Verdaulichkeit trotz unterschiedlichen Rohfasergehaltes, vgl. oben). Legföhren sind bei gleichem Rohproteingehalt (von dem ein geringerer Anteil verdaulich ist) etwas kohlenhydratärmer als Lärchentriebe des Aletschwaldes, die Nadeln der bevorzugten Bäume aber ebenso reich an Rohfett. Gesamthaft sind die beiden Ersatzarten des Obersimmentals der Lärche der Zentralalpen im Nährstoffgehalt recht ähnlich, Verteilungsmuster und Häufigkeit sind aber sehr verschieden.

Die weitere Ersatz- und Zusatznahrung ist im Aletschwald vielseitiger: Grünlerkätzchen, Wacholdernadeln, Arvennadeln und Weidenknospen, Fichtenadeln und Birkenkätzchen (nebst einigen anderen, wenig bedeutenden Arten), alle entweder rohprotein- und/oder kohlenhydratreicher als Lärchentriebe. Wenn Zwergsträucher und Sträucher in schneereichen Spätwintermonaten zugedeckt sind, kann die Lärche im Aletschwald zeitweise fast die einzige Nahrung darstellen (starke Bevorzugung gegenüber der Arve, Anteil der beiden Arten etwa im Verhältnis 1 : 1, Einzelheiten s. Zettel 1974). Eine vergleichbare Bedeutung erreicht die Eberesche im subalpinen Fichtenwald höchstens im November/Dezember; das zu spärliche Angebot ist aber rasch erschöpft. Die bestandsbildende Fichte ist immer höchstens Zusatznahrung und vermag weder die Heidelbeere noch eine der wichtigeren Ersatznahrungspflanzen zu ersetzen. Warum die Fichte in der Nordalpenzone nie eine annähernd gleiche Bedeutung erreicht wie die Lärche in den Zentralalpen, ist nicht endgültig geklärt. Sicher können weder Nährstoffgehalt noch Verdaulichkeit² oder Wassergehalt dafür verantwortlich gemacht werden. Ferner steht fest, daß die Fichte zwar nicht als unbeliebt bezeichnet werden kann, daß es aber sogar die sehr ortssteten Hähne vorziehen, ihre Aktivitätszentren bis zu 2 km zu verschieben, um nur lokal vorkommende, aus energetischer Sicht aber günstigere Ersatznahrungspflanzen aufzusuchen. Neben dem im Vergleich zu anderen Nahrungspflanzen des Gebietes unrentablen Ernteaufwand besteht eine noch zu untersuchende Möglichkeit in der Lokomotion und Äsung erschwerenden dichten Anordnung der kurzen Fichtennadeln. Ellison (1976) hat bei *Canachites canadensis* nachgewiesen, daß *Picea glauca* wegen der geringeren Nadeldichte *P. mariana* vorgezogen wird.

Während die Qualität der Haupt- und wichtiger Zusatznahrungspflanzen im Aletschwald und im Obersimmental recht ähnlich ist, zeigen sich große Unterschiede im quantitativen Angebot sowie in der räumlichen Verteilung und Vielfalt der bevorzugten Arten. Der lichte Lärchen-Arvenwald entspricht den Bedürfnissen der Hühner wegen seines großflächig gleichmäßig dichten, vielseitigen und stark gemischten Nahrungsangebotes, wegen der Strukturierung des Geländes (Steilhänge, Stufen, Felsbänder), die den Zugang zu den Hauptnahrungspflanzen während großer Teile des Winters ermöglicht, und wegen der

² Obwohl die Ergebnisse neuer Verdaulichkeitsexperimente mit Birkhühnern (N. Zbinden Mskr.) die Schlußfolgerungen dieser Arbeit nicht beeinflussen, muß doch darauf hingewiesen werden, daß die Verdaulichkeit von Fichtennadeln wesentlich schlechter zu sein scheint, als aus den ersten Versuchen geschlossen werden durfte. Zbinden fand im Differenzversuch unter günstigeren Bedingungen (gute Nahrungsaufnahme der Versuchstiere) für Fichtennadeln eine Trockensubstanz-Verdaulichkeit von 19,9 % (statt 39,8 %, Pauli 1978) gegenüber 16,7 % bei Heidelbeertrieben. Für Lärchentriebe kann eine mit den Heidelbeertrieben vergleichbare Verdaulichkeit angenommen werden.

Offenheit des Waldes besser als der obere Grenzbereich des subalpinen Fichtenwaldes. Dieser bildet geschlossenere, vom Birkhuhn gemiedene Bestände; die wichtigen Zwergstrauchgesellschaften sind auf eine schmalere Zone zwischen geschlossenem Wald und bewirtschafteten Weiden beschränkt und infolge weicherer Geländeformen von einer entsprechend homogenen Schneeschicht bedeckt, und schließlich sind die bevorzugten Nahrungspflanzen lokal und z. T. sogar mengenmäßig begrenzt. Deshalb sind Birkwildvorkommen dort, wo der subalpine Fichtenwald die obere Waldgrenze bildet, nicht nur in hohem Maße an Stellen gebunden, wo die Zwergsträucher dank besonderer Relief- bzw. Expositionsverhältnisse in einem Normalwinter möglichst lange erreichbar bleiben, sondern zusätzlich Ebereschen, Legföhren und auch bei hoher Schneelage leicht erreichbare Grünerlen eingesprengt oder beigemischt sind. Eine große Zahl von Einzelbäumen oder Trupp- bzw. Gruppenmischung bietet für die Erreichbarkeit der Nahrung bessere Voraussetzungen als größere, mehr oder weniger undurchdringliche Bestände, die sich nur an der Peripherie nutzen lassen. Die geringere Siedlungsdichte (vgl. S. 12) und die weitmaschigere Verteilung guter Birkhahn-Balzgruppen in der Nordalpenzone scheinen, wie vermutet, mit diesen Habitatunterschieden und den vergleichsweise schwierigeren Ernährungsverhältnissen im Winter zusammenzuhängen. Es wäre deshalb wünschenswert, wenn vor allem im Gebiet der weich geformten Flyschunterlagen bei der Bewirtschaftung der subalpinen Fichtenwälder und Pflege von Gebirgsaufforstungen auch auf die Erhaltung guter Birkhuhn-vorkommen geachtet werden könnte, so z. B. durch Dulden der allmählichen Auflösung des Waldes im Bereich von Wald- und Baumgrenze, durch Zurückhaltung bei der Ausscheidung von alp- und waldwirtschaftlich genutzter Fläche (keine harten Grenzlinien!), durch gruppenweise gemischte Aufforstung und Erstreben stufiger Bestände und vor allem durch Förderung der Eberesche als besonders wichtiger Winternahrung des Birkhuhns. Nachdem die Eberesche ein natürlicher Begleiter des subalpinen Fichtenwaldes ist, mag der zuletzt geäußerte Wunsch vielleicht erstaunen. Wir möchten ihre Bedeutung für das Birkhuhn aber besonders unterstreichen, da diese als Holzproduzent ungenutzt bleibende, in gegenseitiger Konkurrenz aber von verschiedenen Wildarten genutzte (und vom Sommerweidvieh verbissene) Baumart zwar für den Vorbau geschätzt, dann aber vielfach kaum mehr beachtet wird. Aus wildbiologischer Sicht empfehlen wir u. a., bei Flyschaufforstungen (s. Ettliger 1976) neben der Fichte vor allem die Eberesche (auf sandreichen Böden auch die Bergföhre) zu fördern, Vorbau mit Ebereschen und Erlen auch dort vorzunehmen, wo die waldbaulichen Erwartungen möglicherweise nicht voll erfüllt werden und bei Grünerlenaufforstungen nicht nur waldbaulich optimale Bestockung anzustreben, sondern auch durch die Hühner nutzbare «Kleinbestände» in Erwägung zu ziehen. Bei der Anlage von Skipisten und der Trassenführung von Skiliften und Seilbahnen sollte akzentuiertes Gelände mit ungleicher Schneebedeckung im Bereich der Waldgrenze gemieden werden, denn hier sind nicht nur häufig Sprengarbeiten und Pistenplanierungen notwendig, die in der Folge zu Erosionsproblemen und nachhaltiger Schädigung der Vegetationsdecke führen, sondern an denselben Stellen liegen in der Regel auch die bevorzugten Wintereinstände der Birkhühner, die aus energetischen Gründen möglichst störungsfrei gehalten werden sollten (s. Pauli 1974, 1978).

ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem Untersuchungen über die Winternahrung des Birkhuhnes in einem Lärchen-Arvenwald der Zentralalpen (Aletschwald VS) gezeigt hatten, daß der Lärche als Ersatz für eingeschnellte Ericaceen eine hervorragende Bedeutung zukommt, die Fichte hingegen nur eine geringe Rolle spielt, wollten wir mit der vorliegenden Arbeit die Winternahrung im subalpinen Fichtenwald der Nordalpenzone und insbesondere die Bedeutung der Fichte als Baumäsung klären. Die Untersuchung wurde in zwei Gebieten des Obersimmentales (Region Lenk) im Bereich der Waldgrenze auf 1650–2200 m durchgeführt.

Unter den Winternahrungspflanzen zeigt sich eine klare Präferenz für die Heidelbeere, deren Nährstoffgehalt und Erreichbarkeit den Bedürfnissen des Huhnes besonders entspricht. Ist diese Hauptnahrung nicht mehr erreichbar, bilden die dann bevorzugten Ebereschenknospen einen qualitativ ebenbürtigen Ersatz, gefolgt von Legföhrennadeln, die rohproteinärmer sind. Fichtennadeln werden in kleinen Mengen (s. S. 22) als Zusatznahrung regelmäßig gefressen; ihr Anteil ist am höchsten, wenn Heidelbeertriebe und/oder Ebereschenknospen allein die Hauptnahrung bilden. Als Ersatznahrung kommen Fichtennadeln kaum in Frage, obwohl sie nährstoffreicher als die beliebteren Legföhrennadeln und ähnlich nährstoffreich, jedoch etwas besser verdaulich als Heidelbeer- und Lärchentriebe sind. Lärchentriebe stellen eine den Heidelbeertrieben qualitativ gleichwertige, in der Nordalpenzone aber nur sehr lokal nutzbare Ersatznahrung dar. Die nährstoffreichsten und rohfasernärmsten Grünerlenkätzchen sind ein unregelmäßiger und unbedeutender Nahrungsbestandteil. Die Kombination der verschiedenen Ersatz- und Zusatznahrungspflanzen darf qualitativ als der Hauptnahrung gleichwertig betrachtet werden.

Mit Ausnahme der Bevorzugung der Eberesche gegenüber der Legföhre läßt sich die Wahl der Nahrungspflanzen nicht allein mit dem unterschiedlichen Nährstoffgehalt erklären. Wichtiger scheinen die beträchtlichen Unterschiede in der Ernterentabilität zu sein; so wird bei ähnlichem oder sogar geringerem Aufwand bei Legföhre und Heidelbeere pro Zeiteinheit doppelt soviel Nahrung aufgenommen wie bei der Fichte. Daß Lärchentriebe und Erlenkätzchen nicht dem Nährstoffgehalt entsprechend genutzt werden, hängt mit deren Erreichbarkeit zusammen.

Die Qualität der Haupt- sowie wichtiger Zusatznahrung ist im Aletschwald und im Obersimmental ähnlich, doch bietet der Lärchen-Arvenwald im Winter günstigere Ernährungsbedingungen (über geographische Unterschiede in Kohlehydrat- und Rohprotein-gehalt der Hauptnahrungspflanzen s. S. 25). Die lange und gleichmäßige Schneebedeckung der Zwergstrauchheiden auf der weich geformten Flyschunterlage und das offenbar nur stellenweise ausreichende Angebot an energetisch interessanter Ersatznahrung (Eberesche, Legföhre, Lärche) kann zumindest bei frühem Wintereinbruch Verschiebungen des Aktivitätsschwerpunktes der die unmittelbare Umgebung des Balzplatzes in der Regel nicht verlassenden Birkhähne über Distanzen bis zu 2 km notwendig machen und dürfte auch für die im Vergleich zum Aletschwald offenbar durchwegs geringere Siedlungsdichte in der Nordalpenzone (s. S. 12) verantwortlich sein. Es wäre deshalb erfreulich, wenn besonders im Flyschgebiet bei der Waldbewirtschaftung und touristischen Erschließung der oberen Subalpinstufe auch den Ansprüchen der Birkhühner Beachtung geschenkt werden könnte.

SUMMARY

Feeding ecology in winter of the Black Grouse Tetrao tetrix in the Bernese Alps, Switzerland

Previous investigations of the winter food of the Black Grouse in a larch - Arolla pine forest in the Central Alps (Aletschwald, Canton Valais) showed that larch *Larix decidua* is a most important substitute for Ericaceae (bilberry *Vaccinium myrtillus*, and rhododendron *Rhododendron ferrugineum*) covered by snow; Norway spruce *Picea abies* is only of little importance. The aim of the present paper is firstly to examine the composition of the winter food in the subalpine spruce forest (Piceetum subalpinum), where the larch is virtually lacking, and where, therefore, the significance of spruce as a component in the diet should be better understood; secondly, to throw some light on the reasons for the patchy distribution and relatively low density of the species in these forest communities.

The investigations were carried out in the upper parts of one of the main valleys of the Bernese Oberland at altitudes between 1650 and 2200 m, timberline being at approximately 1800 m above sea-level. Due to cattle grazing and hay-cropping the spruce stands are very open; rowan *Sorbus aucuparia* and green alder *Alnus viridis* are interspersed, and a few larch are present within or on the edge of the home range of the Black Grouse. In the «Lafey» area, mountain pine *Pinus mugo* grex *prostrata* had been planted locally on ridges and mobile soils. Some of the slopes are covered with dwarf shrubs, including bilberry and rhododendron, with patches of bilberry under the spruce trees.

From direct observations we calculated the percentage of time spent by all the birds feeding on the different plant species. Size and species of the consumed plants were determined by examination of feeding signs and droppings. Additional investigations were carried out in order to estimate the foraging efficiency of the Black Grouse and to analyse the nutrient content of the food plants.

During the winter bilberry stems is the preferred food of the Black Grouse because of their high nutritive value and availability. When bilberry is not accessible, rowan buds are the preferred staple food and provide a qualitatively adequate substitute. Pine needles are the third choice, being poorer in crude protein. Spruce needles are regularly consumed in small quantities but are only a complementary diet and hardly of any significance as a substitute; their nutritive value is as high as in the favoured pine needles and equal to bilberry stems and larch shoots. The digestibility, on the other hand, is somewhat better. In late autumn and winter the amount of spruce needles eaten is highest when bilberry stems and/or rowan buds are forming the bulk of the diet. Larch shoots as a substitute food equal bilberry stems in quality. Alder catkins possess the highest nutrient and the lowest crude fibre content, but are unimportant in the study area as found only in negligible quantities in the food. The combination of the different plants consumed as substitute or complementary food seems to be of the same quality as the main diet.

The preference given to rowan over mountain pine may be explained on the basis of the superior nutrient content of the former. Large differences in foraging efficiency are most decisive: with similar expense of energy, twice the amount of food can be consumed by grouse feeding on bilberry or mountain pine than on spruce. Larch shoots are rarely available or not easily accessible, and alder catkins are only reached with difficulty; from this follows that both of these food sources are not exploited according to their nutrient content.

In the Central Alps as well as in the Northern Alps the quality of the main and supplementary diet is similar, but in winter the feeding conditions in the rugged larch-Arolla pine forest are more advantageous. The population density of grouse is lower in the Northern Alps than in the Aletschwald area. While it is usual for Black Cocks to remain within the immediate surroundings of the arena, in the Northern Alps transfers of activity centres can be forced up to 2 km. Such enforced displacement of activities is attributed to the long lasting and even snow cover on the smooth contours of the easily weathering Flysch bedrocks, making bilberry inaccessible, and to the localised availability of the widely dispersed rowan, pine and larch trees.

In conclusion, a few suggestions are made regarding forest management near the timberline and the placement of skillifts, cable-ways and ski runs. Timber management and promoters of recreational facilities in the mountains should be encouraged to incorporate consideration of the Black Grouse and its needs whenever possible.

LITERATUR

- ANDREW, A. W. (1973): Über die Energiebalance und Besonderheiten der Verdauung bei einigen Tetraoniden im Winter. Biol. Probl. Sewera (Magadan) 2: 146–155 (russ. mit engl. Zusammenfass.).
- BROWN, W. O. (1964): High energy diets for poultry. U.S. Feed Grains Council, London, 48 S.
- ELLENBERGER, W. (1976): Hydrologische Untersuchungen im Einzugsgebiet der Simme oberhalb Zweisimmen (Lenk und Umgebung). Selbstverlag des Verfassers, Diss. Bern.
- ELLISON, L. N. (1976): Winter food selection by Alaskan spruce grouse. J. Wildl. Mgmt 40: 205–213.

- 32 H. Keller, H.-R. Pauli & U. N. Glutz, Winternahrung des Birkhuhns Orn. Beob.
- ETTLINGER, P. (1976): Untersuchungen über den Erfolg früherer FLYSCHAUFFORSTUNGEN. Z. schweiz. Forstver., Beih. Nr. 58, 118 S.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5, Frankfurt/M.
- GURCHINOFF, S. & W. L. ROBINSON (1972): Chemical characteristics of jackpine needles selected by feeding spruce grouse. J. Wildl. Mgmt 36: 80-87.
- HILL, D. C., E. V. EVANS & H. G. LUMSDEN (1968): Metabolizable energy of aspen flower buds for captive ruffed grouse. J. Wildl. Mgmt 32: 854-858.
- HOFFMANN, R. S. (1961): The quality of the winter food of blue grouse. J. Wildl. Mgmt 25: 209-210.
- LINDROTH, H. & L. LINDGREN (1950): On the significance for forestry of the capercaillie feeding on pine-needles etc. Suomen Riista 5: 60-81.
- MOSS, R. (1967): Probable limiting nutrients in the main food of red grouse. In: PETRUSEWICZ, K. (ed.): Secondary productivity of terrestrial ecosystems, Bd. 1: 369-379. Warschau. - (1972): Food selection by red grouse in relation to chemical composition. J. Anim. Ecol. 41: 411-428.
- MOSS, R. & J. A. PARKINSON (1975): The digestion of bulbils (*Polygonum viviparum* L.) and berries (*Vaccinium myrtillus* L. and *Empetrum* sp.) by captive ptarmigan. Brit. J. Nutr. 33: 197-206.
- MOSS, R., A. GARDARSSON, G. OLAFSSON & D. BROWN (1974): The in vitro digestibility of ptarmigan foods in relation to their chemical composition. Ornis scand. 5: 5-11.
- 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. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* L. in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 247-278.
- (1978): Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 75: 57-84.
- PULLIAINEN, E. (1970): Composition and selection of winter food by the capercaillie in northeastern Finnish Lapland. Suomen Riista 22: 67-73.
- PULLIAINEN, E., L. PALOHEIMO & L. SYRJÄLÄ (1968): Digestibility of blueberry stems (*Vaccinium myrtillus*) and cowberries (*Vaccinium vitis-idaea*) in the willow grouse. Ann. Acad. Sci. Fenn. (A IV), 126: 1-15.
- SCHOENER, Th. W. (1971): Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Syst. Ecol. 2: 369-404.
- SEISKARI, P. (1962): On the winter ecology of the capercaillie and the black grouse in Finland. Pap. Game Res. 22: 1-119.
- STEINER, K. (1970): Aufforstungs- und Verbauungsprojekt «Innerer Seitenbach», Tech. Bericht zur 4. Ausf. etappe. Kreisforstamt IV, Zweisimmen.
- SUOMALAINEN, H. & E. ARHIMO (1945): On the microbial decomposition of cellulose by wild gallinaceous birds (family Tetraonidae). Orn. fenn. 22: 21-23.
- WOLF, L. L., F. R. HAINSWORTH & GILL (1975): Foraging efficiencies and time budgets in nectar-feeding birds. Ecology 56: 117-128.
- ZETTEL, J. (1972): Nahrungsökologische Untersuchungen an Birkhühnern in den Schweizer Alpen. Vorläufige Mitteilung. Rev. suisse Zool. 79: 1170-1176. - (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 186-246.

H. Keller, Bach 26, 3634 Thierachern

H.-R. Pauli, Chros, 2513 Twann

U. Glutz von Blotzheim, «Eichbölzli», 6204 Sempach