

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

Winterökologie des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus* Montin) im Aletschgebiet, Schweizer Alpen

Andreas Bossert

Im subarktischen, arktischen und alpinen Lebensraum der Schneehühner herrschen im Winter besonders harte Witterungs- und Ernährungsbedingungen. Die weitgehende Anpassungsfähigkeit ostgrönländischer Schneehühner an den Polarwinter stellt Gelting (1937) eindrücklich dar. Verschiedene Arbeiten zur Winterökologie außeralpiner Populationen von *Lagopus mutus* zeigen Teilaspekte der Ernährungstaktik im Hochwinter auf. Einer Nahrungsverknappung kann durch das Aufsuchen von ausgedehnten Birken- und Weidenbeständen begegnet werden (Semenow-Tjan-Schanskij 1959, Pulliainen 1970, Andreew 1975). Die Äsung erfolgt selektiv, und der Nährstoffgehalt der Pflanzen spielt eine wichtige Rolle (Moss 1968, Gardarsson & Moss 1970, Pulliainen 1970, Moss & Miller 1972). Wesentlich ist die Verdaulichkeit der Nahrung. Die Anpassung des Verdauungssystems an die rohfaserreiche Winternahrung erlaubt eine Erhöhung der Verdauungsleistung (Moss 1973, 1974, Moss & Parkinson 1972 u. a.). Die Bedeutung und Wirksamkeit der Blinddarmverdauung und die Durchflußgeschwindigkeit der Nahrung stehen im Vordergrund mehrerer Studien (Mc Bee & West 1969, Gasaway & Holleman 1975, Gasaway 1976a und b). In einigen Untersuchungen wird der Nahrungs- und Energiebedarf berechnet (bei gekäfigten Moorschneehühnern durch West 1968), und eine Reihe von Arbeiten befaßt sich mit der Frage, wieweit sich Witterungseinflüsse, Nahrungsqualität, Predation und an-

dere Faktoren auf die Bestandsentwicklung auswirken (z. B. *Lagopus lagopus scoticus*: Jenkins & Watson 1970, Moss et al. 1975; *Lagopus mutus*: Weeden & Theberge 1972). Im Alpenraum, wo entsprechende Untersuchungen weitgehend fehlen, kann die für nordische Schneehühner wichtige, qualitativ hochwertige Winternahrung oft nur beschränkt aufgenommen werden. Großflächige Birkenbestände sind selten, und zumindest im ericaceenreichen Aletschgebiet stehen auch Weiden im Hochwinter kaum zur Verfügung. Die vorliegende Arbeit ist im Rahmen weiterer nahrungs- und populationsökologischer Studien am Birkhuhn (Zettel 1974, Pauli 1974 und 1978, Keller, Pauli & Glutz 1979, Marti 1979) entstanden. Sie untersucht Nahrung und Ernährungstaktik der Schneehühner in Abhängigkeit von Schnee- und Witterungsverhältnissen sowie der Schneeschmelze. Die Anpassungsmöglichkeiten an außergewöhnlich strenge Winterbedingungen bilden dabei den Schwerpunkt. Der Vergleich von Nahrungsbedarf und Angebot sowie Nährstoffanalysen der wichtigsten Nahrungspflanzen geben Anhaltspunkte zur Beurteilung eventueller Beschränkungen in der Nahrungsversorgung. Monatliche Zählungen von 1973 bis 1977 und seither die Erfassung der Herbst-, Mittwinter- und Frühjahrsbestände lassen Aussagen über die Bestandsentwicklung in den letzten sieben Jahren zu.

1. Das Untersuchungsgebiet

1.1. Lage, Geologie

Das Aletschgebiet gehört in den Bereich der zentralen Alpen (Koordinaten Riederfurka: 46°23'N/8°01'E) und befindet sich mitten im Verbreitungsgebiet des Schneehuhns in den Schweizer Alpen (vgl. Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Das knapp 4 km² messende engere Untersuchungsgebiet liegt in der Übergangszone zur alpinen Stufe zwischen 1980 und 2325 m NN. Es umfaßt den Bergrücken, der sich vom Fuß des Bettmerhornes in südwestlicher Richtung längs des Großen Aletschgletschers über Moosfluh und Hohfluh gegen das Riederhorn zieht (Abb. 1). Südseitig wird es durch die Steilabfälle oberhalb Riederalp und

Bettmeralp begrenzt, und im Norden schließen es Aletschwald und Gletscher ab. Der kristalline Untergrund (Augengneiß) steht an den durch glaziale Einwirkungen stark geprägten Nordhängen vielerorts einige Meter hoch an und verleiht ihnen, besonders im Raume Moosfluh, ein treppenartiges Aussehen. Der Moränenzug aus dem Daun-Stadium (ungefähr 7000 Jahre v. Chr.) läuft etwa 100 m unterhalb des Grates durch und trägt ausgereifte Böden. Die tiefer gelegenen Moränen auf ungefähr 2000 m NN wurden seit 1850 vom Gletscher freigegeben. Sie bilden junge silikatreiche Rohböden, die stellenweise einen geringen Anteil Kalkgestein enthalten. Nackte oder spärlich bewachsene Rundhöcker, feuchte Mulden und Tälchen, grobblockige Geröllhalden und große Felsblök-

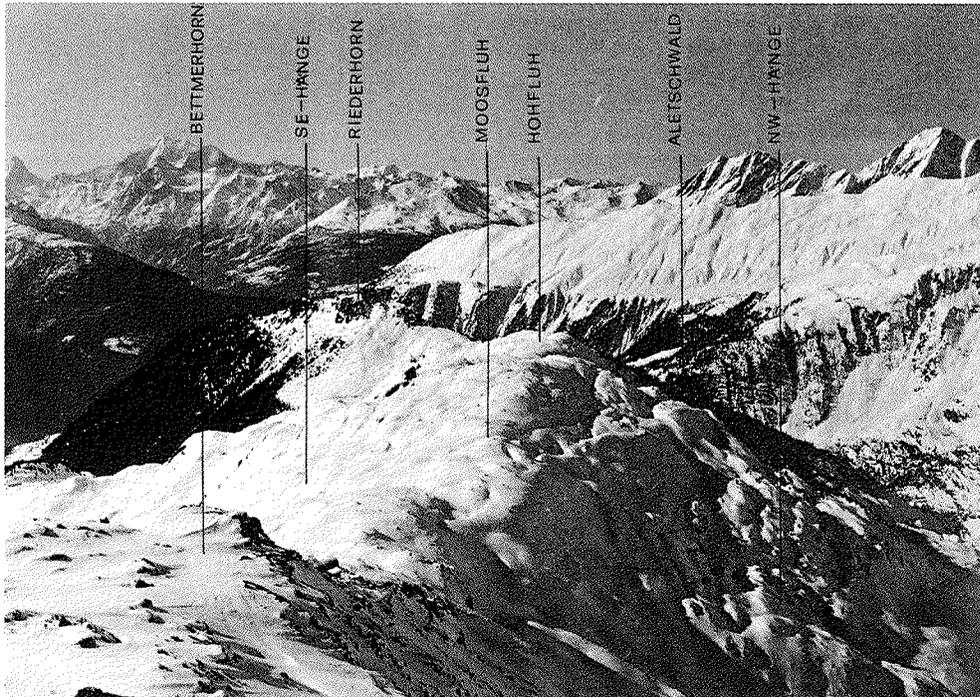


Abb. 1. Untersuchungsgebiet. Blick vom Bettmerhorn in WSW-Richtung gegen den Bergrücken Moosfluh-Hohfluh. Im Hintergrund sind Matterhorn und Weißhorn zu erkennen. – *Study area. View from Bettmerhorn in WSW-direction toward the mountain-ridge Moosfluh-Hohfluh. Matterhorn and Weisshorn are visible in the background.*

ke gliedern die Nordhänge weiter auf. Die leichter geneigten Südhänge sind nur von wenigen Felsbändern durchzogen. Sie fallen schließlich 50–100 m zum Teil fast senkrecht gegen die Terrasse von Rieder- und Bettmeralp ab. Das Untersuchungsgebiet steht unter Jagdbann und ein Teil liegt innerhalb des Aletschreservates. Seit 1961 ist die Riederalp durchgehend als Sommer- und Winterstation besiedelt. Durch die Anlage von Skiliften hat der Wintertourismus ab 1970 stark zugenommen, 1973 überwiegend erstmals die Wintergäste. Nach dem Bau der Bettmerhornbahn (1976) werden auf dem Grat und an den Nordhängen der Moosfluh zwanzig und mehr Skifahrer pro Stunde angetroffen. Dies entspricht etwa den Tageswerten vor Inbetriebnahme der Bahn. Zwei 1977 erbaute Sesselbahnen erschließen die Südhänge Hohfluh und Moosfluh. Sie bringen täglich Hunderte von Skifahrern bis unmittelbar auf den Grat.

1.2. Klima

Dank der inneralpinen Lage trägt das Klima des Aletschgebietes kontinentalen Charakter. An den südgerichteten Hängen hat die intensive Einstrahlung auch im Winter eine starke Erwärmung zur Folge, verbunden mit rascher Schneeschmelze an steilen Stellen. Die Temperaturunterschiede zu

den Nordhängen werden durch die Kälte- wirkung des Gletschers noch verstärkt. Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt 1216 mm und ist im Vergleich zu entsprechenden Höhenlagen der Nordalpenzone mit 1800–2000 mm gering. Die Hauptwindrichtungen sind NE und SW. In der Regel nimmt die Windintensität am Abend zu und flaut erst im Laufe des nächsten Morgens wieder ab. Die Tabellen 1 und 2 geben die mittleren Monatstemperaturen, die Sommerniederschläge in den Untersuchungsjahren sowie Schneehöhe und Zeitpunkt des Einschneiens und der Schneeschmelze an. 1975 und 1977 liegen die Spätwinter- und Frühjahrs- temperaturmittel tiefer, 1974 hingegen bedeutend höher als die von Mercanton von 1936–1941 angegebenen Durchschnitte. Die Schneeschmelze kann sich von Jahr zu Jahr um etwa einen Monat verschieben. An den Südhängen erfolgt sie normalerweise 3–4 Wochen früher als an den Nordhängen.

1974 folgt auf die ziemlich rasche Schneeschmelze ein nasser Sommer und frühes Einschneien. 1975 ist der Sommer nach überdurchschnittlich später Schneeschmelze trocken; der Schneefall setzt im Herbst spät ein. 1977 verläuft die Schneeschmelze extrem langsam; auf den vorerst kühlen und niederschlagsreichen Sommer folgen ein trockener Spätsommer und Herbst; eine durchgehende Schneedecke liegt erst Anfang November.

Tab. 1. Mittlere Monatstemperaturen in °C, Riederfurka 2065 m (1936–1941 nach Mercanton 1941) und Niederschläge in mm der Sommermonate während der Untersuchungsjahre an der Moosfluh. (Die Niederschlagsdaten wurden freundlicherweise von der ETH Zürich, Abteilung für Hydrologie und Glaziologie, zur Verfügung gestellt.) * = keine durchgehenden Messungen. – *Monthly mean temperatures (°C) at Riederfurka 2065 m and summer precipitation (mm) during the years of the investigation; * = no continuous measurements.*

Jahr(e)	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Mittel	
													Jahr	Jan–Jun
1936–1941	–6,5	–5,2	–3,5	–1,2	2,0	8,6	10,1	9,9	6,5	1,8	–1,8	–7,0	1,1	–1,0
1975	–3,8	–4,7	–6,1	–2,5	2,0	5,2	9,3	9,4	6,7	1,2	–3,5	–3,6	0,8	–1,6
1977	–7,0	–6,3	–3,3	–3,4	0,4	4,3	7,4	6,5						–2,5
1974	–2,1	–6,0*	–1,8	0,2	3,9	6,7	10,1	11,2						0,2
1974							44,4	83,2	103,4					231,0
1975	Niederschläge						34,8	81,2	84,9	Total Jul–Sep			200,9	
1977							64,5	101,5	15,8				181,8	

Tab. 2. Einschneien und Schneeschmelze im Beobachtungsgebiet, maximale Schneebedeckung des Winters und größte Schneehöhe des Monats in den drei Untersuchungsjahren. Gemessen am Moosfluh-Nordhang (2200 m). 1936–1941 nach Mercanton im Aletschwald (2040 m). – *Dates of snow-cover and melting of the snow in the study area, maximum depth of snow in winter, and monthly maximum depth of snow during the three years of the investigation. Measured at Moosfluh 2200 m (slope exposed to the north).*

Jahr	Einschneien	Schneeschmelze	maximale Schneehöhe				
36/37	Ende September	Ende Mai	2,1 m				
37/38	Ende Oktober	Ende Mai	1,3 m				
38/39	Ende Oktober	Anfang Juni	1,3 m				
39/40	Ende Oktober	Mitte Juni	1,3 m				
40/41	Ende Oktober	Mitte Juni	1,5 m				
72/73		Ende Mai	1,5 m				
73/74	Ende Oktober	Mitte Juni	1,7 m				
74/75	Ende September	Anfang Juli	3,2 m				
75/76	Mitte Oktober	Anfang Juni	1,3 m				
76/77	Ende Oktober	Mitte Juli	2,0 m				
77/78	Mitte November						
Größte Schneehöhe	Jan.	Feb.	März	April	Mai	Juni	Juli
1974	0,6	1,7	1,2	1,0	0,8	0,2	
1975	1,7	1,5	2,4	3,2	1,6	1,2	0,3
1977	1,2	1,8	1,8	1,8	1,6	1,0	0,2

1.3. Vegetation

Die natürliche Waldgrenze liegt im Untersuchungsgebiet auf 2150–2200 m (Lüdi 1950) und wird durch den Lärchen-Arvenwald (*Rhododendro-cembretum*) gebildet. Durch intensive Holznutzung und Beweidung wurde die ursprüngliche Waldfläche stark vermindert und die Waldgrenze um 100–200 m, südseitig zum Teil noch tiefer abgesenkt. Der beschwerliche Transport des Holzes, welcher bewirkte, daß nur jüngere Bäume geschlagen wurden, führte zusammen mit dem Verbiß durch das Weidevieh zu einer starken Überalterung des Waldes. Mit der Reservatsgründung 1933 erfolgte der Verzicht auf jegliche wirtschaftliche Nutzung. Im Bereich der Waldgrenze ist die Verjüngung ohne Deckung benachbarter Bäume gering. Heute beeinträchtigt starker Gamsverbiß hauptsächlich im Gebiet der Jungmoräne das Aufkommen von Jungwuchs.

Die nachfolgende Darstellung der Nordhangvegetation folgt im wesentlichen den Arbeiten von Lüdi (1950) und Richard (1968). Gegen die Gratlinie Hohfluh-Moosfluh lockert sich der Wald in Baum-

gruppen, Einzelbäume und Kümmerexemplare auf. Alpenrosenheide (*Rhododendro-Vaccinietum*) bedeckt die baumfreien Teile bis zur ursprünglichen Waldgrenze. *Rhododendron ferrugineum*¹ und *Vaccinium myrtillus* erreichen die größte Artmächtigkeit, treten aber an Standorten ohne genügend Schneeschutz zurück. Die weniger frostempfindlichen Zwergsträucher *Vaccinium vitis-idaea* und *Vaccinium uliginosum* besiedeln zusammen mit *Juniperus nana* exponiertere Stellen. Auf zwergstrauchfreien Teilen kann *Calamagrostis villosa* bestandsbildend werden, oder es finden sich Bruchstücke des ehemaligen Weiderasens mit viel *Nardus stricta*. Mulden und Senken mit langer Schneebedeckung sind von *Salix helvetica* bewachsen. Die Krähenbeer-Rauschbeerheide (*Empetro-Vaccinietum*) besiedelt schattige Hänge und Felsbändchen. Richard (1968) rechnet ihr auch die kältehartesten Bestände von *Loiseleuria procumbens* zu, die zugleich viel *Vaccinium uliginosum* enthalten. Schneetälchen sind an den treppenartigen Nordhängen besonders zahlreich. Die Krautweidenrasen kommen oft

¹ Deutsche Pflanzennamen im Anhang.

erst im Juli unter dem Schnee zum Vorschein. Unterhalb der Moräne von 1850 steht die Vegetation in voller Entwicklung. Pioniere wie *Oxyria digyna* besiedeln vom Gletscher freigegebene Flächen. Auf etwas älteren Böden gesellen sich Kleearten, *Salix* und vorerst kümmerliche Ericaceen dazu. Die Jungmoräne ist mit einem lockeren Lärchen-Birkenwald, dem einige Fichten beigemischt sind, bestockt.

An den Südhängen bedeckt Borstgrasweide (Nardetum), im Frühjahr übersät mit *Crocus albiflorus*, *Ranunculus pyrenaicus* und *Viola calcarata*, mehr als die Hälfte. Die steilen, stark besonnten Lagen sind von Buntschwingelrasen (*Festucetum variae*), vergesellschaftet mit *Carex sempervirens*, bewachsen. Zwischen den lückigen Beständen gedeihen *Hieracium pilosella*, *Antennaria dioeca*, *Veronica fruticans* und *V. bellidifolia*. Rundbuckel und Felsen, die häufig schneefrei sind, tragen die frostharte Wacholder-Bärentraubenheide (*Junipero-Arctostaphyletum*) mit *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris*, einigen Felspflanzen wie *Saxifraga aizoon*, *Sempervivum montanum*, vereinzelt *Thymus serpyllum* und im Schutze der Felsen auch *Rhododendron ferrugineum* und *Vaccinium myrtillus*. Unterhalb etwa 2100 m tritt *Juniperus* zurück. *Arctostaphylos* und *Calluna* bilden zusammenhängende Bestände, die von einigen Fichten und *Vaccinium vitis-idaea* durchsetzt sind (*Junipero-Arctostaphyletum callunetosum*, Schweingruber 1972). An Felsen ist hier *Thymus* reichlich vorhanden. Auf dem Grat wechselt Nord- und Südhangvegetation je nach Standort kleinflächig.

2. Material und Methode

2.1. Kotanalysen

Das untersuchte Kotmaterial stammt aus drei Wintern. Im Hochwinter wurden je Monat alljährlich mindestens 10 Analysen durchgeführt. Einzig von Januar bis März 1977 standen bei unverändert strengen

Winterbedingungen nur 8 Proben zur Verfügung, da sich die Tiere an kaum zugänglichen Orten aufhielten. Im April und Mai waren am meisten Untersuchungen nötig, um die sich mit zunehmender Schneeschmelze rasch ändernde Nahrungszusammensetzung erfassen zu können. In der Regel war die Trennung der Proben nach Geschlechtern möglich. Die ausgeprägte Reviertreue und die enge Bindung verpaarter Tiere erlaubten, gut vergleichbares Kotmaterial zur Ermittlung eventueller vorbrutzeitlicher Nahrungsunterschiede zu sammeln. Die Kotanalysen wurden nach der Methode von Zettel (1974) durchgeführt. Im Magen der Schneehühner wird die Nahrung feiner zermalmt als bei Hasel- und Birkhuhn, so daß die Epidermistteile auf den Präparaten auch ohne Zerhacken des Kotmaterials (vgl. Zbinden 1979) in der Größe ziemlich homogen sind und selten 1 mm² messen. Die Größe der Teilchen konnte deshalb standardisiert werden: eindeutig bestimmbare Epidermisfragmente bis zu einer Fläche von ¼ des Mikroskop-Gesichtsfeldes bei 100facher Vergrößerung = 1 Partikel; bis zur doppelten Größe 2 usw. Bei einigen Arten berücksichtigte ich nur bestimmte Epidermistteile; beispielsweise bei Knospen von Vaccinien die Außenhüllen, da bei den inneren Teilen keine sichere Artunterscheidung möglich war. Je Kotprobe zählte ich 700–800 Teilchen. Aus der den Kotanalysen entsprechenden Verarbeitung und Auszählung bekannter Gewichtsgrößen der Nahrungspflanzen ermittelte ich die Anzahl Epidermisfragmente je Gewichtseinheit. Dadurch konnten die Zählergebnisse der untersuchten Proben nach Gewicht quantifiziert werden. Alle in der Arbeit angegebenen Prozentwerte der Nahrung beziehen sich, wenn nicht anders vermerkt, auf das Trockengewicht (bei 70°C), welches für die qualitative Beurteilung am aussagekräftigsten ist. Die Auswertung nach Frischgewichtsprozenten hätte stark wasserhaltigen Nahrungsteilen wie z.B. Beeren mehr Bedeutung gegeben. Der Wassergehalt von Knospen, Trieben und Blättern beträgt im Winter etwa 50%.

Beeren von *Arctostaphylos* enthalten ungefähr 60%; solche von *Vaccinium uliginosum* und *Empetrum* dagegen 85–90% Wasser.

2.2. Verbißerfassung

Die Schneehühner beäßen im Aletschgebiet die vom Boden her erreichbare Vegetation. Deshalb kann der Verbiss beidseits der frischen Hühnerspuren quantitativ aufgenommen werden. Die Verbißerfassung ist bedeutend weniger aufwendig als die Kotanalyse und hat den Vorteil, daß sich der Beobachter bereits im Feld ein gutes Bild der Nahrungszusammensetzung machen kann. Am besten eignet sich diese Methode im Hochwinter, wenn nur kleine schneefreie Flächen bestehen und hauptsächlich an Zwergsträuchern gefressen wird. Der Vergleich von Verbiß und Artmächtigkeit der Pflanzen an den Äsungsstellen läßt Schlüsse über die Beliebtheit der einzelnen Nahrungspflanzen zu. Zur Überprüfung der Resultate aus den Kotuntersuchungen zählte ich 1974 und 1975 von Januar bis Mai 20000 Abbisse an total 43 Pflanzenarten (siehe Anhang). Mit Hilfe des Kropfmateri als und aus Beobachtungen konnten Abbißgröße und Gewicht ermittelt werden. Damit hatte ich die Möglichkeit, die Ver-

bißergebnisse wie die Kotanalysenwerte in Prozenten des Trockengewichtes darzustellen. Tab.3 zeigt, daß die Ermittlungsverfahren vergleichbare Resultate liefern. Beeren werden allerdings mit der Verbißmethode nicht erfaßt und Kräuter sind unterbewertet. Der höhere Verbißanteil an *Loiseleuria* und *Vaccinium uliginosum* im dargestellten Beispiel (Nordhangnahrung Januar–Mai 1975) ist daraus zu erklären, daß hauptsächlich in den oberen Hangteilen gezählt wurde. Die Hühner ästen aber vielfach an kaum zugänglichen gletschernahen Stellen, wo vermehrt *Vaccinium myrtillus* und auch *Arctostaphylos* erreichbar waren. Da die Hähne ab März normalerweise in den höher gelegenen Territorien nächtigen, stand die Losung in Schlafhöhlen trotzdem zur Verfügung.

2.3. Kropfuntersuchungen

Die Angaben über Füllungsgrad und Inhalt von Kröpfen und Mägen zu verschiedenen Tageszeiten sowie die Gewichte der Blinddarminhalte stammen von 38 Schneehühnern, welche von 1973–1978 im Herbst bei Andermatt zwischen 2100 und 2800 m etwa 50 km vom Untersuchungsgebiet entfernt erlegt wurden. Um festzustellen, welche Mengen bestimmter Nahrungspflanzen

Tab. 3. Vergleich von Kotanalyse und Verbißerfassung. Nahrungszusammensetzung von Januar–Mai 1975 an den Nordhängen. Ermittelt aus 41 Kotproben und 6700 Verbiß-Spuren. Angaben in Trockengewichtsprozent. Unterschiede sind im Text erklärt. + = in Spuren vorhanden, B = Blätter, T = Triebe, K = Knospen, Kä = Kätzchen. – *Comparison of faecal analysis and count of feeding signs (where fragments have been eaten from the plants by the birds). Composition of the diet between January and May 1975 on the slopes exposed to the north. 41 faecal samples and 6700 feeding signs (Verbiß) were analysed. Number in % dry weight. + = traces present, B = leaves, T = stems, K = buds, Kä = catkins.*

Nahrungspflanze		Kotanalyse	Verbiß
<i>Vaccinium myrtillus</i> Heidelbeere	T	22	18
<i>Loiseleuria procumbens</i> Alpenazalee	B	20	23
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> Preiselbeere	B	12	11
<i>Salix helvetica</i> Schweizer Weide	K Kä	17	18
<i>Vaccinium uliginosum</i> Echte Moorbeere	T	6	14
<i>Rhododendron ferrugineum</i> Rostrote Alpenrose	B K	6	8
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Zwitterige Krähenbeere	B	4	5
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> Immergrüne Bärentraube	B	2	+
Kräuter	B T	4	2
Beeren		6	

ein Kropf maximal zu fassen vermag, füllte ich das Negativ des Gipsabgusses eines prallgefüllten Kropfes mit abbißgroßen Teilchen der Pflanzen. Die Füllung wurde stets mit gleichem Druck (200 g) belastet. Auf diese Weise ergab sich die Möglichkeit, den aus Abbißzahl und Pickfrequenz errechneten Zeitaufwand zur Kropffüllung verschiedener Nahrungspflanzen zu vergleichen. Diese Methode trägt dem Umstand Rechnung, daß beispielsweise Beeren von *Arctostaphylos* und *Empetrum*, die im Kropf ganz bleiben, oder sparrige Triebe von Vaccinien weniger dicht «gepackt» werden können als die feinen *Thymus*-Blättchen.

2.4. Nährstoffanalysen

Die Proben für die chemischen Analysen sammelte ich im Untersuchungsgebiet zum größten Teil an Äsungsplätzen der Schneehühner. Um individuelle Unterschiede im Nährstoffgehalt möglichst auszugleichen, pflückte ich die dem Schneehuhnverbiß entsprechenden Pflanzenteile an verschiedenen Pflanzen. Getrocknet wurde das Material im Wärmeschrank bei 70°C. Die chemischen Analysen führte die Eidgenössische Forschungsanstalt für viehwirtschaftliche Produktion Grangeneuve, Posieux, durch. Die Rohnährstoffbestimmung verlief nach der Weende-Methode. Die Trocknung bei 105°C ergab die Trockensubstanz und das Verglühen bei 550°C den Aschegehalt. In der Aschenlösung stellte man den Phosphorgehalt kolorimetrisch (Molybdat-Vanadat) fest. Der Stickstoffanteil wurde nach der Kjeldahl-Methode ermittelt und mit dem Faktor 6,25 multipliziert als Rohproteingehalt angegeben. Unter verdaulichem Rohprotein ist der Proteinanteil zu verstehen, den eine Salzsäure-Pepsin-Lösung in 16 Stunden bei 45–50°C zu lösen vermag. Die Bestimmung des Rohfettes erfolgte durch Wägung nach Destillation des Petroläther-Extraktes. Gesamtzucker wurde mit 80%igem Alkohol extrahiert, nach Zugabe von Phenol und Schwefelsäure ko-

lorimetrisch gemessen und als Invertzucker berechnet. Die leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate löste man während 30 Minuten in 1%iger Salzsäure bei 95°C und bestimmte sie auf gleiche Weise. Rohfaser stellt den organischen Rückstand dar, der nach aufeinanderfolgendem Kochen mit 1,25%iger Schwefelsäure und 1,25%iger Natronlauge ungelöst bleibt. Für die gaschromatographische Bestimmung der Fettsäuren wurde das Material mit methanolischer Natronlauge verseift und mit Bortrifluorid verestert.

2.5. Feldbeobachtung

In den drei Untersuchungswintern verbrachte ich etwa alle 2 Wochen 2–5 Tage im Gebiet und suchte dessen zugängliche Teile mehrmals auf. Die Beobachtungen wurden nach Möglichkeit quantitativ protokolliert (Tonband). Alle Aktivitäten der Hühner übertrug ich auf einen Plan im Maßstab 1:5000. Daraus ließen sich Lage und Größe der Aufenthaltsräume im Winter und im Frühjahr der Territorien feststellen. Für die Darstellung des Aktivitätsmusters berücksichtigte ich nur Daten ungestörter Tiere. In der Regel arbeiteten wir zu zweit, hauptsächlich während der Aktivitätsphasen der Hühner am Morgen und am Abend. Zur Methodik der Bestandsaufnahmen vergleiche Bossert (1977).

3. Resultate

3.1. Die untersuchte Population

Eine zusammenfassende Darstellung der bisherigen Kenntnisse über die Populationsökologie von *Lagopus mutus* geben Glutz, Bauer & Bezzel (1973). Eine eingehende Schilderung der Verhältnisse in Schottland findet sich in Watson (1965a und 1972), Jenkins & Watson (1970); über nordamerikanische Populationen: Mc Donald (1970).

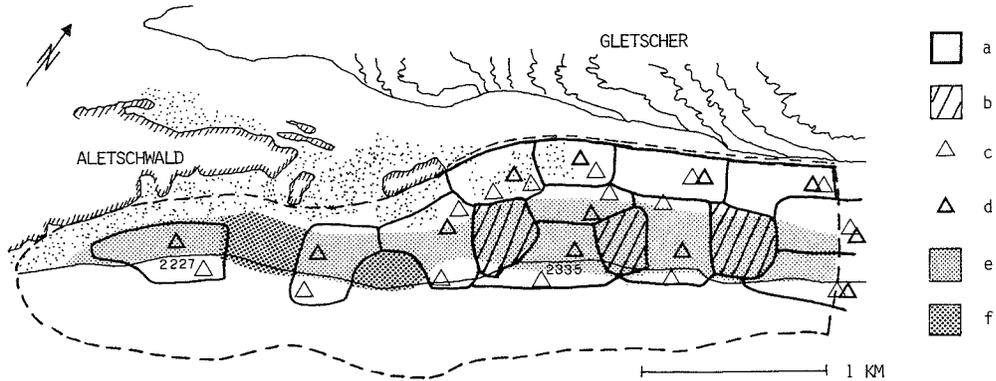


Abb. 2. Verteilung der Territorien im Untersuchungsgebiet. Von 1973 bis 1979 haben sich Lage, Größe und Anzahl kaum verändert. Signaturen: a = Brutterritorien, b = Territorien unverpaarter Hähne, c = Aufenthalt zur Zeit der Paarbildung, d = Territoriumszenrum, e = Mitte Mai 1975 und 1977 < 1% schneefrei, f = Ende Mai 1975 und 1977 < 1% schneefrei, übrige Teile = Mitte Mai 1975 und 1977 mindestens 3–5% schneefrei; dünne Linie mit Schraffur = Grenze des geschlossenen Waldes, Punkte = Einzelbäume, dünne Linie = Grat, gestrichelte Linie = Grenze des Beobachtungsgebietes. – *Distribution of territories in the study area. a = breeding territories, b = territories of single cocks, c = position at the time of pair formation, d = center of territory, e = < 1% of surface without snow in mid-May 1975 and 1977, f = < 1% of surface without snow at the end of May 1975 and 1977, other parts = at least 3–5% of surface without snow in mid-May 1975 and 1977; thin lines with hatching = boundary of forest, dots = single trees, thin line = ridge, broken line = boundary of the study area.*

3.1.1. Sozialstruktur, Bestand und Siedlungsdichte

Die untersuchten 20–25 Schneehühner bilden einen Bestandteil der Population Bettmerhorn-Eggishorn-Märjelensee. Nur im NE, am Fuß des Bettmerhornes, deckt sich die Grenze des Beobachtungsgebietes nicht mit den tiefstgelegenen Wintervorkommen im Untersuchungsgebiet. Abbildung 2 gibt Auskunft über Lage, Größe und Anzahl der Brutterritorien. Brutbiologische Daten (Paarbildung, Brutbestand, Auftreten führender Hennen, Wegzug aus dem Brutgebiet) sind in Tab. 12 dargestellt und Unterschiede zwischen einzelnen Jahren werden in Kapitel 4.3 besprochen. Ab Ende Juni, meist aber kurz nach dem Schlüpfen der Jungen, verlassen die Hähne das Brutgebiet und steigen in Lagen oberhalb 2600 m. In der Regel halten sich die führenden Hennen 2–3 Wochen in der Umgebung des Neststandortes auf und ziehen dann mit der

Brut ebenfalls in die obere alpine Stufe. Dort schließen sich die Hühner zu Trupps von selten mehr als 20 Individuen zusammen. Zum Ruhen halten sich diese gerne an schattige Geröllhalden und Runsen. Eine ähnliche Abwanderung beschreiben Gardarsson & Moss (1970) für isländische Schneehühner, wo jedoch nur ein Teil der Population höhere Lagen aufsucht.

Mit den ersten größeren Schneefällen erscheinen die Hühner gruppenweise im Brutgebiet. Die Hähne besetzen Territorien, rufen während der Morgenaktivität intensiv und zeigen starke Aggression (Drohen, Parallellaufen; aber nur ausnahmsweise Kämpfe). Auch unter Hennen kommt es zu Streitigkeiten. Es scheint, daß es neben der Grobeinteilung der Territorien zu einer Neuordnung der Sozialstruktur kommt, wie dies eingangs erwähnte Autoren auch für schottische Populationen und Weeden (1964) für Schneehühner in Alaska annehmen, und wie es ebenfalls während der

«Herbstbalz» des Birkhuhns geschieht (s. Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Im November flaut die Balz ab, und die Tiere bilden lockere Trupps von 2–5 Exemplaren. Während des Winters behaupten die Hähne ihre Territorien durch wenige Rufe bei Aktivitätsbeginn. Bei milden Verhältnissen können jedoch auch im Hochwinter intensive territoriale Auseinandersetzungen wie Parallellaufen und sogar Kämpfe stattfinden. Regelmäßig nächtigen die Hähne normalerweise erst ab März in den Territorien. Sie markieren am Morgen ihre Anwesenheit mit Balzrufen und -flügen. Da die Brutterritorien, welche ausschließlich an den Nordhängen liegen, noch kaum Äsungsmöglichkeiten bieten, wechseln die Hähne zum Nahrungserwerb oft an die Südhänge oder an tiefergelegene Nordhangteile. Dort schließen sie sich mit noch kurz zuvor als Rivalen angesehenen Tieren zu Freßgemeinschaften zusammen. Am Abend lösen sich diese Trupps wieder auf, und die Hähne kehren in ihre Territorien zurück. Mit fortschreitender Schneeschmelze nimmt die Balzaktivität zu. Wintereinbrüche bewirken eine Einschränkung der Balz und können sie zeitweilig zum Erliegen bringen. Vorerst werden Gebiete von 20–35 ha verteidigt. Sobald sich die schneefreien Flächen an den Nordhängen vergrößern, halten sich die Hähne bei gleichzeitiger Verkleinerung der Territorien auf 10–12 ha an deren Zentren. Lage, Größe und Anzahl der Territorien im Brutgebiet haben sich von 1973–1979 kaum verändert.

In der Regel sind 15 Territorien besetzt, und 2–3 weitere nicht territoriale Hähne befinden sich im Gebiet. Ab April bilden sich die Paare. Das Geschlechterverhältnis ist etwa 3:2, so daß bisher nie mehr als 11 Brutpaare entstanden sind. Die Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet beträgt 4,7 territoriale Hähne/km² bzw. 3,2 Paare/km². Eine Bestandsaufnahme im Gebiet Eggishorn-Bettmerhorn-Riederfurka ergab mind. 67 Hähne auf 14 km², d. h. 4,8 Hähne/km² (Bossert 1977). Für den Bergrücken Hohberg-Iffighorn (Berner Oberland) konnte mit 5,5 Hähnen/km² bzw. 4

Paaren/km² eine geringfügig höhere Dichte festgestellt werden (Luder, pers. Mitt.). In weniger günstigen Gebieten ist die Siedlungsdichte aber bedeutend niedriger (vgl. Glutz, Bauer & Bezzel 1973; Catzeflis 1976). Die vorliegenden Daten aus dem Alpenraum entsprechen etwa den Dichteangaben für subarktische und arktische Populationen. In Alaska brüten 5–7 Schneehuhnpaare (*L. m. nelsoni*) je km² (Weeden 1962 zit. Choate 1963). Erhebungen aus der Arktis reichen von 0,2 bis 5 ad. Vögel/km² (Watson 1965b). Für NE-Sibirien (*L. m. nelsoni*) werden 1–2 Paare/km² im Mittel erwähnt, in optimalen Gebieten 10–12 Paare/km² (Kirikow & Schubnikowa 1968). In Schottland hingegen, ist die Siedlungsdichte wesentlich höher und schwankt von Jahr zu Jahr und nach Gebiet stark. Sie wird mit maximal 15–17 Paaren/km² und minimal 5 Paaren/km² angegeben. Die Territoriengrößen variieren zwischen 2–10 ha in Jahren mit großen Beständen und 8–30 ha bei geringer Dichte (Watson 1965a, b). Der geologische Untergrund, verbunden mit besserer Nahrungsqualität, kann die Siedlungsdichte beeinflussen (Jenkins & Watson 1970).

3.1.2. Territoriums Auswahl, Biotopstruktur

Im allgemeinen werden Vegetationszusammensetzung, das Vorhandensein von Warten, gute Deckungs- und Brutmöglichkeiten, Höhe der Bodenvegetation und der Verlauf der Schneeschmelze als Kriterien für die Territoriums Auswahl angegeben. In Schottland wird *Calluna*-Heide nur ausnahmsweise besiedelt, wenn sie weniger als 5–10% *Empetrum* und *Vaccinium myrtillus* enthält. Der Bezug der Territorien erfolgt in der Regel, wenn etwa 5% der Fläche, in höheren Lagen nur 1% schneefrei ist (Watson 1969, Jenkins & Watson 1970). Das Verteilungsmuster der Alpenschneehuhn-Territorien in NE-Sibirien wird durch den Verlauf der Schneeschmelze bestimmt (Kirikow & Schubnikowa 1968). Die genannten Faktoren treffen im wesentlichen



Abb. 3. Tiefergelegene Teile des Moosfluh Nordhanges (2100 m) am 18. April 1975. Der lockere Baumbestand wird noch als Territorium genutzt. – *Area with single trees at the timberline which may be used as breeding territory of the Rock Ptarmigan.*

auch für das Untersuchungsgebiet zu. Sobald die Territorien zu 3–5% schneefrei sind, halten sich die Schneehühner dauernd dort auf und wechseln nicht mehr an die Südhänge, welche wenig Deckung bieten und kaum *Salix*, die wichtigste Frühlingsnahrung, aufweisen. Die Nordhänge sind außer den am spätesten schneefrei werdenden Teilen durchgehend besiedelt. Flächen mit einem lockeren Bestand an Einzelbäumen werden noch in die Territorien miteinbezogen (s. Abb. 3). In den in Abb. 2 schraffierten nordexponierten Territorien, welche als letzte schneefrei werden und dementsprechend lange nicht dauernd besetzt sind, kommt in der Regel keine Paarbildung zustande. Die ersten schneefreien Flächen in den Territorien üben eine besondere Anziehungskraft aus. Dort treffen

sich Hähne und Hennen bei der Nahrungssuche, und in der Folge entstehen hier die Paare, da Sichtkontakte Werbeverhalten auslösen können². Diese Kontakte sind zwangsläufig in den spät schneefreien Territorien, wo sich nur selten Hennen aufhalten, weniger häufig. Zudem liegen alle Territorien unverpaarter Hähne zentral und sind starkem Druck der Nachbarhähne ausgesetzt, so daß die aggressive Komponente der Balz überwiegt. Von März bis Juni wurden die alljährlich unverpaarten Hähne in den Untersuchungs Jahren durchschnittlich 16mal, die übrigen bloß durchschnittlich 6mal bei territorialen Auseinandersetzungen (Parallellaufen, Kämpfe) beobachtet.

² Die im Frühjahr vermehrt festgestellten Hennenrufe haben die gleiche Wirkung.

3.1.3. Trennung der Geschlechter im Winter

Bei günstigen Äsungsverhältnissen halten sich Hähne und Hennen im Hochwinter gemeinsam im Brutgebiet auf. Die Hennen suchen jedoch bei einer Verschärfung der Wintersituation eher tiefere Lagen auf. 1974 wanderte mit einer Winterverschärfung im Februar $\frac{1}{3}$ der Hennen an die steilen Südlagen ab. Während des schneereichen Winters 1975 wurden etwa die Hälfte der Hähne und nur 2–3 Hennen regelmäßig im engeren Brutgebiet angetroffen. Im außerordentlich strengen Winter 1977 stiegen sämtliche Tiere über längere Zeit in tiefere Lagen ab, und die Hähne führten nur selten kurze Flüge in ihre Territorien aus. Zur Trennung der Geschlechter in Alaska vgl. Weeden (1964). Birkhähne und Hennen der Aletschpopulation halten sich demgegenüber im Winter meistens an verschiedenen Orten auf (Pauli 1974, Zettel 1974), und es scheint, daß die Trennung der winterlichen Aufenthaltsräume bei alpinen Populationen die Regel darstellt (Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Im Laufe der Untersuchungen wurden mehr Trupps von Schneehähnen als von Hennen festgestellt. Von 73 Trupps bestanden 54% nur aus Hähnen, 12% nur aus Hennen und 34% waren gemischt. 76% der 26 ab März beobachteten Trupps setzten sich nur aus Hähnen zusammen, 12% waren Hennenverbände und die restlichen 12% gemischte Trupps. In Schottland dagegen neigen im Frühjahr eher die Hennen bei Schlechtwettereinbrüchen zur Truppbildung (Watson 1963).

3.2. Die Hochwinternahrung

3.2.1. Zugänglichkeit der Vegetation und Schneeverhältnisse in den Untersuchungswintern

Die auch bei strengen Winterbedingungen gut erreichbaren Arven, Lärchen, Fichten und vereinzelt Birken werden von den

Schneehühnern nur unbedeutend vom Boden her genutzt. Entscheidend für die Ernährung im Winter ist die Zugänglichkeit der Bodenvegetation, die durch Schneemächtigkeit, Windverfrachtung, Schneeschmelze und Schneebeschaffenheit bestimmt wird. Die Dauer des Schneeschutzes beeinflußt die Artenzusammensetzung an verschiedenen Standorten: Frostempfindliche Pflanzen wachsen in Mulden und Senken mit langer Schneebedeckung. Ihr Anteil im Angebot verringert sich mit zunehmender Schneedecke. Weniger empfindliche Arten bleiben länger zugänglich, und die kälteharte Vegetation der Steilhänge und Windkuppen steht auch bei strengen Winterbedingungen zur Verfügung. In Tab. 4 sind die im Winter erreichbaren Pflanzen und ihre Artmächtigkeiten an den verschiedenen Standorten aufgeführt. An den Südhängen wirkt sich vor allem die Sonnenscheindauer auf die Zugänglichkeit des Angebotes aus. Es bieten sich Buntschwingelrasen, ausgedehnte Bestände von *Calluna* und *Arctostaphylos* sowie mit *Juniperus*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea* und mit Felspflanzen bewachsene Buckel als Äsungsstellen an. Längere Schönwetterperioden sind verbunden mit starker Schneeschmelze, so daß auch frostempfindlichere Arten wie *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum* und verschiedene Kräuter hervortreten (Abb. 4). Auf der Nordseite spielen Windverfrachtung und Schneehöhe eine wesentliche Rolle für die Erreichbarkeit der Vegetation. An windgefehten Stellen und auf dem Grat treten *Loiseleuria*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juniperus*, *Empetrum* und manchmal *Vaccinium myrtillus* hervor (Abb. 6). *Rhododendron* und *Salix helvetica* ragen vereinzelt im Schutze von Felsen aus dem Schnee. Der oft rasche Wetterwechsel kann die Ernährungssituation in kurzer Zeit völlig verändern. Bei anhaltend schlechter Witterung bleiben die Südhänge nach ergiebigen Schneefällen praktisch ohne schneefreie Flächen. Nur an den steilsten Stellen geben Schneerutsche Felsen und Grasbänder frei, wo hauptsächlich

lich *Thymus*, *Calluna*, *Arctostaphylos*, *Vaccinium vitis-idaea* und Gramineen zur Verfügung stehen. Bei großen Schneemengen bricht der Schnee an den Felsbändern der Nordhänge ab. Auf den schmalen Vegetationsstreifen, die dabei freigelegt werden,

kommen *Loiseleuria*, *Empetrum*, *Vaccinium uliginosum* und in geringer Menge auch *Vaccinium myrtillus* zum Vorschein (Abb. 5).

Der Winter 1974 war wenig schneereich. Im Februar wurden unter starker Windver-

Tab. 4. Artmächtigkeit (A) und Frequenz (F) der im Winter zugänglichen Pflanzen an verschiedenen Standorten. Pflanzen geordnet nach Dauer der Schneebedeckung. Die Artmächtigkeiten nach Braun-Blanquet bedeuten: + = Deckung geringer als 5%, 1 = 5–10%, 2 = 10–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 = 75–100% der schneefreien Fläche deckend. Frequenz = Anteil (%) mit Vorkommen der Art. (*) = Artmächtigkeit teilweise abgeschätzt, da schwer zugänglich. Artgruppen: *Salix* = hauptsächlich *S. helvetica*, dazu *S. retusa* und *S. herbacea*; Gramineen = *Festuca varia*, *Nardus stricta*, *Poa alpina* u. a.; Kräuter = *Sempervivum montanum*, *Saxifraga aizoon*, *Saxifraga bryoides*, *Veronica bellidioides*, *Veronica fruticans*, *Hieracium pilosella*, *Primula hirsuta*, *Luzula lutea*, *Pulsatilla vernalis*, *Sieversia montana* u. a.; Koniferen = *Pinus cembra*, *Larix decidua*, *Picea abies (excelsa)*. – Coverage (A) by different plant species (scored according to Braun-Blanquet) and frequency (F) of plant species accessible at different places during the winter. The plants are arranged according to increasing duration of snow-cover.

Standort (Anzahl Aufnahmen)	Südhänge						Nordhänge					
	Hanglagen		Steilhänge unterhalb 2200 m		Felsbuckel		Windecken		Felskanten Vegetationsbändchen		Teile unterhalb 2200 m	
	(7)		(*)		(7)		(30)		(20)		(*)	
	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F
ohne Schneeschutz	<i>Juniperus nana</i>	1	70	2		3	100	2	67	1	35	1
	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>			3		2	100					+
	<i>Loiseleuria procumbens</i>							3	93	3	70	+
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	+	20	+		+	15	2	90	2	65	1
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	60	1		1	100	+	73	+	45	+
	Gramineen	3	100	3		2	45	1	80	1	80	1
	<i>Carex sempervirens</i>	2	100	1		+	30					
	<i>Thymus serpyllum</i>	+	43	2		+	85					
	Moos und Flechten			1		+	30	2	70	1	75	2
	Kräuter	2	100	1		1	85	+	47	+	50	2
lange Schneedeckung	<i>Calluna vulgaris</i>	+	40	2		1	75					+
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>							1	53	2	65	1
	<i>Vaccinium myrtillus</i>			+		+	60	+	57	+	45	1
	<i>Rhododendron ferrugineum</i>			+		+	30	+	30	1	50	1
	<i>Salix</i>							+	23	1	20	1
	<i>Betula pendula</i>											1
	Koniferen			1		+	30	+	7	1	20	3

Abb. 4. Südhänge in Gratnähe bei sehr milden Winterverhältnissen. Durch Sonneneinstrahlung entstehen große schneefreie Flächen mit einem vielseitigen Nahrungsangebot. – South facing slope close to the ridge in mild winter conditions. The radiation of the sun melts the snow on large areas providing a rich supply of food plants.

Abb. 5. Vegetationsbändchen an Felskante. Entstanden durch Schneeabbruch bei großer Schneemächtigkeit. Es werden zum Teil auch relativ frostempfindliche Arten (z. B. *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron*) freigelegt. – Narrow belt of vegetation along the edge of a rock. Caused by breaking off of thick snowlayers. In places plant species which are relatively sensitive to frost get exposed.

Abb. 6. Vom Wind freigelegte Rippe am Nordhang. Es stehen hauptsächlich frostharte Pflanzenarten (*Loiseleuria*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*) zur Verfügung. Im Vordergrund Schneehuhnsuren. – North exposed ridge cleared from snow by winds. Mainly plant species that are resistant to frost are available. In the foreground traces of Rock Ptarmigans.



4



5



6

frachtung 1,2 m Neuschnee abgelagert; aber im März setzte bereits Tauwetter ein. Nur über kurze Zeit nach Schneefällen war weniger als etwa 3% des Untersuchungsgebietes schneefrei (vgl. Abb. 8). Windecken, Felsbuckel und südexponierte Steilhänge enthielten ein reiches, gut zugängliches Angebot, das auch frostempfindliche Arten wie *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron* und *Salix* umfaßte. 1975 war gekennzeichnet durch überdurchschnittliche Schneemengen ab Ende Februar, so daß in Gratnähe zeitweilig nur noch beschränkte Äsungsmöglichkeiten bestanden. An steilen Südlagen legten Schneerutsche ausgedehnte Bestände von *Arctostaphylos* sowie *Thymus* und *Vaccinium vitis-idaea* frei. Schneeabbrüche an den Felskanten der unteren Nordhangteile schafften etwa 5% apere Flächen, welche sich im März/April auf 1–2% verminderten. Ein geringes Angebot an Vaccinien, *Empetrum*, *Loiseleuria*, *Rhododendron* und *Salix* war dort erreichbar. Außergewöhnlich strenge Winterbedingungen herrschten 1977. Bereits im November war eine 1,7–2 m mächtige ohne Windverfrachtung abgelagerte harte Schneedecke vorhanden. Außer an den steilsten Südhängen und im Gebiet der nordexponierten Jungmoräne, wo einzelne Birken und sehr spärlich Vegetationsbändchen an Felskanten erreichbar waren, hatte es im ganzen Untersuchungsgebiet kaum 1% schneefreie Flächen. Diese Verhältnisse dauerten bei vorwiegend schlechter Witterung bis Mitte April an.

3.2.2. Nahrungserwerb und Winterverbiß

Die Schneehühner suchen schneefreie Stellen zielgerichtet, in der Regel zu Fuß auf. Die täglich zurückgelegte Wegstrecke zum Nahrungserwerb schwankt je nach Wintersituation stark, dürfte aber bei Normalverhältnissen ähnlich den Ergebnissen von Andreev (1975) etwa 400–700 m betragen. Wenn die Äsungsplätze von lockerem Schnee überdeckt sind, werden die Nahrungspflanzen bis 30 cm tief mit den Füßen hervorgescharrt. Bei strengen Winterver-

hältnissen folgen die Hühner gerne den Spuren von Schneehasen und Gamsen, um an Scharrstellen bereits freigelegte Pflanzen zu nutzen. Nach Siivonen et al. (zit. Hoehn 1969) halten sich lappländische Schneehühner aus demselben Grund an Rentierherden. Auf 10–30 Schnabelhiebe folgt meistens eine kurze Pause. Das Abtrennen von verholzten Teilen gelingt nicht immer auf Anhieb. Zweignahrung kann bis zu einer Dicke von 3 mm genutzt werden. *Rhododendron*-Knospen sowie große *Salix*-Knospen und -Kätzchen ernten die Hühner einzeln ab, kleinere zu 2–3 mitsamt einem Zweigstück. Im Frühjahr besteigen die Tiere manchmal die niedrigen Weidenbüsche zur Äsung. Von *Vaccinium myrtillus* und *Vaccinium uliginosum* werden die vorjährigen Triebe bei knappem Angebot auch ältere in 1–14 (Mittel 3–5) mm langen Stücken aufgenommen. *Thymus*- und *Loiseleuria*-Blättchen picken die Hühner ganz auf. Zum Verzehren der größeren Blätter von *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos* und *Rhododendron* sind 4–8 Abisse nötig, doch erfolgt nur selten eine Nutzung bis auf den Stengel. Es werden mehrere *Empetrum*-Blättchen zusammen gefressen und bis etwa 1 cm lange *Calluna*-Triebe. Die Schneehühner nehmen öfter Schnee und Steinchen auf, welche durchschnittlich 4,2% des Trockengewichtes der Kotwürstchen ausmachen.

3.2.3. Nahrung in Abhängigkeit von Exposition und Höhenlage

Die Nahrungszusammensetzung an Nord- und Südhängen ist verschieden, entsprechend den Unterschieden im Angebot und in der Zugänglichkeit der Nahrungspflanzen (Tab. 5). Triebe von *Vaccinium myrtillus* und Blättchen von *Vaccinium vitis-idaea* werden auf beiden Hangseiten beäst. Die typische Südhangnahrung besteht vor allem aus Blättern, Knospen und Beeren von *Arctostaphylos*, *Calluna* und *Thymus*-Blättchen; an den Nordhängen ernähren sich die Hühner hauptsächlich von *Loiseleuria*-Blättchen, Knospen von *Salix helvetica* und



Abb. 7. Verlauf der Schneeschmelze am Hohfluh-Nordhang. *Oben:* Bei früher Schneeschmelze ist das Gebiet am 16. Juni 1974 praktisch schneefrei. *Unten:* Bei sehr später Schneeschmelze ist das Gebiet am 15. Juni 1977 noch zu mehr als $\frac{2}{3}$ schneebedeckt. – *Top:* Early melting of the snow in 1974. The area is almost snow-free by June 16th. *Bottom:* Extremely late melting of the snow in 1977. More than $\frac{2}{3}$ of the area are still snow-covered on June 15th.

zur Verfügung und der Zeitbedarf zur Be-
äsung ist sehr groß.

3.2.4. Vergleich verschiedener Wintersituationen

Bei *milden Verhältnissen* (1974), wenn im ganzen Untersuchungsgebiet gute Äsungs-
möglichkeiten bestehen, bevorzugt prak-
tisch die ganze Population den Grat und die
obersten Hangteile als Aufenthaltsort. Zum
Übernachten fliegen die Hühner gerne an
die Nordhänge und wandern am folgenden
Morgen wieder äsend zum Grat. Nicht sel-
ten wechseln sie auch an die Südhänge und
steigen dann fressend auf. Die tiefsten La-
gen des Untersuchungsgebietes werden nur
kurz bei Schlechtwettereinbrüchen besucht
und wieder verlassen, sobald sich die Witte-

lung bessert. Dieser Abstieg und der Wie-
deraufstieg von wenigen hundert Meter an
günstige Äsungsstellen ist mit einem gerin-
gen Aufwand verbunden. Bei *strengeren
Verhältnissen und großen Schneemengen*
(1975) halten sich die Hühner hauptsäch-
lich an den tiefergelegenen steilen Südlagen
auf. Etwa $\frac{1}{3}$ der Population steigt nordseits
zu den treppenartigen Felsbändern ab, wo
die durch Schneeabbrüche freigelegten Ve-
getationsstreifen an den Felskanten beäst
werden. Ausgeprägt ist die Vertikalbewe-
gung der Hühner, welche zum Grat aufstei-
gen und dort verbleiben, wenn 1–2%
schneefreie Flächen vorhanden sind. Auch
der Hangwechsel ist häufig. Erst bei *außer-
gewöhnlich strengen Bedingungen* (1977)
werden die oberen Teile des Untersu-
chungsgebietes über längere Zeit verlassen.

Tab. 5. Nahrungszusammensetzung an Nord- und Südhängen von Januar bis März in Abhängigkeit von der Wintersituation. Ermittelt aus 71 Kotproben. Angaben in Trockengewichtsprozenten. + = in Spuren vorhanden, ** = auch bei strengen Verhältnissen zugänglich, * = nur Januar ausgewertet, T = Triebe, B = Blätter, K = Knospen, Kä = Kätzchen, Be = Beeren. – *Composition of the diet from north and south exposed slopes from January to March in relation to the winter situation. 71 faecal samples were analysed. Numbers in % dry weight. + = traces present, ** = accessible even under severe conditions, * = only January evaluated, T = stems, B = leaves, K = buds, Kä = catkins, Be = berries.*

Nahrungspflanze	Zugäng- lichkeit	1975		1977		1974		
		normal	streng	sehr streng		Grat	S*	
		N	S	N	S			
Nord- und Südhangnahrung:								
<i>Vaccinium myrtillus</i>	T	15	19	20	3	42	82	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	B	**	16	17	7	28	14	
Kräuter	TB		3	5	+	3	2	
Moose und Flechten		**	+	+	+	+	+	
Typische Südhangnahrung:								
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	B	**	4	5		21	1	
	K	**	+	11		3	1	
	Be	**		2		24		
<i>Thymus serpyllum</i>	B	**		32		13	2	
<i>Calluna vulgaris</i>	T			7		5	+	
Typische Nordhangnahrung:								
<i>Loiseleuria procumbens</i>	B	**	33		3		10	
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	B		3		19		7	
	K		2	+	3		2	
<i>Salix helvetica</i>	KäK		14		14		8	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	T	**	4	1	4	+	4	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	B		7		3	+	1	
	Be		+				2	
Vaccinien	Be		+		+		3	
<i>Betula pendula</i>	KäK	**			27			
Total frostharte gut zugängliche Arten			54	67	41	89	32	8

Etwa $\frac{1}{5}$ der jeweils beobachteten Schneehühner halten sich im Bereich der schneefreien Vegetationsbändchen der Nordhänge auf. Alle übrigen Feststellungen stammen von den steilen Südlagen zwischen 1960 und 2100 m NN. Wiederum findet Hangwechsel statt. Ob gewisse Tiere zeit-

weilig auch das Gebiet nordwestlich des Gletschers aufsuchen, kann nicht endgültig beurteilt werden. Es liegt eine Beobachtung von zwei den Gletscher überfliegenden Hennen vor.

In Abb. 9 ist die Nahrungszusammensetzung der untersuchten Schneehuhnpopula-

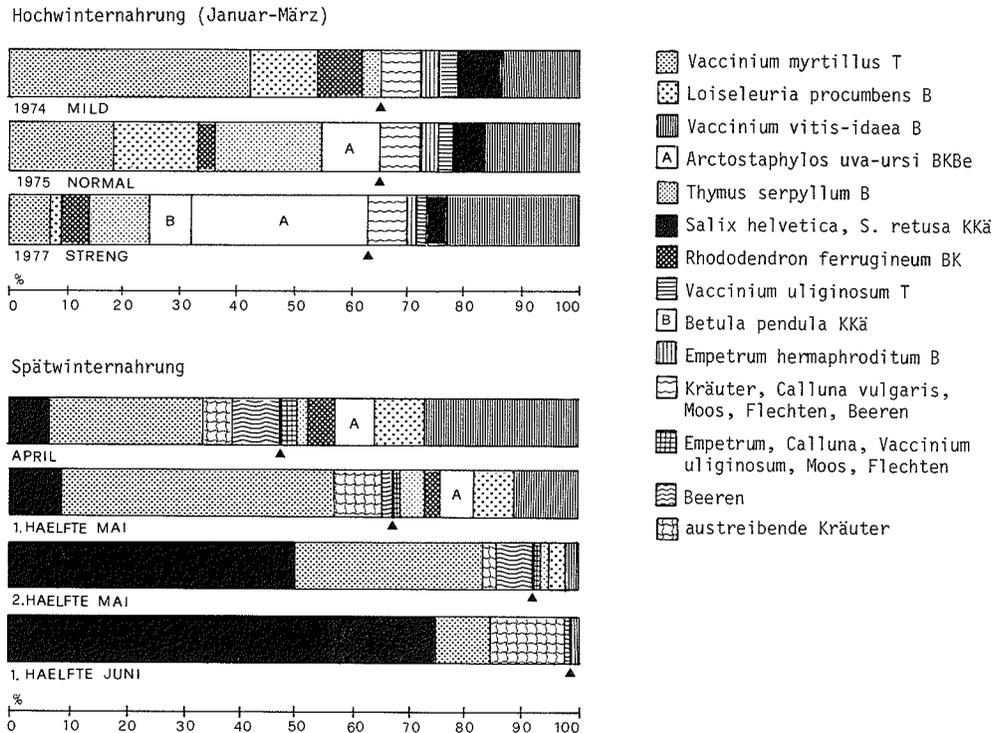


Abb. 9. Oben: Hochwinternahrung von Januar bis März bei milden (1974), etwa durchschnittlich strengen Verhältnissen mit großer Schneemächtigkeit (1975) und bei außergewöhnlich strengen Winterbedingungen (1977). Ermittelt anhand von 71 Kotanalysen. Die Nahrungsanteile sind nach dem Aufenthaltsort der Schneehühner gewichtet: 1974 Aufenthalt am Nordhang/Aufenthalt am Südhang = 1:1, 1975 = 1:1,5, 1977 = 1:3 (vgl. Text). Von links nach rechts bis zum Dreieck: je nach Wintersituation anteilmäßig ± stark schwankende Nahrungspflanzen; von rechts nach links: alljährlich regelmäßig auftretende Nahrungspflanzen. – Unten: Spätwinter- und Frühjahrsnahrung in den drei Untersuchungsjahren, ermittelt anhand von 81 Kotanalysen. Von links nach rechts bis zum Dreieck: Frühjahrsnahrung; von rechts nach links: typische Winternahrung. Alle Angaben in Trockengewichtsprozenten. – Top: mid-winter diet from January to March under mild conditions (1974), average conditions with a thick snow-cover (1975), and under extraordinarily severe winter conditions (1977). 71 faecal samples were analysed. The numbers of birds feeding on the two different slopes have been taken into account. From left to right up to the triangle: food plants with variable proportions in the diet ± according to the winter conditions. From right to the left: plants occurring more regularly. – Bottom: Diet in late winter and spring in the three years of the investigation. 81 faecal samples were analysed. From left to right up to the triangle: spring diet. From right to left: typical winter diet. All proportions in % dry weight.

tion unter Berücksichtigung des Aufenthaltsortes der Hühner dargestellt. Triebe von *Vaccinium myrtillus* (Heidelbeere), Blättchen von *Vaccinium vitis-idaea* (Preiselbeere) und *Loiseleuria* (Alpenazalee), ergänzt durch Knospen und Blätter von *Arctostaphylos* (Immergrüne Bärentraube) und *Thymus*-Blättchen (Thymian) bilden im Hochwinter die Hauptnahrung. Das Auftreten von Heidelbeere, *Loiseleuria*, *Rhododendron*, *Thymus*, *Arctostaphylos* und *Betula* verändert sich je nach Wintersituation wesentlich stärker als dasjenige von Preiselbeere, *Vaccinium uliginosum*, *Salix*, *Empetrum* und *Calluna*. 1974 besteht nahezu die Hälfte der Äsung aus Heidelbeertrieben; *Loiseleuria* und Preiselbeere machen zusammen $\frac{1}{4}$ der Nahrung aus. Daneben können die Hühner dank der milden Verhältnisse auch *Rhododendron* und *Salix* ausgiebiger als in den andern Jahren nutzen. 1975 verlieren die Heidelbeertriebe parallel zur Abnahme der Erreichbarkeit an Bedeutung. Die Anteile von *Loiseleuria* und Preiselbeere steigen leicht an; *Thymus* und *Arctostaphylos* werden als Ersatznahrung gefressen. 1977 sind auch Arten wie *Loiseleuria* und *Thymus* knapp im Angebot, und die Heidelbeere ist kaum mehr zugänglich. Sie treten nur noch in geringen Mengen in der Nahrung auf. Das Schwergewicht der Äsung verlagert sich auf *Arctostaphylos* und Preiselbeere. *Betula* kann nur geringe Bedeutung erreichen, da im Untersuchungsgebiet bloß einzelne Bäume zur Verfügung stehen. Koniferen bleiben trotz guter Zugänglichkeit auch bei strengsten Verhältnissen praktisch unbeachtet. Fragmente tierischer Nahrung treten im Hochwinter wie auch in den untersuchten April- und Maiprobe nur vereinzelt in Spuren auf.

3.3. Spätwinter- und Frühjahrsnahrung

Im Spätwinter sind Angebot und Vegetationsentwicklung vom Verlauf der Schneeschmelze abhängig. Milde Witterung in

kurzfristigem Wechsel mit Winterrückfällen haben wegen zunehmender Sonnenscheindauer und der Einstrahlung zur Folge, daß bestimmte Ernährungssituationen nur über kurze Zeit andauern. Dementsprechend ändert sich die Nahrungszusammensetzung rascher als im Hochwinter. Normalerweise setzt die Schneeschmelze an den Südlagen und tieferen Nordhangeilen ab April ein. Beeren, bisher unter dem Schnee versteckt, erscheinen im Angebot. Die Heidelbeere treibt aus, sobald sie aus dem Schnee hervortritt. Weidenknospen bleiben dagegen trotz Zugänglichkeit, etwa bis Mitte Mai in winterlichem Zustand. Ob schon im Frühjahr ein breites Angebot vorhanden ist, besteht die Nahrung im wesentlichen aus diesen beiden Arten, und im Laufe der Schneeschmelze tritt die Heidelbeere gegenüber den Weiden stark zurück. Abb. 9 stellt die Nahrungszusammensetzung der Schneehühner in den drei Untersuchungsjahren von April bis Anfang Juni dar. Im April fressen die Hühner noch 55% typische Winternahrung, 27% davon sind Preiselbeerblättchen. Austreibende Heidelbeerknospen, Beeren und frische Kräuter erreichen zusammen 40%. In der ersten Maihälfte macht die Winteräsung nur noch 34% aus. Die Heidelbeere bildet mit 48% die Hauptnahrung, und Weiden sind noch unbedeutend. Der Rückgang der Beeren ist auf das durch Wintereinbrüche verminderte Angebot in den Jahren 1975 und 1977 zurückzuführen. Ein Nahrungswechsel erfolgt parallel zum Austreiben der Weiden in der zweiten Maihälfte. Knospen und Kätzchen werden nun mit 49% zur wichtigsten Nahrung. Die Heidelbeere macht aber auch jetzt $\frac{1}{3}$ der Nahrung aus. Zudem kann das Restangebot an Beeren genutzt werden. Die typischen Winternahrungspflanzen spielen kaum mehr eine Rolle. Das Schwergewicht der Äsung verlagert sich Anfang Juni noch mehr auf die sprießenden Weidenknospen und -kätzchen (74%). Neben *Salix helvetica* nutzen die Hühner vermehrt die meist erst jetzt erreichbare *Salix retusa*. Oft äsen die Tiere während ganzer Aktivitätsperioden in Weidenbeständen, und die

Proben enthalten zum Teil über 90% Weide. Frisch austreibende Kräuter werden ebenfalls gern aufgenommen. Der Anteil an Heidelbeerknospen geht stark zurück und fällt kaum mehr ins Gewicht. Der Nahrungswechsel im Frühjahr läßt sich auch anhand von Verbißdaten belegen. 1975 wurden im April und Mai total 1130 Fraßspuren an Heidelbeere und Weide festgestellt. Im April ergibt sich ein Verhältnis des Verbisses an Heidelbeere zu Weide von etwa 4:1; Ende Mai von 1:6.

Die bevorzugte Frühjahrsnahrung kann unter Umständen bei extrem langer Schneedauer erst mehrere Wochen später als in Normaljahren ausgiebig genutzt werden (Tab.6). 1974 befinden sich die Schneehühner bereits Anfang April dauernd in den Territorien und äsen 58% Frühjahrsnahrung. 1975 und 1977 bei sehr langsamer Schneeschmelze suchen sie ihre Nahrung manchmal noch im Mai außerhalb oder in den Randzonen der Territorien (Abb.2), und erst 4–6 Wochen später können sie den Nahrungsbedarf in den Zentren

der Territorien decken. Ende April fressen die Schneehühner nur 20–30% Frühjahrsnahrung und typische Hochwinterarten wie Preiselbeere, *Arctostaphylos* und *Thymus* stellen immer noch einen wesentlichen Teil der Äsung dar. In der zweiten Maihälfte steht jedoch auch nach außergewöhnlich langer Schneedauer in gleicher Menge Frühjahrsnahrung zur Verfügung wie im Durchschnitt der Jahre. Allerdings besteht sie 1977 zu 48% aus Weide und zu 44% aus austreibenden Heidelbeerknospen im Vergleich zu 65% Weide und 26% Heidelbeere in derselben Periode 1974. Der hohe Beerenanteil im April 1975 ist darauf zurückzuführen, daß das Angebot im Herbst durch frühes Einschneien kaum genutzt werden konnte. Innerhalb einzelner Territorien ist die Nahrung oft je nach Äsungsort verschieden. Ende Mai wurden beispielsweise in den oberen Teilen eines Territoriums 43% Heidelbeere, 11% Weide und 24% Beeren gefressen; in den tieferen Lagen 18% Heidelbeere, 55% Weide und 13% Beeren.

Tab.6. Vergleich der Spätwinter- und Frühjahrsnahrung bei unterschiedlichem Verlauf der Schneeschmelze: 1974 = normal, 1975 = spät, 1977 = extrem spät. Ermittelt anhand von 81 Kotproben. Angaben in Trockengewichtsprozenten. Abkürzungen wie in Tab.5. – *Comparison of later winter and spring diet under different melting periods of the snow: 1974 = normal, 1975 = late, 1977 = extremely late. 81 faecal samples were analysed. Proportions in % dry weight. Abbreviations like table 5.*

Nahrungspflanze		1. Hälfte April		2. Hälfte April		2. Hälfte Mai	
		1974	1975	1975	1977	1974	1977
Frühjahrsnahrung:							
<i>Vaccinium myrtillus</i>	T	46	14	27	16	26	44
<i>Salix</i>	K Kä	3	+	16	6	65	48
Kräuter		3	8	3	6	2	1
Beeren		6	1	21	3	+	+
Winternahrung:							
<i>Loiseleuria procumbens</i>	B	7	21	4	5	6	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	B	20	32	16	40	1	1
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	B	1	2	+	+		
	K	+	4	1	7		
<i>Thymus serpyllum</i>	B	2		3	4	+	3
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	B	1	7	+			
	K	2	4	4	1		+
<i>Vaccinium uliginosum</i>	T	2	3	3	4	+	2
<i>Calluna vulgaris</i>	T	1			4		+
Moos und Flechten		4	1	+	2	+	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	B	1	2	+	1		+

3.4. Beliebtheit der Nahrungspflanzen

Obschon an vielen Pflanzen im Aletschgebiet Schneehuhnverbiß festgestellt wurde, erreichen nur wenige Arten als Nahrungspflanzen größere Bedeutung. Solange Triebe von *Vaccinium myrtillus* zugänglich sind, bilden sie im Winter die wichtigste Nahrung. Epidermisfragmente treten von Januar bis April in allen untersuchten Kotwürstchen und in 90% der Maiprobe auf. *Vaccinium vitis-idaea*, welche ebenfalls in praktisch allen Proben erscheint, wird häufiger, sobald sich das Angebot an *Vaccinium myrtillus* verknappt. *Loiseleuria* ist von Januar bis März in 73% der Proben vorhanden und nimmt dann stark ab. *Salix* erscheint erst im Mai in 82% der Analysen. *Vaccinium uliginosum* und Kräuter findet man von Januar bis Mai stets in über 65% der Exkreme, jedoch nur in geringen Mengen. Alle übrigen Arten sind nie in mehr als 50% der Proben anzutreffen. Frequenz und Anteil der Nahrungspflanzen in den Analysen deuten zwar auf die Bevorzugung bestimmter Arten hin; um zu beurteilen, wieweit die Schneehühner tatsächlich auswählen, muß auch das Angebot miteinbezogen werden. Durch die Wahl des Aufenthaltsortes mit einem spezifischen Nahrungsangebot treffen die Tiere bereits eine gewisse Vorselektion. Allerdings schränken strenge Winterbedingungen und späte Schneeschmelze die Auswahl an Äsungsmöglichkeiten zeitweilig stark ein. Der Vergleich von Angebot und Artmächtigkeit mit den aus dem Verbiß errechneten Nahrungsanteilen zeigt die ausgesprochen selektive Äsung. *Vaccinium myrtillus* kommt beispielsweise bei normal strengen Verhältnissen an 27 von 46 Hochwinteräsungsstellen mit einer durchschnittlichen Artmächtigkeit von 4% vor, macht aber 27% der Nahrung aus. *Vaccinium uliginosum* tritt an 29 der 46 Plätze mit durchschnittlich 15% Deckung auf. In der Nahrung erscheint sie nur mit 11%.

Die Beliebtheit der Pflanzen kann als Quotient Nahrungsanteil/Angebot ausgedrückt werden. Je höher er ausfällt, um so stärker wird die Art im Verhältnis zu ihrem

Vorkommen genutzt; das heißt, um so selektiver wird sie gefressen. Ist das Verhältnis 1, entspricht die Nutzung etwa dem Angebot. Für *Vaccinium myrtillus* ergibt sich ein Quotient von 11,7; für *Vaccinium uliginosum* von 1,2³. Auf diese Weise lassen sich die Nahrungspflanzen nach ihrer Beliebtheit ordnen. An erster Stelle steht im Winter *Vaccinium myrtillus* (Q = 11,7), gefolgt von *Salix helvetica* (5,6), *Rhododendron* (5,2), *Vaccinium vitis-idaea* (4,1) und vorjährigen *Calluna*-Trieben (2,3). *Loiseleuria* (1,3), *Vaccinium uliginosum* (1,2), *Empetrum* (1,2) und *Thymus* (1,2) fressen die Hühner etwa dem Angebot entsprechend. *Arctostaphylos* (0,1) und *Juniperus* (0,06) sind stark untergenutzt. Zur Überprüfung dieser Reihenfolge wurden auch die aus den Kotanalysen ermittelten Nahrungsanteile und die Frequenz der Nahrungspflanzen in den Proben mit dem Angebot verglichen. Wiederum erhält *Vaccinium myrtillus* mit Abstand den höchsten Q-Wert, und *Salix*, *Rhododendron*, sowie *Vaccinium vitis-idaea* erscheinen ebenfalls als bevorzugte Winternahrung. Die Selektion unter den Nahrungspflanzen verändert sich jahreszeitlich und in Abhängigkeit der Wintersituation. Ab April nimmt die Beliebtheit aller Winternahrungspflanzen ab, und *Salix* wird zur am stärksten bevorzugten Art. Im Mai hat *Salix* einen Q-Wert von 5,5, *Vaccinium myrtillus* 2,5, *Vaccinium vitis-idaea* 1,7, *Rhododendron* und *Loiseleuria* 0,5. Bei außergewöhnlich strengen Verhältnissen erhalten Arten, die es erlauben, den Nahrungsbedarf in kurzer Zeit zu decken, mehr Gewicht. So nutzen die Hühner 1977 die *Arctostaphylos*-Bestände etwa dem Angebot entsprechend; 1974 werden sie praktisch nicht bestä. Nicht nur die Beliebtheit

³ Zur Berechnung der tatsächlichen Verfügbarkeit wurde das Angebot auf alle Äsungsflächen bezogen.

$$\text{Vaccinium myrtillus: } \frac{27 \times 4\%}{46} = 2,3\%$$

Selektionswert (Q) =

$$\frac{\text{Nahrungsanteil}}{\text{Angebot}} = \frac{27\%}{2,3\%} = 11,7$$

einzelner Arten, sondern auch die Auswahl unter den Pflanzenteilen wechselt. Im Hochwinter besteht die Nahrung zu durchschnittlich 60–70% aus winterharten Blättern und Trieben und etwa zu 25% aus Knospen. Den Rest bilden Beeren und Kräuter. Im Frühjahr steigt der Knospen-, Kätzchen- und Kräuteranteil und macht in der ersten Junihälfte über 95% aus. Gründe für die unterschiedliche Beliebtheit der Nahrungspflanzen werden in den Kapiteln 3.6 und 4.1 besprochen.

3.5. Nahrungsunterschiede zwischen Hähnen und Hennen

Im Hochwinter ist die Nahrung von einzelnen Hähnen und Hennen, wenn sie sich am selben Ort aufhalten, kaum verschieden. 26 Proben von März bis Anfang April zeigen keine signifikanten Abweichungen. Bezogen auf die ganze untersuchte Population können aber, bedingt durch eine teilweise Trennung der Geschlechter bei einer Verschärfung der Winterverhältnisse, zeitweilig Unterschiede auftreten, da die Hennen eher in tiefere Südlagen abstreichen als die Hähne, welche zum Teil im engeren Brutgebiet ausharren. Insgesamt fressen dann die Hennen häufiger Südhangnahrung. Im Frühjahr wird der Bedarf an Rohprotein durch den Gefiederwechsel erhöht, und in der Vorlegeperiode benötigen die Hennen zusätzliche Aufbaustoffe. Gleichzeitig müssen die Hähne viel Zeit und Energie für das Territorial- und Balzverhalten aufwenden. Fest verpaarte Tiere äsen meistens an der gleichen schneefreien Stelle, so daß beiden Geschlechtern dasselbe Angebot zur Verfügung steht. In der Regel bestimmt die Henne den Äsungsplatz, und der Hahn folgt ihr. Von Ende April bis im Juni wurden 60 Proben von verpaarten Tieren untersucht. Ende April fressen die Hennen 12% austreibende, besonders proteinreiche Knospen, Kätzchen und Kräuter; die Hähne nur 8% ($n = 10 \text{♀}/10 \text{♂}$). Im Mai steigt der Anteil bei den Hennen auf 31%, bei den Hähnen auf 21% ($n = 16 \text{♀}/16 \text{♂}$) und

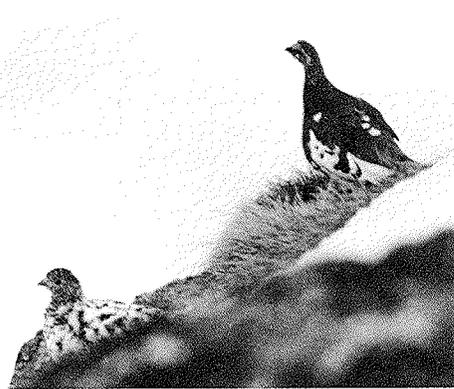


Abb. 10. Schneehuhnpaar am 24. Mai 1975. Festverpaarte Tiere fressen und ruhen zumeist nur wenig entfernt voneinander. Die Wintermauser ist beim Hahn (oben) weiter fortgeschritten als bei der Henne. – *Pair of Rock Ptarmigan, 24th May 1975. Well established pairs usually rest and feed in close proximity. Pre-breeding moult is further advanced in the ♂ (top) than the ♀.*

Anfang Juni auf 90% bzw. 56% ($n = 4 \text{♀}/4 \text{♂}$). Während der ganzen Vorlegeperiode besteht die Nahrung der Hennen somit zu durchschnittlich 12% mehr aus frisch wachsenden Pflanzen ($P < 0,1\%$; W-Test für paarweise verbundene Stichproben). Vergleicht man nur die Knospen und Kätzchen von *Salix*, welche sehr viel Rohprotein enthalten, ergibt sich im Mai und Juni ein Unterschied von durchschnittlich 20%. Die Hennen können ganze Aktivitätsperioden ungestört fressen und haben genügend Zeit, besonders proteinreiche Nahrung auszuwählen. Aus Beobachtungen zu schließen, nehmen sie auch mehr Nahrung auf als die Hähne. Diese sind oft gezwungen, ihr Territorium gegen Nachbarn und Eindringlinge mit Balzflügen und in territorialen Auseinandersetzungen zu behaupten oder ihre Anwesenheit zumindest durch den Aufenthalt auf einer gut sichtbaren Warte zu demonstrieren. Es bleibt ihnen weniger Zeit zur Nahrungssuche, und sie beäsen weiterhin vor allem die nun reichlich vorhandenen Winternahrungspflanzen, die als gute Energiespender eine rasche Deckung des erhöhten Bedarfes erlauben. Möglicher-

weise findet sogar eine gewisse Auswahl besonders energiereicher Arten statt. Jedenfalls weist die Nahrung der Hähne im Mai durchschnittlich fast doppelt soviel Beeren auf (20%/11%) als diejenige der Hennen. Parallel zum Austreiben der Nahrungspflanzen steigt auch ihr Proteingehalt, und das Angebot an frisch sprießenden Pflanzen vergrößert sich ständig, so daß die Nahrung der Hähne zwangsläufig mehr Rohprotein enthält.

Eine Selektion der Hennen in der Vorlegeperiode nach Nahrung mit hohem Proteingehalt wurde von Gelting (1937) vermutet und durch Gardarsson & Moss (1970), welche zur gleichen Zeit ebenfalls mehr Beerennahrung der Hähne feststellten, für isländische Schneehühner belegt. Beim Weißschwanzschneehuhn in Colorado fanden May & Braun (1972) dagegen im Frühjahr keine Nahrungsunterschiede zwischen den Geschlechtern. Schottische Moorschneehennen bevorzugen im Frühjahr *Calluna*-Bestände, die reich an Protein und Phosphor sind. Sie nehmen kleinere Teilchen auf und fressen mehr als die Hähne, da sie hauptsächlich die frisch austreibenden, qualitativ wertvollen Triebspitzen abpicken (Moss 1972a). Wo es gelang, das Paar zu erlegen, war der Nährstoffgehalt in den Kröpfen beider Tiere aber annähernd gleich, was bei dem relativ einförmigen Angebot nicht weiter erstaunt. Im Vergleich zu den ausgedehnten *Calluna*-Beständen Schottlands ist das Angebot im Aletschgebiet während der Schneeschmelze auch an kleinen schneefreien Flächen sehr vielfältig und erlaubt eine unterschiedlich selektive Äsung der Geschlechter.

3.6. Verdaulichkeit und Qualität der Nahrung

Zur Frage der Nährstoffversorgung von Rauhußhühnern liegt ein recht umfangreiches Material vor. Pauli (1978) und Zbinden (1979, 1980) geben ausführliche Darstellungen zur Qualität und Verdaulichkeit der Nahrung von Birk- und Haselhuhn. Der folgende zusammenfassende Überblick

kann sich deshalb auf die für die vorliegende Arbeit wichtigen Befunde beschränken. Der Gehalt an Rohprotein, Kohlenhydraten und Rohfaser, Mineralstoffe und weitere essentielle Substanzen (Fettsäuren, Vitamine usw.) sowie Verdaulichkeit und umsetzbare Energie gelten als Kriterien für die Qualität der Nahrung. *Proteine* sind unentbehrlich für den Aufbau von Körpersubstanz und die Eiproduktion. Als Maß für die Verwertbarkeit der Proteine durch die Hühner wird die Salzsäure-Pepsinlöslichkeit herangezogen. Die *umsetzbare Energie* ist die vom Tier nutzbare Energiemenge in der Nahrung, welche man durch Subtraktion der Energie in Kot und Harn vom Energiegehalt der aufgenommenen Nahrung ermittelt. *Kohlenhydrate* stellen die ergiebigste Energiequelle in den Winter-nahrungspflanzen der Schneehühner dar. Da leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate auch schwer aufschließbare Zellwandbestandteile enthalten, wird zur Beurteilung der *Gesamtzucker*gehalt verwendet. Gesamtzucker setzen sich aus reduzierenden und nicht reduzierenden Mono-, Di- und Trisacchariden, die sehr gut nutzbar sind und weiteren wie Zucker reagierenden Substanzen zusammen. Aus Knospen und Trieben werden sie von Birkhühnern zu 83,8–94,7% verdaut (Zbinden 1980). Der Nährstoffgehalt der Pflanzen ändert sich während der Winterruhe wenig (Ellison 1976, Pauli 1978). Im Frühjahr tritt ein rascher Wechsel ein (Gardarsson & Moss 1970, Pauli 1978, Marti 1979). Der Anteil an Kohlenhydraten nimmt ab, und der Proteingehalt steigt an. Er ist am höchsten in wachsenden Pflanzen, besonders in austreibenden Knospen und Kätzchen (Gasaway 1976a, Zbinden 1979); gleichzeitig sinkt der Rohfaseranteil. Die als *Rohfett* bezeichnete Petrolätherfraktion der analysierten Pflanzen besteht nur zu einem geringen Teil aus verwertbaren *Fettsäuren*. Sie enthält auch Wachse, Harze und ätherische Öle, die sogar die Verdaulichkeit der Nahrung herabsetzen können (Longhurst et al. 1968 und Oh et al. 1970 in Ellison 1976). Der *Rohfaser*gehalt gibt zumindest teilweise

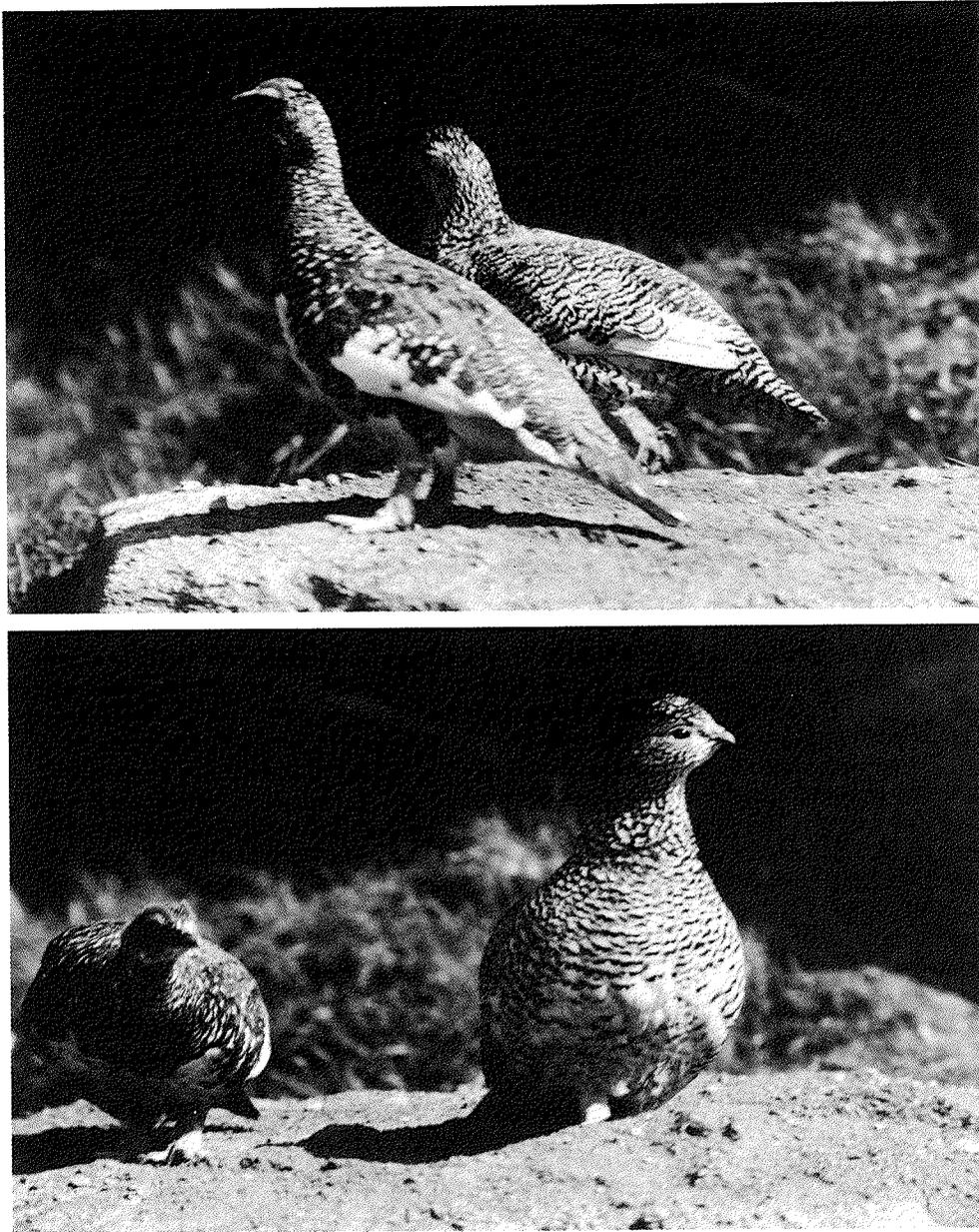


Abb. 11. Schneehuhnpaar in der grellen Morgensonne nach einem Staubbad vor einer Murmeltierhöhle; links (bzw. vorn) der Hahn mit teilweise aufgerichteten «Rosen», rechts (bzw. hinten) die Henne. Aletschgebiet, 19. Juni 1979 um 8.00 h; Aufnahmen CHRISTIAN MARTI, Bern. – *Pair of Rock Ptarmigan in the glaring morning sun after a dust-bath in front of a marmots' hole. Left and in front, respectively, the cock with partially raised red head combs, right and behind, respectively, the hen. Aletsch region, 19th June 1979, 8.00 hrs.*

Aufschluß über die Verwertbarkeit der Nahrung. Die *Verdaulichkeit* wird mit steigendem Protein- und Kohlenhydratgehalt erhöht, sinkt aber mit zunehmendem Anteil an Rohfaser (Moss et al. 1974). Gekäftigte Birkhühner verminderten die Verdauungsleistung je 1% Rohfaserzunahme im Futter um etwa 1,4% (Zbinden 1980). Im Gegensatz zu Haushühnern ist Rohfaser für Rauhfußhühner bis zu einem gewissen Grad nutzbar (Pulliainen et al. 1968, Moss & Parkinson 1972, Gasaway et al. 1976 u. a.), wobei nach Zbinden (1979) auch die Verteilung der Rohfaser in der Nahrung eine Rolle spielen muß. Eine Konzentration der schwer verwertbaren zellulose- und ligninreichen Strukturen wie z. B. bei *Vaccinium myrtillus* scheint für die rasche, aber wenig effiziente Verdauung der Rauhfußhühner besonders günstig. Darmlänge und Gewicht des Verdauungstraktes verändern sich je nach Qualität der Nahrung. Im Winter, wenn die Hühner rohfaserreichere Nahrung aufnehmen, sind die Blindsäcke am längsten (Moss 1972c, 1974, Pendergast & Boag 1971, 1973, Gasaway 1976a). Dadurch wird eine bessere Verwertung der Nahrung, vor allem der Rohfaser, erreicht (West 1968, Moss & Parkinson 1972). Gefangenschaftstiere, die in der Regel rohfaserrärmere Nahrung fressen, besitzen dementsprechend eine weniger leistungsfähige Verdauung. Die in Verdaulichkeitsversuchen mit solchen Tieren ermittelten Werte dürften daher zum Teil wesentlich tiefer liegen als bei freilebenden Tieren.

Die Schneehühner im Aletschgebiet verdauen, aus Nahrungsbedarf und Kotmenge berechnet⁴, 33–43% der Trockensubstanz (TS) der aufgenommenen Winternahrung. Gekäftigte Moorschneehühner nutzen vergleichsweise Triebe von *Vaccinium myrtillus* zu 31,1% und Beeren von *Vaccinium vitis-idaea* zu 80,8% (Pulliainen et al.

1968). Im Freiland wird *Salix* zu 33–50% verwertet (West 1968). Die in vitro-Verdaulichkeit von Heidelbeertrieben liegt bei 29% der TS, von *Salix*-Knospen bei 46% (Moss et al. 1974), und für *Loiseleuria* werden 38% angegeben (Gardarsson & Moss 1970). Andreew (1975) erhält für die Nahrung freilebender sibirischer Schneehühner eine geringere Verdaulichkeit von bloß 24% der TS, was möglicherweise auf den hohen Rohfasergehalt der Nahrung (Knospen und Zweige von *Salix* und *Betula*, *Alnus*-Kätzchen) und auf die wesentlich größeren Blinddarmkotgewichte zurückzuführen ist. Schottische Moorschneehühner vermögen unter halbnatürlichen Bedingungen 26–30% der rohfaserreichen *Calluna* auszunützen. Die Proteinverdauung steigt von mindestens 24–31% im Herbst auf mind. 42–48% im Frühjahr an. Die Verdaulichkeit der Kohlenhydrate nimmt im Frühjahr um 17% auf 61–66% ab (Moss & Parkinson 1972). Die Verwertbarkeit frisch austreibender Nahrung ist dank geringerem Rohfasergehalt höher (West 1968, Moss 1972a, Gasaway 1976a).

In Tab. 7 ist der Nährstoffgehalt der wichtigeren Schneehühnnahrungspflanzen im Winter und Frühjahr dargestellt. Der Rohproteingehalt liegt im Winter bei etwa 8–10% der TS; *Loiseleuria* und *Arctostaphylos* weisen tiefere Werte auf. Aus der Salzsäure-Pepsinlöslichkeit zu schließen, erscheint ungefähr die Hälfte des Rohproteins in den Nahrungspflanzen verwertbar. Bei *Vaccinium vitis-idaea* ist die Rohproteinverdaulichkeit allerdings wesentlich niedriger. Die Nahrung im Mai und Juni enthält mehr Rohprotein. Entsprechend der unterschiedlich langen Schneedauer an verschiedenen Standorten treten Schwankungen auf. Die Gesamtzuckerwerte reichen von 9,3–31,0%, bei Beeren bis 38,9%. Im Frühjahr sinken sie ab. Am meisten Rohfett besitzen (außer *Betula*-Kätzchen) die Blättchen von *Loiseleuria*. Nur 5–9% dieses Rohfettes entfallen jedoch auf Fettsäuren. Der Rohfasergehalt von Knospen und Trieben liegt im Winter zwischen 26,6% und 34,4%. Blättchen sind mit

⁴ Nahrungsbedarf (N) berechnet aus Äsungsdauer, Pickfrequenz und durchschnittlichem Abbißgewicht der Hauptnahrung = 49–53 g TS/Tag. Walzenlösung + Blinddarmkot (K) = 30–33 g TS/Tag (vgl. 3.9).

$$\text{Verdaulichkeit} = \frac{N-K}{N} \times 100$$

Tab. 7. Nährstoffgehalt der Winternahrung (Oktober–April, Pflanzen in winterlichem Zustand) und der zwei im Aletschgebiet wichtigsten Nahrungspflanzen im Frühjahr (Mai–Juli, Pflanzen am Austreiben). Angaben in % der Trockensubstanz. * = Werte von Pauli (1978), ** = Werte von Pauli ergänzt durch eigene Daten, in Kursivschrift = für die vorliegende Arbeit verwendete Werte. *Abkürzungen:* Rp = Rohprotein, vRp = verdauliches Rohprotein, d. h. HCl/Pepsin-lösliches Rohprotein, Gz = Gesamtzucker, IKh = leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate, Rfe = Rohfett, Rfa = Rohfaser, A = Asche, P = Phosphor, n = Anzahl untersuchte Proben (für vRp, Gz, IKh, A und P nur je 1–3 Proben), übrige Abkürzungen wie Tab. 5. – *Nutritious content of winter diet (October–April, plants in winter condition) and of the two most important food plants in the Aletsch-region in spring (May–July, plants sprouting). Proportions in % dry substance. Data used for the present investigation are in italics. Abbreviations:* Rp = crude protein, vRp = digestible crude protein (soluble in HCl/pepsin), Gz = total sugars, IKh = easily hydrolysable carbohydrates, Rfe = crude fat, Rfa = crude fiber, A = ash, P = phosphorus, n = number of samples analysed (for vRp, Gz, IKh, A, and P only 1–3 samples). Other abbreviations as in table 5.

Nahrungspflanze		Monat	n	Rp	vRp	Gz	IKh	Rfe	Rfa	A	P	
Winternahrung:												
<i>Vaccinium myrtillus</i>	T	**	7	9,4	5,4	22,0	28,2	2,2	26,9	3,0	0,16	
			10.	1	10,1		28,2	2,1	27,0	3,0	0,15	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	B	**	10	7,4	1,2	28,0	31,8	3,5	20,4	2,3	0,10	
			10.	4	7,4	1,2	25,1	3,4	20,3	3,0	0,09	
			1.	1	7,4		36,6	2,9	33,1	2,6	0,13	
			4.	2	7,7		29,4	4,1	16,0	3,5	0,12	
<i>Loiseleuria procumbens</i>	B	1./4.	4	5,5	2,2	22,7	32,2	9,5	9,6	2,6	0,09	
			1.	3	5,5	2,2	22,7	9,3	9,6	2,7	0,09	
			4.	1	5,5		29,0	10,2	9,6	2,4	0,10	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	B	**	9	6,7	2,7	26,2	34,1	4,4	11,5	2,6	0,10	
			10.	2	7,3	2,6	25,4	3,8	11,8	2,6	0,11	
			4.	2	6,6	2,8	27,0	34,1	4,9	11,0	2,5	0,08
<i>Thymus serpyllum</i>	B	10./4.	4	11,0	4,0	15,2	28,3	4,5	17,9	6,9	0,18	
			10.	2	11,0	5,2	14,8	5,8	18,8	6,9	0,16	
			4.	2	11,0	2,9	16,1	28,3	3,1	17,0	0,20	
<i>Salix helvetica</i>	K	**	6	11,2	6,8	10,6	16,7	2,5	34,4	2,4	0,28	
			10.	3	11,6	6,8	10,6	18,0	2,6	33,0	2,1	0,28
			5. ¹	1	10,4		14,3	2,6	36,7	3,1	0,28	
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	B	*	6	10,0	5,9	31,0		6,8	16,8	2,8	0,16	
	K	**	3	10,4	4,8	12,2	28,2	3,3	28,9	2,5	0,23	
			10.	2	10,4	4,8	12,2	3,6	28,7	2,4	0,23	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	T	1./4.	3	10,0	4,0	9,3	20,6	2,5	33,5	2,2	0,17	
			1.	2	9,8		20,6	3,1	34,0	2,2	0,17	
			4.	1	10,3	4,0	9,3	3,1	32,6			
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	B	10./1.	2	8,2	3,9	26,6	35,1	7,8	15,8	2,8	0,14	
			10.	1	7,9	3,9	26,6	8,4	14,6			
			1.	1	8,5		35,1	7,2	17,0	2,8	0,14	
<i>Calluna vulgaris</i>	T	**	3	9,2	3,6	13,9	36,4	2,5	19,1	3,4	0,09	
			10.	1	8,6	3,6	18,4	2,9	19,1			
			1.	1	8,9		36,5	2,2	17,6	3,7	0,09	
<i>Betula pendula</i>	Kä	*	1	20,6		18,7		15,4	15,0	3,7	0,37	
Beerenahrung:												
<i>Empetrum hermaphroditum</i>		**	2	3,5		33,9		4,5	25,2	2,0	0,08	
			10.	1	3,6		33,7	4,8	23,5	2,0	0,07	
<i>Vaccinium uliginosum</i>			10.	2	10,3	6,0	21,1	7,6	11,5	2,7	0,22	
<i>Vaccinium myrtillus</i>			10.	2	10,1	5,0	18,6	34,3	7,8	16,2	2,7	0,22
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			10.	2	4,9	2,5	38,9	2,8	7,8	1,5	0,06	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>			10.	2	4,2	1,3	17,3	5,5	32,9	1,9	0,09	
Frühjahrsnahrung:												
<i>Salix</i>	KKä	6./7.	3	24,1	13,6	8,0	15,5	2,6	23,3	5,7	0,57	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	T	*5.	3	12,6	7,8	13,8		2,5	27,4	3,2	0,20	

¹ Am 29. 5. 1977 bei extrem später Schneeschmelze gesammelt, daher noch in winterlichem Zustand.

9,6–20,4% weniger rohfaserreich. Im Mai und Juni ist eine Abnahme des Rohfasergehaltes festzustellen. *Rhododendron*- und *Salix*-Knospen sowie *Betula*-Kätzchen besitzen im Vergleich zu den übrigen Nahrungspflanzen mehr Phosphor. Alle wichtigen Winternahrungspflanzen enthalten reichlich leicht verwertbare Gesamtzucker, die viel Energie liefern. Sie stehen den Hühnern zum Teil auch bei strengen Winterverhältnissen in genügender Menge zur Verfügung (z.B. *Arctostaphylos* und *Vaccinium vitis-idaea*). Besonders beliebt sind jedoch die guten Proteinspender (*Vaccinium myrtillus*, *Salix*, *Rhododendron*). Sie sind frostempfindlicher, und ihr Angebot nimmt mit zunehmender Schneedecke ab. Dadurch erhalten sie einen hohen Selektionswert. Die stark bevorzugten Triebe von *Vaccinium myrtillus* sind sowohl protein- und gesamtzuckerreich und erlauben eine ausgeglichene Nährstoffversorgung. Auch *Betula* erscheint vorteilhaft; doch kann sie wegen des geringen Angebotes im Hochwinter nur eine unwesentliche Rolle spielen. *Vaccinium uliginosum* und *Thymus* haben als Proteinquelle eine gewisse Bedeutung. Aus qualitativer Sicht dürfte *Empetrum* besser beäst werden. Beerenahrung hat einen hohen Gesamtzuckergehalt. Sie ist sehr geschätzt, tritt aber kaum vor April unter dem Schnee hervor. Das Angebot ist dann rasch aufgezehrt. Die Frühjahrsnahrung ist reich an Rohprotein. Durch den Aufenthalt in Gratnähe und Hangwechsel ist den Schneehühnern in nützlicher Frist eine relativ vielseitige Nahrungsversorgung möglich, welche unter Umständen neben der Deckung des Energie- und Proteinbedarfs auch zur Beschaffung von weiteren essentiellen nicht untersuchten Substanzen wichtig ist.

3.7. Vergleich von Angebot und Nutzung in Abhängigkeit von den Winterverhältnissen

Im Herbst wurde in Reinbeständen der wichtigen Nahrungspflanzen das Gewicht der Trockensubstanz pro dm² festgestellt.

Von den Schneehühnern nicht gefressene Pflanzenteile blieben dabei unberücksichtigt. Die Proben stammen großteils von bekannten über das ganze Untersuchungsgebiet verteilten Winteräsungsstellen. Je dm² konnten 3–6,4 g TS (*Thymus* nur 1,3 g) für die Schneehühner nutzbare Blätter, Knospen und Triebe von winterharten Zwergsträuchern ermittelt werden (Tab. 8). Auf Grund der Artmächtigkeiten an den Äsungsstellen (vgl. Tab. 4), der durchschnittl. Größe und Anzahl dieser Flächen sowie der maximal beobachteten Nutzung der Nahrungspflanzen war es möglich, das Angebot grob zu quantifizieren. Herrschen außergewöhnlich strenge Winterbedingungen, läßt sich der Nahrungsvorrat für die Schneehühner in den obersten Teilen des Untersuchungsgebietes auf etwa 15 kg TS abschätzen. Der Tagesbedarf der Population (20 Individuen je 50 g TS, vgl. 3.9) beträgt 1 kg TS, so daß das Angebot ungefähr zwei Wochen ausreichen würde. In den tieferen Südlagen, welche bei strengen Verhältnissen hauptsächlich aufgesucht werden, ist dagegen reichlich Nahrung vorhanden, und die Tiere könnten sich dort etwa 200 Tage lang ernähren. 1977 dauerte die harte Wintersituation 4–5 Monate an, so daß die Schneehühner die obersten Hangteile nicht nur dank des übermäßigen Zeitaufwandes zur Nahrungssuche, sondern auch wegen ungenügendem Nahrungsangebot verlassen mußten. Bei milden Verhältnissen nehmen Ausdehnung und Anzahl der Nahrungsplätze rasch zu, und es ist auch in Gratnähe Nahrung im Überfluß vorhanden. Bei sehr strengen Winterverhältnissen ist der Äsungsdruck auf die wenigen Heidelbeerbüsche, *Salix*- und *Rhododendron*-Zweige, welche noch aus dem Schnee ragen, stark, und auch die anderen Nahrungspflanzen weisen mehr Verbiß auf. Die genutzten Pflanzen stellen aber nur einen minimalen Teil der Pflanzendecke dar. Zudem sorgen Schneemächtigkeit und Windverfrachtung dafür, daß Lage und Größe der Äsungsflächen im Laufe des Winters oft wechseln und sich auch von Jahr zu Jahr verändern. Für die Nahrungspflanzen der Schneehüh-

ner gibt es immer wieder Perioden – evtl. ganze Winter – ohne Beäsung, so daß die Auswirkungen des Verbisses auf die Pflanzendecke insgesamt unbedeutend sind.

3.8. Aktivitätsmuster und Zeitaufwand zum Nahrungserwerb

In der Regel werden die Schneehühner ohne wesentliche individuelle Unterschiede 30–45 min vor Sonnenaufgang⁵ aktiv. Meistens rufen die Hähne kurz nach dem Verlassen der Nachteinstände. Daher ist der Beginn der Aktivität leicht zu erfassen. Er fällt von Jahr zu Jahr bei gleichem Datum

⁵ Sonnenaufgang und Sonnenuntergang beziehen sich auf den mathematischen Horizont des Untersuchungsgebietes.

auf dieselbe Zeit und verschiebt sich je Woche um etwa 10 min. Bei bedecktem Himmel und an den Nordhängen, wo es weniger früh hell wird als an den Südhängen, setzt die Aktivität nicht später ein. Dagegen kann starker Wind den Beginn verzögern. Herrschen ungünstige Ernährungsbedingungen bei schlechtem Wetter, so verbleiben die Schneehühner länger in ihren Höhlen oder Mulden und gehen manchmal nur am Abend intensiv der Nahrungssuche nach. Das Verweilen von 1–2 Tagen in Höhlen wie es bei arktischen Populationen vorkommt (Gelting 1937), wurde nie beobachtet. Am Abend beschließen die Schneehühner die Aktivität 25–45 min nach Sonnenuntergang. Dabei sind wie zu Beginn am Morgen nur geringe Unterschiede zwischen einzelnen Individuen und von Jahr zu Jahr festzustellen. Der Aktivitätsanfang

Tab. 8. Angebot und geschätzte Nutzung bei außergewöhnlich strengen Winterbedingungen (1) in Gratnähe (max. 100 1–2 m² messende Äsungsflächen), (2) an den tieferen Nordlagen (max. 50 3–5 m² messende Äsungsflächen) und (3) an den tieferen Südlagen (max. 100 10–20 m² messende Äsungsflächen). Das Angebot bezieht sich auf die von den Schneehühnern tatsächlich genutzten Pflanzenteile. n = Anzahl der Aufnahmeflächen, V = nutzbares Angebot in g TS pro dm² Reinbestand, mN = maximal festgestellte Nutzung in %, A = Artmächtigkeit an den Äsungsflächen, nV = nutzbarer Vorrat in g TS pro Äsungsfläche (berechnet aus V und A), gV = tatsächlich genutzter Vorrat in g TS pro Äsungsfläche (nV × mN). – Supply (only plant parts actually eaten by the birds) and estimated use under exceptionally severe winter conditions (1) close to the ridge, (2) on the lower slopes exposed to the north, and (3) the lower slopes exposed to the south. n = number of test areas, V = exploitable supply in g dry weight per dm² of pure stock, mN = maximum use found in %, A = coverage (according to Braun-Blanquet, cf. table 4) by different plant species on browsing area, nV = exploitable supply in g dry weight per browsing area (calculated from V and A), gV = actually used supply in g dry weight per browsing area (nV × mN).

Nahrungspflanze	n	V	mN	1. Gratnähe			2. Tiefere Nordlagen			3. Tiefere Südlagen		
				A	nV	gV	A	nV	gV	A	nV	gV
<i>Vaccinium myrtillus</i>	35	5,4	90	+	32	29	1	173	156	(+)	243	219
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	22	3,5	60	1	42	25	+	56	34	1	420	252
<i>Loiseleuria procumbens</i>	24	5,1	50	1–2	76	38	+	82	41	–		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	30	3,0	70	1	36	25	1	96	67	+	180	108
<i>Salix helvetica</i>	20	0,4	100	(+)	2	2	1	13	13	–		
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	17	4,7	60	+	28	17	1	150	90	(+)	211	126
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	11	3,6	30	1	43	13	1	115	35	–		
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	12	6,4	30	–			+	102	31	2–3	2400	720
<i>Thymus serpyllum</i>	14	1,3	40	–			–			2	292	117
<i>Calluna vulgaris</i>	8	4,6	40	–			+	74	30	2	1035	414
Kräuter	5	1,6	10	2	35	4	1	51	5	3	840	84
Genutztes Angebot pro Fläche						153			502			2040
Genutztes Angebot aller vorhandenen Flächen						15 300			25 100			204 000
Vorrat in Tagen (bei einem mittleren Tagesbedarf der Population von 1000 g TS)						15			25			204



Abb. 12. *Oben:* Schneehühner ruhen im Hochwinter auch über Tag in Mulden oder Höhlen. Hahn (rechts) und Henne am 23. Februar 1975 um 14.00 h. – *Unten:* Schneehenne am 23. April 1977. Das noch weiße Gefieder (erste dunkle Federn des Brutkleides sind am Hinterkopf und Hals zu erkennen) hebt sich vom *Juniperus*-Busch ab. – *Top:* *Rock Ptarmigan* rest during the day in snow burrows. ♂ (at right) and ♀, 23rd February 1975, 14.00 hrs. – *Bottom:* *Hen Rock Ptarmigan*, 23rd April 1977. The white plumage contrasts with the *Juniperus* bush; the first dark feathers of the breeding plumage are visible on the neck and the back-head.

verschiebt sich von 07.40 h Anfang Januar auf 03.45 h Ende Mai, der Schluß am Abend von 17.18 h auf 20.55 h. Im Januar dauert die Nachtruhe im Mittel 13 h 52 min, im Mai nur 7 h 45 min (Tab. 9). Zwischen festgelegtem Beginn und Schluß der Aktivität ändert sich der Aufbau und die Gliederung der einzelnen Aktivitätsphasen in Abhängigkeit von Ernährungsverhältnissen und Nahrungsbedarf der Schneehühner.

Abb. 13 veranschaulicht den Aktivitätsaufbau der untersuchten Population und einzelner Individuen. Balzaktivität und Nahrungserwerb sind nicht direkt miteinander vergleichbar, da praktisch alle rufenden, jedoch nur ein Teil der fressenden Tiere erfaßt werden konnten. Im Januar sind während des ganzen Tages Hühner beim Fressen anzutreffen. Ein wesentlicher Teil der zur Verfügung stehenden Zeit muß zum Aufsuchen der Äsungsstellen verwendet werden. Die Abnahme der aktiven Tiere über Mittag deutet einen zweigipfligen Aktivitätsrhythmus an. Bei günstigen Ernährungsbedingungen wird über Mittag eine längere Ruhephase eingelegt. Am Nachmittag steigt die Zahl der äsenden Tiere an. Das Schwergewicht der Nahrungsaufnahme fällt auf die zwei Stunden vor Aktivitätsschluß. Es muß genügend Vorrat für die

lange Winternacht gesammelt werden. Im Laufe des Tages ändert sich auch die Intensität der Nahrungssuche. Die Pickfrequenz beträgt am Morgen und am Nachmittag durchschnittlich 57 Abbisse/min (68 Messungen), während der Stunde vor Aktivitätssende durchschnittlich 81 Abbisse/min (49 Messungen). Kleinere Ortswechsel, z. B. von Busch zu Busch, sowie kurze Pausen zum Sichern sind dabei miteingerechnet. Unmittelbar vor Schluß der Aktivität kann sich die Frequenz bis auf 140 Schnabelhiebe/min erhöhen. Die Zunahme der Intensität des Nahrungserwerbes am Abend ist über das ganze Jahr festzustellen und wird von verschiedenen Autoren beschrieben (Gelting 1937, Watson 1964, Moss 1967 und 1972a, Irwing et al. 1967 u. a.). Die rege Balztätigkeit im Januar kann mit der milden Witterung (außer 1977) in Verbindung gebracht werden. Im Februar zeichnen sich zwei Aktivitätsgipfel ab. Einige Tiere schalten über Mittag eine etwa zweistündige Äsungsphase ein, wobei sie wenig intensiv und mit Unterbrechungen fressen. Im März und April ruhen die Hühner im allgemeinen über Mittag. Die Morgenaktivität verlängert sich im April bei starker Zunahme der Balztätigkeit; der Nahrungserwerb am Morgen gewinnt an Bedeutung.

Tab. 9. Aktivitätsbeginn und Schluß, Nachtruhe und Zeitspanne innerhalb welcher aktive Tiere festgestellt wurden von Januar bis Mai. Ermittelt an 60 Beobachtungstagen während der Untersuchungsjahre. – *Beginning and end of activity, night rest, and periods during which active animals were recorded (from January to May).*

	Januar	Februar	März	April	Mai
Aktivitätsbeginn					
Anfang/	07.40 h	07.15 h	06.20 h	05.39 h	04.44 h
Ende Monat	07.16 h	06.48 h	05.49 h	04.44 h	03.45 h
Aktivitätsschluß					
Anfang/	17.18 h	18.14 h	18.45 h	19.18 h	20.05 h
Ende Monat	17.54 h	18.31 h	19.22 h	20.16 h	20.55 h
Nachtruhe					
maximal	14 h 22 min	13 h 01 min	11 h 35 min	10 h 21 min	8 h 28 min
minimal	13 h 22 min	12 h 17 min	10 h 27 min	8 h 28 min	6 h 50 min
mittel	13 h 52 min	12 h 38 min	11 h 01 min	9 h 25 min	7 h 45 min
Aktivitätsspanne					
maximal	10 h 38 min	11 h 43 min	13 h 33 min	15 h 32 min	17 h 10 min
minimal	9 h 38 min	10 h 59 min	12 h 25 min	13 h 39 min	15 h 21 min
mittel	10 h 08 min	11 h 22 min	12 h 59 min	14 h 35 min	16 h 15 min

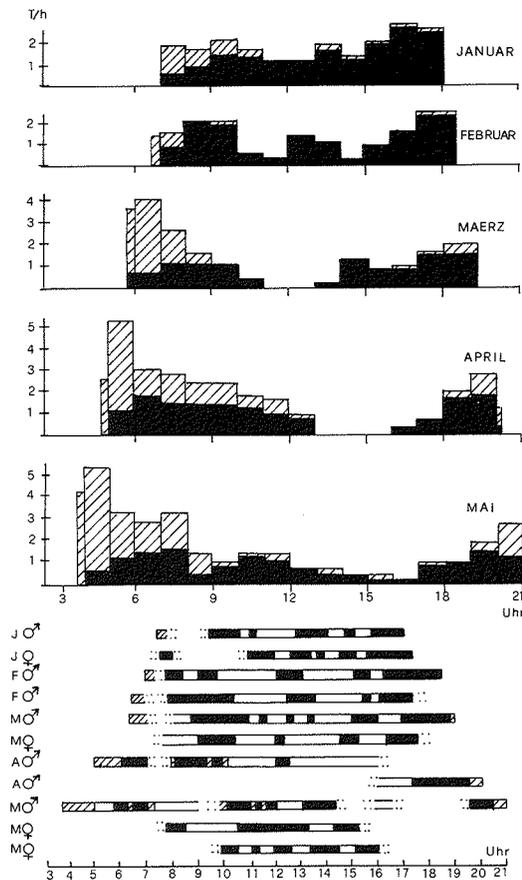


Abb. 13. *Oben:* Aktivitätsmuster der Population angegeben in der durchschnittlichen Anzahl nahrungssuchender Tiere und rufender Hähne je Beobachtungsstunde (T/h). Für jeden Monat wurden alle Beobachtungsstunden der drei Untersuchungsjahre zusammen ausgewertet: Januar 217, Februar 139, März 138, April 221, Mai 232 Stunden. – *Unten:* Aufbau der Aktivität einzelner Individuen während eines Tages von Januar bis Mai. Punktierter Linien geben an, daß Beginn bzw. Ende der betreffenden Phase nicht beobachtet wurden. Schwarz = Nahrungssuche (inkl. Ortswechsel); weiß = Ruhen; schraffiert = Balzaktivität der Hähne. Die kurzen Phasen der Gefiederpflege meist vor den Ruheperioden wurden nicht berücksichtigt. – *Top:* Pattern of activity of the population: Average number of birds searching for food and number of calling cocks per hour of observation (T/h). – *Bottom:* Pattern of activity of individuals watched during one day from January to May. Dotted lines indicate that beginning or end of phase was not recorded. Black = searching for food (moving to different places included), white = resting, hatched = courtship display of cocks.

Die kürzere Nacht erlaubt es den Hühnern, am Abend weniger Zeit für die Nahrungssuche aufzuwenden als in den vorhergehenden Monaten. Die Zeitspanne, in welcher äsende Tiere beobachtet werden, ändert sich von Januar bis April kaum und beträgt 11–12 Stunden pro Tag. Im Mai sind es etwa 17 Stunden. Die lange Tagesdauer läßt den Hühnern mehr Spielraum bei der Nahrungssuche, so daß ein geringerer Teil der Population als im Hochwinter gleichzeitig aktiv ist. Die Balztätigkeit verstärkt sich und kann auch über Mittag aufflackern. Nach einer ersten Äsungsperiode am Morgen und einer anschließenden Ruhezeit von etwa zwei Stunden setzen viele Hühner, insbesondere bei später Schneeschmelze und dementsprechend wenig schneefreien Flächen, den Nahrungserwerb fort. Am Nachmittag äsen nur noch vereinzelte Individuen; am Abend folgt eine weitere Aktivitätsphase.

Innerhalb des besprochenen Tagesrhythmus der Population passen die einzelnen Tiere den Aktivitätsaufbau ihren momentanen Bedürfnissen an, so daß zum Teil große individuelle Unterschiede auftreten. In Trupps sind die Phasen meistens koordiniert. Im Frühjahr stimmt der Aktivitätsaufbau gewöhnlich erst bei festverpaarten Tieren überein. Ab März überwiegt in der ersten Stunde der Morgenaktivität das Territorial- und Sexualverhalten, und erst später widmen sich die Tiere vermehrt dem Nahrungserwerb. In der Regel dauern die Aktivitätsphasen 1–2½ Stunden. Darauf folgt eine ebenso lange oder längere Ruheperiode. Die Schneehühner bauen oft Ruhepausen von 5–20 min in die Aktivitätsphasen ein, und auch längere Ruheperioden werden durch kurzes Äsen unterbrochen. Erst am Abend, vor allem in der Stunde vor Aktivitätsschluß, fressen die Hühner praktisch anhaltend. Von Januar bis April wenden die einzelnen Tiere entsprechend dem je nach Wintersituation mehr oder weniger großen Zeitaufwand für Nahrungserwerb auf; im Mai sind es 5–7 Stunden. Im April müssen gewöhnlich

weniger große Wegstrecken zurückgelegt werden als im Hochwinter, und im Mai verringert sich der Aufwand zum Auffinden der Nahrung noch einmal, da sich mit zunehmender Schneeschmelze die Entfernung zwischen den stetig wachsenden Äsungsflächen verkleinert. Die effektive Äsungszeit ohne größere Ortswechsel dürfte im Hochwinter täglich etwa 4, im Mai etwa 6 Stunden betragen. Diese Verlängerung, welche auch beim Moorschneehuhn festgestellt wurde (West 1968), läßt sich mit dem erhöhten Nahrungsbedarf wegen Gefiederwechsel und verstärkter Aktivität erklären.

3.9. Nahrungs- und Energiebedarf

Berechnet aus Abbißgewicht, Pickfrequenz und täglicher Äsungszeit, beträgt der Nahrungsbedarf der Schneehühner im Aletschgebiet 49–53 g TS je Tier und Tag, wenn die drei wichtigsten Winternahrungspflanzen zu etwa gleichen Teilen gefressen werden⁶. Bei einer täglichen Kotabgabe von 30–33 g TS⁷ und in der Annahme, daß das organische Material zu 37% verdaut wird (vgl. 3.6), ergibt sich ein praktisch gleich hoher Tagesbedarf von 47–52 g TS. Alpen-

schneehühner in Alaska benötigen, ebenfalls aus der Kotmenge berechnet, täglich 44 g TS an Nahrung (Moss 1973) und ostsibirische Hühner 33–50 g TS (Andreew 1975). Gefangene Moorschneehühner fressen im Tag maximal 160 g frische Triebe von *Vaccinium myrtillus*, dies entspricht etwa 75 g TS (Pulliainen et al. 1968). Für freilebende Tiere werden 80 g TS *Salix*- und *Betula*-Zweige je Tag angegeben (Semenow-Tjan-Schanskij 1959). Der Tagesbedarf an *Calluna* liegt für das Schottische Moorschneehuhn bei 70 g TS (Moss, Miller & Allen 1972) bzw. 60–80 g TS (Moss & Parkinson 1972). Da der Energiegehalt von Nahrung und Kot bei den vorliegenden Untersuchungen nicht gemessen wurde, läßt sich die täglich umgesetzte Energie nur grob abschätzen. Der Energiegehalt von Blättern und Stengeln beträgt nach Golley (1961) im Winter 17,2 kJ/g TS (1 kJ=0,24 kcal), für Triebe von *Vaccinium myrtillus* 18,9 kJ/g TS (Zbinden 1980) und 20,1 kJ/g TS für Blättchen von *Vaccinium vitis-idaea* (West & Meng 1966). Die im Aletschgebiet von einem Schneehuhn je Wintertag aufgenommene Energiemenge bei einem Nahrungsbedarf von 50 g TS dürfte daher ungefähr 950 kJ (50×19 kJ) ausmachen. Bei

⁶ Berechnung: Durchschnittliches Abbißgewicht der drei Hauptnahrungspflanzen multipliziert mit der Anzahl Schnabelhiebe während den 4 Stunden effektiver Äsungszeit: 3,5 mg × 14–15000 erfolgreiche Abbisse. Die abendliche Intensivierung des Nahrungserwerbs ist dabei mitberücksichtigt.

⁷ In Nachthöhlen wurden im Januar durchschnittlich 62 Kotwürstchen (n = 14) gefunden, im Februar 54 Würstchen (n = 1–4) und im März 47 Würstchen (n = 5). Bezogen auf die mittlere Dauer der Nachtruhe in den einzelnen Monaten ergibt sich im Januar eine Kotfrequenz von 13,4 min; im Februar und März von 14 min. Die Zählung der Exkremente in Tagesruhemulden mit bekannter Verweildauer führt zu einer Kotfrequenz von 8 min (n = 14). Da die Hühner am frühen Morgen nur wenig Kot abgeben, wurde für die ersten zwei Stunden nach Aktivitätsbeginn mit der Nachtkotfrequenz gerechnet. Von Januar bis März werden in 24 Stunden bei einer mittleren Dauer der Nachtruhe von 750 min 133 Würstchen abgegeben. Durch Multiplikation mit 0,1947 g, dem Trockengewicht eines Würstchens (n = 106) ohne die darin enthaltenen Steine, erhält man eine tägliche Kotmenge von 26 g

TS Walzenlosung. Der Blinddarminhalt von 6 im Herbst über Mittag erlegten Schneehühnern wog 3–6 g TS. Das Gewicht dürfte aber bis zur Leerung am folgenden Morgen noch ansteigen, und zudem sind die Blindsäcke im Hochwinter länger und enthalten mehr Material (Moss 1974, Gasaway 1976a). Daher wurde mit einer Abgabe von 4–7 g TS/Tag und total mit 30–33 g TS Losung je Tag gerechnet.

In der Annahme einer gleichförmigen Kotfrequenz von 15 min kann für ostsibirische Alpenschneehühner eine Kotmenge von 23–26 g TS Walzenlosung je Tag errechnet werden (Andreew 1975). Bei gekäfigten Moorschneehühnern sind es 23–26 g TS Würstchenkot (Moss 1973). Die Angaben über das Gewicht der Blinddarmlösung variieren stark: Gekäfigte Alpenschneehühner geben pro Tag durchschnittlich 2,8 g TS ab, entsprechend 60% des Blinddarminhaltes (Gasaway, Holleman & White 1975). 39 g Frischgewicht werden für die Blindsäcke samt Inhalt genannt, was etwa 6–7 g TS an Losung gleichkommt (Semenow-Tjan-Schanskij 1959). Ostsibirische Hühner geben 15–16 g TS/Tag ab (Andreew 1975).

Schneehühnern in Alaska ist der Energiegehalt in der Walzenlösung etwa um 20% niedriger als in der aufgenommenen Nahrung (*Betula*-Knospen) und in der Blinddarmlösung annähernd gleich hoch (Moss 1973). Trifft dies auch für die untersuchten Tiere zu, kann die täglich umgesetzte Energie bei einer Kotabgabe von durchschnittlich 32 g TS mit etwa 440 kJ angegeben werden. Freilebende Alpenschneehühner in Alaska brauchen 418 kJ/Tag (Moss 1973), gekäfigte Moorschneehühner 489 kJ (West 1968) und Schottische Moorschneehühner 368–469 kJ (Moss & Parkinson 1972). Im Frühjahr ist der Nahrungsbedarf bedingt durch Gefiederwechsel, beginnende Eiproduktion und vermehrte Aktivität erhöht. Die Hühner verwenden mehr Zeit zum Nahrungserwerb, doch ist auch das Abtrennen der einzelnen *Salix*-Knospen zeitlich aufwendiger als beispielsweise das Beäsen der Bestände von *Loiseleuria* und *Arctostaphylos*. Wiederum einerseits aus Pickfrequenz, Abbißgewicht und Äsungsdauer⁸ und andererseits aus Kotmenge und Verdaulichkeit berechnet⁹, werden im Aletschgebiet im Mai täglich 83–88 g TS beziehungsweise 76–85 g TS an Nahrung aufgenommen.

3.10. Kapazität von Kropf und Magen

Der Nahrungsvorrat im Kropf ermöglicht es den Schneehühnern, den Energiebedarf während der langen Winternacht und Schlechtwetterperioden mit eingeschränkter Nahrungssuche zu decken. Sie sind in der Lage, bis zwei Tage kaum Nahrung aufzunehmen (Gelting 1937, Irving et al. 1967). Fettreserven dürften bei Schnee-

hühnern im Alpenraum als Energievorrat keine wesentliche Rolle spielen (vgl. aber Grammeltvedt & Steen 1978). Sie vermögen bei Moorschneehühnern etwa den Energiebedarf eines Tages zu decken (Myrberget & Skar 1976). Dies entspricht ungefähr den für das Alpenschneehuhn im Herbst ermittelten Werten (Bossert & Zbinden, unpubl.). Übereinstimmend werden im Winter die höchsten Kropfgewichte bei maximaler Füllung vor Aktivitätsschluß am Abend angegeben. In Grönland, wo die Hühner im Januar während der Polarnacht nur die kurze Zeit der Dämmerung zu einer einmaligen Kropffüllung nutzen können, wiegen die Kropfinhalte durchschnittlich 27,8 g TS und enthalten im Mittel 9111 Abbisse (*Salix*, *Dryas*, *Saxifraga*). Im Februar sinkt das Gewicht bei längerer Tagesdauer auf 12,3 g. Dies entspricht 3037 Teilchen (Gelting 1937). Februar-Kropfgewichte von ostsibirischen Alpenschneehühnern betragen 13–17 g TS, maximal 24,4 g TS. Die Kröpfe sind mit 2100–2300 Knospen und Zweigstücklein (*Salix*, *Alnus*, *Betula*) gefüllt (Andreew 1975). Tagsüber ist der Füllungsgrad meistens gering und individuellen Schwankungen unterworfen (vgl. Watson 1964, Pulliainen 1970). Für die vorliegende Untersuchung wurde nur Material aus der Jagdzeit ausgewertet, so daß Daten aus dem Hochwinter fehlen. Der Inhalt von 16 Kröpfen im November vor 14.00 h erlegter Tiere wog durchschnittlich 1,2 g TS. 18 Kröpfe von Hühnern, welche zwischen 14.00 h und 16.30 h geschossen wurden, enthielten im Mittel 3,2 g TS und 5 über Mittag gesammelte Kröpfe waren leer. Die anhand eines Gipsmodelles ermittelten Daten ergeben maximale Kropffüllungsge-
wichte je Pflanzen- und Abbißart von

⁸ Je Minute werden durchschnittlich 30 *Salix*-Knospen aufgenommen. Die Pickfrequenz der anderen Nahrungskomponenten entspricht etwa den unter 3.8 erwähnten Werten. Für 6 Stunden reine Äsungszeit, eingerechnet einer allerdings nicht mehr so starken Intensitätssteigerung des Nahrungserwerbes am Abend, läßt sich der Tagesbedarf durch Multiplikation der 16–17 000 Schnabelhiebe mit 5,2 mg (durchschnittliches Abbißgewicht der Nahrung im Mai: *Salix*, *Vaccinium myrtillus* und

Kräuter) errechnen.

⁹ Je 24 Stunden werden bei erhöhter Kotfrequenz etwa 180 Würstchen abgegeben. Das Gewicht der Blinddarmlösung nimmt im Sommer ab, entspricht aber im Mai noch den Winterwerten (Gasaway 1976a). Es wurde mit einer Tageskotmenge (einschließlich Blinddarmkot) von 42–44 g TS und einer Verdaulichkeit von 45–48% gerechnet (vgl. 3.6).

11,5–21,1 g TS (Tab. 10). Die Teilchenzahl schwankt von 320 (Beeren von *Vaccinium uliginosum*), 2370 (*Salix*-Knospen) bis 6600 (*Thymus*-Blättchen).

Die Mägen von 28 Schneehühnern enthielten durchschnittlich 0,9 g TS (0,38–1,41 g) Nahrung und 2,7–5,5 g Steinchen. Bei leerem Magen wird dieser direkt mit Nahrung gefüllt, dann erst erfolgt eine Speicherung im Kropf (Hill & Strachan in Peaker 1976). Bedingt durch den raschen Nahrungsdurchfluß (vgl. Fenna & Boag 1974, Gasaway & Holleman 1975) ändert sich der Mageninhalt häufig. Bei einem täglichen Nahrungsbedarf von 50 g TS und einem durchschnittlichen Mageninhalt von 0,9 g TS muß er 55mal wechseln. In der Annahme einer etwa gleichförmigen Verdauungstätigkeit (Semenow-Tjan-Schanskiy 1959) ergibt sich eine Frequenz von 26 min. Daraus geht hervor, daß der Magen während einer Äsungsperiode von 90 min 3–4mal direkt gefüllt werden kann, was etwa 3–4 g TS an Nahrung entspricht.

4. Diskussion

4.1. Nahrungsselektion und Nahrungsqualität

In Tab. 10 sind die Winternahrungspflanzen nach ihrer Beliebtheit geordnet und die Nährstoffmengen berechnet (Anzahl Abisse je Stunde \times Abbißgewicht = aufgenommene Nahrungsmenge; davon % verdauliches Rohprotein und % Gesamtzucker nach Tab. 7), welche in einer Stunde reiner Äsungszeit ohne Ortswechsel aufgenommen werden könnten. Es fällt auf, daß die wichtigen Nahrungspflanzen durch hohen Gehalt an leicht verdaulichem Gesamtzucker viel Energie je Zeiteinheit, aber zum Teil nur wenig verdauliches Rohprotein (*Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria*) liefern. Mit der Beäsung der drei besonders geschätzten Arten (*Vaccinium myrtillus*, *Salix helvetica*, *Rhododendron*) kann am meisten verdauliches Rohprotein je Zeiteinheit aufgenommen werden. Die bevorzugten Triebe von *Vaccinium myrtillus* und *Rhododen-*

Tab. 10. Vergleich der nach ihrer Beliebtheit geordneten Winternahrungspflanzen in bezug auf Zeitbedarf und Aufwand zur Beäsung sowie der Nahrungs- und Nährstoffmenge, welche je Stunde reiner Äsungszeit (ohne größere Ortswechsel) aufgenommen werden kann. Aufwand für Ortswechsel zum Nahrungserwerb bei strengen Winterbedingungen: + = gering, ++ = bedeutend, +++ = sehr groß. Die reine Äsungszeit zur Kropffüllung ist bei der durchschnittlichen, für die Pflanzenart spezifischen Pickfrequenz berechnet. Ermittlung des maximalen Gewichtes des Kropfinhaltes siehe 2.3. Abkürzungen wie in Tab. 5 und 7. Gewichte in g Trockensubstanz. Die Hauptnahrungspflanzen sind mit * bezeichnet. – *Comparison of winter food plants (decreasing order of preference) in relation of time required and energetic costs to feed on a particular plant, as well as the amount of food and nutritive substance that can be consumed within one hour of continuous feeding (without longer movements to other places). Energetic costs to move to other places under severe winter conditions: + = small, ++ = significant, +++ = very large. Abbreviations as in table 5 and 7. Weights in g dry weight. Main food plants are denoted by an asterisk (*).*

Nahrungspflanze		Aufwand	Zeitbedarf für Kropffüllung	Kropfinhalt max. Gewicht	Nahrungsaufnahme/ Stunde in g TS	vRp pro Stunde in g TS	Gz pro Stunde in g TS
* <i>Vaccinium myrtillus</i>	T	++	70 min	17,5	15,0	0,8	3,3
<i>Salix helvetica</i>	K	+++	79 min	21,1	16,0	1,1	1,7
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	B	+++	46 min	12,3	16,0	0,9	5,0
* <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	B	+	48 min	11,5	13,6	0,2	3,8
* <i>Loiseleuria procumbens</i>	B	(+)+	89 min	13,3	9,0	0,2	2,1
<i>Calluna vulgaris</i>	T	++			11,9	0,4	1,7
<i>Thymus serpyllum</i>	B	+	102 min	11,9	7,0	0,3	1,0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	T	+	62 min	15,0	14,5	0,6	1,3
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	B	++	55 min	14,7	16,0	0,6	4,2
* <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	B	+	55 min	16,6	18,0	0,5	4,8

dron-Blätter sind sowohl gute Protein- wie Energiespender. Der Aufwand zur Beäsung ist jedoch wie auch für *Salix helvetica* bei strengen Winterbedingungen sehr groß. Die geringe Beliebtheit von *Arctostaphylos* und *Empetrum*, die reichlich Gesamtzucker und Rohprotein je Zeiteinheit liefern, zeigt, daß noch andere Faktoren für die Nahrungsauswahl der Schneehühner maßgebend sein müssen. Wahrscheinlich spielen auch das Verhältnis Lignin/Zellulose (s. Zbinden 1979), das Aminosäuremuster, ätherische Öle, Mineralstoffe und strukturelle Eigenschaften eine Rolle (vgl. Ellison 1976, Pauli 1978).

Der Aufenthalt in Gratnähe erlaubt den Schneehühnern eine abwechslungsreiche, ausgeglichene Nahrungsversorgung. Durch den Abstieg zu den ausgedehnten *Arctostaphylos*- und *Vaccinium vitis-idaea*-Beständen der tieferen Südlagen wird ihnen ermöglicht, auch bei strengsten Winterverhältnissen ohne großen Mehraufwand gleichviel Gesamtzucker aufzunehmen wie bei milden Bedingungen (vgl. Tab. 11). Die Nahrung ist aber bedeutend einseitiger und enthält etwa dreimal weniger verdauliches Rohprotein als die Nordhangnahrung. Der Proteinbedarf der Hühner ist zwar im Winter geringer. Aus der großen Beliebtheit proteinreicher Arten zu schließen, fragt es sich, ob die Südhangnahrung den Bedarf zu decken vermag. Möglicherweise umgehen die Hühner dort eine eventuelle Verknappung in der Proteinversorgung dadurch, daß sie von Zeit zu Zeit an die Nordhänge wechseln, um unter sehr großem Zeitaufwand proteinreichere Pflanzen zu fressen. Insgesamt ist jedoch der durchschnittliche Anteil an verdaulichem Rohprotein in der Nahrung (Nord- und Südhänge) bei strengen Bedingungen trotzdem niedriger, als wenn sich die Hühner dauernd in Gratnähe aufhalten können. Gegen den Frühling wird die Aufnahme von genügend Rohprotein entscheidend. Der Gesamtzuckergehalt in der Nahrung sinkt auf die Hälfte ab, der Anteil an verdaulichem Rohprotein verdreifacht sich beinahe. Ab Mitte Mai werden die Südhänge kaum mehr aufgesucht,

und die Hühner stellen auf die hauptsächlich im Nordhangangebot vertretenen *Salix*-Knospen und -Kätzchen um, welche von allen untersuchten Pflanzen am meisten Rohprotein aufweisen.

4.2. Vergleich mit anderen alpinen und außeralpinen Populationen

Schneehühner halten sich im Winter gerne an Lebensräume, wo heftige Winde die Bodenvegetation an exponierten Stellen freilegen. In reich gegliederten Gebieten, besonders im Alpenraum mit auch im Hochwinter intensiver Sonneneinstrahlung, entstehen in Südlagen weitere Äsungsflächen. Bei strengen Winterverhältnissen streichen die Tiere in Gebiete ab, welche die Nahrungsversorgung gewährleisten. In Gebirgen genügt hierzu ein Abstieg von wenigen hundert Metern (Couturier 1964, Watson 1964, 1965, Pulliainen 1970); in arktischen Tundren müssen oft weite Wegstrecken zurückgelegt werden (Weeden 1964). Meist wird der Bereich der Baumgrenze aufgesucht. Im Aletschgebiet und wohl auch im übrigen Alpenraum spielen steilere Südlagen eine wichtige Rolle. In Ostgrönland wandern die Schneehühner bei Winterbeginn an die äußeren Küsten, die durch Windverwehungen schneefreie Flächen aufweisen (Gelting 1937).

Verbißzählungen in den Tiroler-Alpen ergeben bei entsprechendem Untergrund in der unteren alpinen Stufe eine ähnliche Nahrungszusammensetzung im Winter wie im Aletschgebiet: *Vaccinium myrtillus* und *Loiseleuria* sind die wichtigsten Nahrungspflanzen. *Vaccinium uliginosum* und *Calluna* erhalten etwas mehr Gewicht als bei der vorliegenden Untersuchung; *Vaccinium vitis-idaea* ist dagegen weniger bedeutend (Aichhorn in Glutz et al. 1973). Auf Kalkgrund wachsen Ericaceen spärlicher, *Salix* gewinnt an Bedeutung. In der oberen alpinen Stufe erscheinen *Salix*-Arten als wichtigste Nahrungsquelle im Herbst und Winter (vgl. Glutz et al. 1973). Erste eigene

Tab. 11. Gehalt an verdaulichem, d. h. HCl/Pepsin-löslichem Rohprotein und Gesamtzucker in der Hochwinter- und Frühjahrsnahrung bei verschiedenen Wintersituationen und unterschiedlichem Verlauf der Schneeschmelze. Angaben in % des Trockengewichtes. – *Content of crude protein (soluble in HCl/Pepsin) and total sugars in mid-winter and spring diet under different winter conditions and different melting periods of the snow. Numbers in % dry weight.*

	Situation	Nahrungszusammensetzung	
		Verdauliches Rohprotein	Gesamtzucker
Hochwinter	1974 milde Verhältnisse, ganze Population in Gratnähe	4,2	21,7
	1977 strenge Verhältnisse, Großteil der Population an den Südhängen, einzelne Ind. an den Nordhängen, Hangwechsel	3,3	21,2
	1977 nur Südhänge	2,2	21,7
	1977 nur Nordhänge	6,4	21,1
2. Hälfte April	1974 frühe Schneeschmelze	6,0	15,7
	1977 späte Schneeschmelze	3,4	20,7
2. Hälfte Mai	1974 frühe Schneeschmelze	11,2	10,9
	1977 späte Schneeschmelze	10,3	10,7

Ergebnisse bestätigen diesen Befund. 39 Kröpfe von Tieren, welche zwischen 2400 und 2800 m Anfang November bei Andermatt erlegt wurden, enthielten großenteils *Salix retusa*, dazu wenig Saxifragaceen, Kräuter, *Polygonum viviparum* und *Loiseleuria*. Auch im Aletschgebiet bilden *Salix* und Saxifragaceen oberhalb 2600 m im Spätherbst die wichtigste Nahrung. Drei Hochwinterproben vom Bettmerhorn aus 2750 m bestanden hauptsächlich aus *Salix* und Saxifragaceen sowie in geringen Anteilen *Loiseleuria*, *Vaccinium uliginosum* und Südhängarten wie *Thymus*, *Sempervivum* und Gramineen.

In Schottland fressen die Schneehühner im Winter Ericaceen, zur Hauptsache *Calluna*, dazu *Empetrum* (Watson 1964, Jenkins & Watson 1970). Isländische Hühner (Gardarsson & Moss 1970) und auch die untersuchten Tiere nehmen im Herbst und Frühwinter solange erreichbar *Salix* und Beeren auf. Mit zunehmender Schneedecke gewinnen in Island Betulaceen und im Aletschgebiet Ericaceen an Bedeutung. In Nordfinland werden im Herbst und Spätwinter hauptsächlich Beeren, im Hochwinter *Empetrum*, *Betula*, *Loiseleuria* und vereinzelt *Vaccinium myrtillus* gefressen (Pulliainen 1970). Populationen der Kola-Halbinsel (Lapland-Reservat) äßen vor-

erst $\frac{2}{3}$ Bodennahrung (*Vaccinium myrtillus*, *Empetrum*, *Andromeda*, Beeren) und stellen dann auf Birkennahrung um (Semenow-Tjan-Schanskij 1959). In Ostgrönland wird *Salix* bevorzugt und je nach Wintersituation durch *Dryas* oder Saxifragaceen ergänzt (Gelting 1937). Im Kolyma-Becken (Andrew 1975) und in Alaska bilden *Salix* und *Betula*, weniger häufig auch *Alnus* die Hauptnahrung. Wo in Zentralalaska die drei Schneehuhnarten nebeneinander vorkommen, frißt *Lagopus mutus* meist *Betula*, *L. lagopus* *Salix* und *L. leucurus* *Alnus* (Weeden 1967).

Die Gegenüberstellung der Winternahrung verschiedener Populationen macht deutlich, daß *Salix* und *Betula* im arktischen und subarktischen Winter die wichtigsten Nahrungspflanzen sind. Im ganzen Verbreitungsgebiet werden Beeren als willkommene Energiespender genutzt. Im Alpenraum ist *Betula* wenig verbreitet und *Salix* dank großen Schneemengen oft schwer zugänglich, daher können zumindest in der unteren alpinen Stufe Ericaceen an ihre Stelle treten. Die beiden Hauptnahrungspflanzen nordischer Hühner sind relativ gut verdaulich, reich an Rohprotein und zugleich gute Energiespender (s. Pauli 1978). Dazu stehen sie an den Winteraufenthaltsorten in genügender Menge zur Verfügung. Dies er-

möglicht die rasche Aufnahme einer ausreichenden Menge qualitativ wertvoller Nahrung, was während der kurzen Tageslichtspanne von entscheidender Bedeutung ist. Allerdings ist im Spätwinter das Knospen- und Kätzchenangebot zum Teil erschöpft, und es werden vermehrt die qualitativ schlechteren Zweige beäst. Im Untersuchungsgebiet bieten *Vaccinium myrtillus* und *Rhododendron* eine ähnlich ausgeglichene Winternahrung. Sie werden auch stark bevorzugt und machen bei milden Verhältnissen etwa die Hälfte der Nahrung aus, treten aber mit zunehmender Schneemenge zurück. Nun muß die Nahrungsversorgung mit qualitativ weniger hochwertigen Pflanzenarten erfolgen, und die Deckung des Nährstoffbedarfs ist zum Teil aufwendig. Die längere Tagesdauer als im Norden läßt den Hühnern jedoch wesentlich mehr Zeit für den Nahrungserwerb. Im Frühjahr wird übereinstimmend eine ausgesprochene Selektion proteinreicher austreibender Nahrungsteile festgestellt (Gelting 1937, Watson 1965, Gardarsson & Moss 1970 u. a.). Pflanzen mit hohem Proteingehalt weisen meistens auch große Phosphorwerte auf, so daß die Hühner gleichzeitig viel von diesem Mineralstoff aufnehmen.

4.3. Auswirkungen strenger Winterbedingungen und langer Schneedauer

Mehrere Autoren nennen die Kondition der Population vor der Brutzeit, die von der Zugänglichkeit und Qualität der Nahrung abhängt, als Grund für kurzfristige Bestandsschwankungen. Andere erachten den Einfluß der Witterung auf die vorerst noch poikilothermen Küken als wesentlich oder geben soziale Mechanismen (Aggressivverhalten) und Predation als mögliche Faktoren an. Eine abschließende Beurteilung des Problems der Bestandsregulierung bei Rauhußhühnern ist aber heute noch nicht möglich (vgl. Glutz et al. 1973, Bendell 1972, Weeden & Theberge 1972, Pauli 1978).

Im Laufe der vorliegenden Arbeit war der Winter 1977 außergewöhnlich hart und mit extrem langer Schneedauer verbunden. Eventuelle Auswirkungen lassen sich aus dem Vergleich mit den anderen Untersuchungsjahren (Tab. 12) ermitteln. Im März hält sich unabhängig von den Witterungsverhältnissen etwa die gleiche Anzahl Hähne regelmäßig in den Territorien auf. 1977 schließen sie sich jedoch noch bis Ende Mai wieder zu Freßtrupps zusammen. In der zweiten Hälfte April befinden sich in

Tab. 12. Letzte Beobachtung von Freßgemeinschaften, Anzahl Hähne im Brutgebiet, Territoriumsbezug, Paarbildung und Paarzahl, Abwanderung aus dem Brutgebiet im Sommer und Feststellung führender Hennen im Brutgebiet während den drei Untersuchungsjahren. – *Latest observation of feeding groups; occupation of territories and number of territorial and non-territorial cocks; formation of pairs and number of pairs; date when breeding area is left in summer; observation of hens with chicks in breeding area.*

Datum	letzte Beob. von Trupps			Anzahl Hähne im Brutgebiet, Territoriumsbezug			Paarbildung/Paarzahl				führende Hennen			
	Jahr	74	75	77	74	75	77	74	75	77	78	74	75	77
März				8	9	9	–							
April	1.H	+		14	3		6	–	–		?			
April	2.H			15+2	13+3	13+4	8	6	4					
Mai	1.H		+	15+?	15+2	9+4	9–10	4–5	2		9–11			
Mai	2.H			15+?	15+2	14		8	6					
Juni				15+1	15+1	14		9–11	7–8			–	–	–
Juli	1.H			12	12	14						+	+	–
Juli	2.H			1	6	10						+	+	+
August	1.H			–	–	–						+	+	+
August	2.H											–	–	–

allen drei Jahren 16–17 Hähne im Brutgebiet. Da der Herbstbestand jeweils nicht wesentlich höher ist, erscheint die Abnahme im Hochwinter auch bei außergewöhnlich strengen Verhältnissen gering. Während des Winterrückfalles Anfang Mai 1977 suchen die Tiere wie im Hochwinter die tieferen Südlagen auf und 6 Territorien sind unbesetzt. Nachher kehren die Schneehühner nur zaghaft ins engere Brutgebiet zurück. Der Bestand an Hähnen hat sich vermindert: Es wird ein Territorium weniger besetzt als bei Normalverhältnissen, und die alljährlich festgestellte Populationsreserve von 2–3 Hähnen fehlt. Erstmals seit Beginn der Untersuchungen treten größere Verschiebungen der Territorien auf. Wieweit es zu einer sozialen Neuordnung unter den Hähnen kommt, läßt sich schwer beurteilen, da die untersuchten Tiere nicht sichtbar markiert sind und nicht mit Sicherheit geprüft werden kann, ob sich nach dem Wintereinbruch wieder die gleichen Hähne in den Territorien aufhalten wie vorher. Aus dem Stand der Mauser zu schließen, dürfte es zumindest in einem Territorium zu einer Umbesetzung gekommen sein und zwei weitere, wo vor der Winterverschärfung bereits Paare vorhanden waren, werden nun von unverpaarten Hähnen behauptet. Die Hähne führen weite Flüge durch das Brutgebiet aus und Aggressivverhalten, insbesondere das Parallellaufen, welches sonst hauptsächlich Anfang April und im Herbst beobachtet wird, ist häufig. Noch in der ersten Junihälfte sind die Territoriumsgrenzen, die normalerweise Ende April ziemlich feststehen, zum Teil nicht klar. Es entstehen nur 7–8 Paare anstelle von 9–11 bei normalem Verlauf der Schneeschmelze. Anscheinend hat auch der Hennenbestand abgenommen. Auch bei schottischen *Lagopus mutus*-Populationen ist die Bestandsabnahme im Hochwinter gering. Ausfälle, welche durch eine gewisse Populationsreserve aufgefangen werden, treten übereinstimmend mit den Ergebnissen aus dem Aletschgebiet bei beginnender Schneeschmelze auf. Der Legebeginn erscheint vom Zeitpunkt der Schneeschmelze und

der Vegetationsentwicklung abhängig, und bei sehr langer Schneedauer werden in höheren Lagen einige Territorien nicht besetzt (Watson 1965a, Jenkins & Watson 1970).

Im Hochwinter erscheint die Energieversorgung und auch die Deckung des geringen Winterbedarfes an Rohprotein durch die geschickte Ernährungstaktik der Schneehühner im Aletschgebiet selbst bei strengsten Verhältnissen sichergestellt. Auch die unbedeutenden Verluste während des außerordentlich harten Hochwinters 1977 weisen darauf hin, daß eventuelle Engpässe in der Nahrungsversorgung gut überbrückt werden können. Dagegen ist offenbar zusammen mit dem Winterrückfall Anfang Mai und der extrem späten Schneeschmelze ein Nahrungsengpaß entstanden, der für die Bestandsabnahme im Spätwinter mitverantwortlich ist. Tab. 11 zeigt, daß der Gehalt an verdaulichem Rohprotein in der aufgenommenen Nahrung Ende April 1977 nur etwa halb so hoch ist wie bei früher Schneeschmelze. Dank langer Schneedauer befinden sich noch viele Pflanzen in winterlichem Zustand. Das Angebot an frisch austreibenden Arten ist im ganzen Untersuchungsgebiet gering, und *Salix* kann kaum gefressen werden (vgl. Tab. 6). Obschon der Gefiederwechsel bei später Schneeschmelze zeitlich hinausgeschoben wird, ist die Mauser zu dieser Zeit in vollem Gange (die meisten Tiere sind $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{2}$ umgefärbt) und die Hühner benötigen mehr Protein. Gleichzeitig ist der Nahrungsbedarf durch vermehrte Aktivität (Territorial- und Sexualverhalten) erhöht.

Gegen Ende Mai enthält die aufgenommene Nahrung jedoch in frühen und späten Jahren praktisch gleiche Mengen an verdaulichem Rohprotein. Die schneefreien Stellen vergrößern sich nun rasch, so daß genügend proteinreiche Nahrung zur Verfügung steht. Bis zum Legebeginn, der bei langer Schneedauer bis Anfang Juli hinausgeschoben werden kann, bleibt den Hennen ein voller Monat, um eventuelle Mängel in der Ernährung auszugleichen. Es brüten zwar weniger Hennen, Gelegegröße und

Schlüpferfolg sind aber nicht vermindert. Dies entspricht den Befunden an Alpenschneehuhnpopulationen in Schottland und Alaska (Watson 1963, Weeden & Theberge 1972) und Moorschneehühnern in Nord-Norwegen (Myrberget 1970). Im Norden erfolgt das Einschneien im Herbst allerdings meist bereits Ende September/Anfang Oktober, während im Aletschgebiet selten vor Ende Oktober eine durchgehende Schneedecke bis hinunter auf 2200 m liegt. Die längere Vegetationszeit verschafft den untersuchten Schneehühnern mehr Zeit zum Hinausschieben des Brutbeginns und zur Aufzucht der Jungen.

Im Aletschgebiet kann ein außergewöhnlich strenger Winter verbunden mit langer Schneedauer den Brutbestand herabsetzen. Wenn aber warmes Herbstwetter und spätes Einschneien (November) auch das Aufkommen der Spätbruten begünstigt, wie dies 1977 zu beobachten war, sind die Bestandsverluste bereits im folgenden Frühjahr wieder aufgefüllt. Seit Beginn der Arbeit (1973) hat sich der Bestand im Untersuchungsgebiet kaum verändert. Sterblichkeit und Produktionsrate scheinen ausgeglichen, und es sind gewisse Reserven vorhanden, um eventuelle Verluste, verursacht durch kurzfristige Einwirkungen aufzufangen. Die Frage, welche Folgen mehrere strenge Winter nacheinander, gleichzeitig mit frühem Einschneien im Herbst hätten, bleibt offen. Zum Einfluß der Witterung auf die Kükensterblichkeit liegen nur wenig eigene Daten vor. Sie deuten eher darauf hin, daß die im Gegensatz zu den Waldtetrasterniden erst im Hochsommer schlüpfenden Schneehuhnküken wenig unter längeren Niederschlagsperioden zu leiden haben (vgl. auch Theberge & West 1973, Weeden & Theberge 1972). Meist gehen während der ersten Woche nach dem Schlüpfen eines bis mehrere Junge verloren, dann bleibt die Zahl bis zum Aufsuchen höherer Lagen relativ konstant. Diese Wanderung dürfte mit größeren Verlusten verbunden sein; jedenfalls können am späteren Aufenthaltsort selten Hennen mit mehr als 1–2 Jungen festgestellt werden. Eine zweite

Abnahme muß vor und während des Eintreffens ins Brutgebiet erfolgen, da sich hier nur wenig höhere Bestände als im Frühjahr einfinden. Erst weitere Untersuchungen lassen aber eine genaue Beurteilung der Jungensterblichkeit zu.

4.4. Vergleich mit der Hochwinternahrung von Schneehase und Birkhuhn im Aletschgebiet

Im Untersuchungsgebiet überschneiden sich die Lebensräume von Schneehuhn, Birkhuhn *Tetrao tetrix* und Schneehase *Lepus timidus* zum Teil. Die Winterökologie des Birkhuhns im Aletschgebiet wurde von Zettel (1974) und Pauli (1974, 1978) beschrieben. Im Laufe unserer Untersuchung erfaßten wir gleichzeitig Schneehasenspuren und sammelten Kotmaterial. Die Aufarbeitung und Auszählung der Kotproben erfolgte wie bei der Rauhußhühnerlosung. Die vorläufigen nach Trockengewicht quantifizierten Ergebnisse¹⁰ sind in Tab. 13 dargestellt. Oberhalb der Waldgrenze decken die Schneehasen ihren Nahrungsbedarf im wesentlichen mit den von den Schneehühnern kaum beachteten Nadeln und Zweigen von *Juniperus* und mit Gräsern (praktisch ausschließlich *Nardus stricta*). *Juniperus*-Büsche werden bei strengen Winterverhältnissen nicht selten unter dem Schnee hervorgescharrt. Im Gebiet der Jungmoräne beäßen die Schneehasen vor allem *Betula*-

¹⁰ Die Losung von Schneehasen zerfällt in kleine Partikel, so daß ein Zerzupfen nicht nötig ist. Je Probe zählte ich 300–400 Epidermisfragmente. Das Problem der Quantifizierung von Zweig- und Rindennahrung ist noch nicht abschließend gelöst, da die Epidermisfragmente keine Hinweise auf die Dicke der Zweige geben. Vorerst teilte ich deshalb die Zweige bis zum maximal beobachteten Verbißquerschnitt (5–6 mm) in Abschnitte von 1, 2, 3 bis 5 mm Dicke auf und bestimmte Länge und Oberfläche der einzelnen Stücke. Der Quotient aus der Oberfläche aller Abschnitte und der Gesamtlänge ergab einen Zweigquerschnitt von 7 mm², was einem Durchmesser von etwa 2 mm entspricht. Zweige mit diesem mittleren Durchmesser verwendete ich dann für die Herstellung der Quantifizierpräparate (Anzahl Epidermisteilchen einer bestimmten Menge TS der Nahrungspflanze).

und *Sorbus*-Zweige sowie Nadeln von *Pinus cembra*. Birkhühner, deren Nahrung hier ebenfalls zum Teil aus *Betula* besteht, werden kaum konkurrenziert, weil sie meistens auf den Bäumen fressen. Hingegen könnte eine gewisse Nahrungskonkurrenz zum Schneehuhn entstehen, da bei außergewöhnlich strengen Winterbedingungen eine Anzahl Hühner die Jungmoräne aufsucht und sich zum Teil von *Betula*-Knospen ernährt. In Südlagen dringen die Schneehasen auch bis in den Wald vor, während ich nie unterhalb des Steilabfalls gegen Riederalp

Tab. 13. Hochwinternahrung (Januar–März) des Schneehasen *Lepus timidus* im Aletschgebiet während der drei Untersuchungsjahre, (A) in der Übergangszone zur alpinen Stufe, dem eigentlichen Lebensraum der Schneehühner (17 Kotproben) und (B) im Bereich der Waldgrenze (6 Kotproben). Angaben in Trockengewichtsprozenten. * = wichtige Schneehuhnahrung, Z = Zweige, R = Rinde, N = Nadeln, übrige Abkürzungen wie Tab. 5. Vergleich zum Schneehuhn siehe Abb. 9. – *Mid-winter diet of the Mountain Hare in the Aletsch-region during the three years of the investigation, (A) in the lower alpine zone (habitat of the Rock Ptarmigan) (17 faecal samples) and (B) at the timberline (6 faecal samples). Numbers in % dry weight. * = important food plant of Rock Ptarmigan, Z = twigs, R = bark, N = needles, other abbreviations as table 5.*

Nahrungspflanze		A Über- gangs- zone zur alpinen Stufe	B Im Bereich der Wald- grenze
<i>Juniperus nana</i>	Z	27	
	N	23	+
<i>Betula pendula</i>	Z		36
	K		3
Gramineen (<i>Nardus</i>)	B	20	+
<i>Pinus cembra</i>	N	4	18
<i>Sorbus aucuparia</i>	R Z		18
<i>Alnus viridis</i>	Z	2	9
<i>Vaccinium uliginosum</i>	T	9	1
* <i>Vaccinium myrtillus</i>	T	8	1
<i>Picea abies</i>	N	+	6
<i>Salix</i> sp.	Z	2	5
<i>Calluna vulgaris</i>	T	3	1
Kräuter (ohne Gramineen)	B	+	2
* <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	B	1	+
* <i>Loiseleuria procumbens</i>	B	+	
* <i>Thymus serpyllum</i>	B	+	
Moos		+	

Schneehühner feststellen konnte (tiefste Beobachtung auf der Südseite bei 1960 m). Im Bereich der Waldgrenze enthält die Nahrung der Schneehasen 68% Zweige und Rinde; in der Übergangszone zur alpinen Stufe 31%.

Für die beiden Rauhfußhühner bilden bei milden Wintersituationen Triebe von *Vaccinium myrtillus* im Aletschgebiet die wichtigste Nahrung. Sie stehen reichlich zur Verfügung und werden auch von Schneehasen gerne beäst (bis maximal 23% in einer Probe). Sobald die Schneemächtigkeit zunimmt, verringert sich das Angebot von *Vaccinium myrtillus*. Im lockeren Lärchen-Arvenwald finden die Birkhühner jedoch im Schutze von Bäumen und Felsen selbst bei größeren Schneemengen *Rhododendron*-Büsche und *Vaccinium myrtillus*. Sie müssen aber vermehrt auf die qualitativ schlechtere Baumnahrung umstellen, und bei harten Bedingungen fressen sie praktisch nur noch *Larix* und *Pinus cembra*, wobei die gesamtzuckerreiche *Larix* deutlich vorgezogen wird. Die Schneehühner halten sich nun an Windecken, steile Südlagen oder weiden Vegetationsbändchen an Felskanten ab. Frostharte Ericaceen, die von Schneehasen und Birkhühnern nur in unbedeutenden Mengen aufgenommen werden, sind die Hauptnahrung. Schneehasen fressen in der Regel an weniger strukturierten, etwas flacheren, gut zugänglichen Stellen. Daher treten wohl die Gramineen der steilen Lagen kaum in der Nahrung auf. Bedingt durch den größeren Nahrungsbedarf äßen die Hasen weniger selektiv als die Rauhfußhühner. Alle wichtigen Nahrungspflanzen stehen bei Normalverhältnissen in genügender Menge zur Verfügung. Da bis 6 mm dicke Zweige genutzt werden, ist das Angebot bedeutend umfangreicher als für Schnee- und Birkhuhn. Während die Deckung des Energiebedarfes für Schneehühner im Aletschgebiet auch bei strengsten Winterbedingungen sichergestellt erscheint, dürfte für das Birkhuhn die umsetzbare Energie den limitierenden Faktor in der Nährstoffversorgung darstellen (vgl. Pauli 1978). Erst von einem kleinen Teil

der Nahrungspflanzen des Schneehasen liegen Nährstoffanalysen aus dem Untersuchungsgebiet vor. Die Beurteilung der Nahrungsversorgung aus qualitativer Sicht ist deshalb noch nicht möglich.

Den geringsten Aufwand zum Nahrungserwerb haben im Winter die baumäsenden Birkhühner. Bei strengen Verhältnissen fliegen sie in zwei kurzen Aktivitätsphasen am Morgen und am Abend manchmal nur wenige Meter von ihrer Schlafstelle weg zum nächsten Baum, wo sie in etwa einer Stunde den Kropf füllen und sich nachher wieder in den Schnee eingraben. Die bodenäsenden Schneehühner brauchen wesentlich mehr Zeit, so daß im Hochwinter Aktivitäts- und Ruhephasen täglich mehrmals wechseln. Oft wird aber bei Schlechtwettereinbrüchen nur am Abend etwas Nahrung aufgenommen. Für die Birkhühner ist uns aus dem Aletschgebiet dagegen kein Hinweis bekannt, daß Aktivitätsperioden übersprungen worden sind. Aufwendig ist die Nahrungsbeschaffung auch für die Schneehasen. In einer Nacht können sie Strecken von mehreren Kilometern zurücklegen. Die längste verfolgte Spur reichte von den gletschernahen Teilen der Moosfluh bis an den Südhang des Bettmerhornes und wieder zurück (3–4 km). Vielfach gelangen die Schneehasen dann zu ausgedehnten Äsungsflächen, die reichlich Nahrung bieten. Spuren von Schneehasen finden sich im Hochwinter bis auf 2750 m; nur im außergewöhnlich strengen Winter 1977 wurden die höhergelegenen Teile des Untersuchungsgebietes zeitweilig nicht mehr aufgesucht.

Danksagung. Herzlich danken möchte ich vorab meinem Freund F. Niederhauser, der mich auf zahlreichen Besuchen ins Aletschgebiet begleitet hat und wesentlich an der Feldarbeit mitbeteiligt ist. Dr. J. Zettel erleichterte mir den Einstieg in die Methodik der Kotanalyse, und Dr. K. Hüni (Eidg. Anstalt für viehwirtschaftliche Produktion, Posieux) führte in dankenswerter Weise die Nährstoffanalysen durch. Mein Dank geht auch an Dr. H. R. Pauli, H. Blatter und alle weiteren Helfer, die mich bei der Materialbeschaffung unterstützt haben. W. Darioth, Andermatt, stellte mir freundlicherweise erlegte Schneehühner zur Verfügung, was die Gewichtsbestimmung von Kropf-, Magen- und Blind-

darmhalten ermöglichte. Nicht zuletzt möchte ich die gastfreundliche Aufnahme erwähnen, welche ich im Naturschutzzentrum, in der Wildhüterhütte und im Hotel Riederfurka fand. Dem «Schweizerischen Bund für Naturschutz» danke ich für die unentgeltliche Benützung der Aletschhütte als Unterkunft im Untersuchungsgebiet und für die finanzielle Mithilfe bei der Deckung der Reisespesen. R. Luder und Dr. L. Schifferli verfaßten die englischen Texte. Prof. Dr. U. N. Glutz von Blotzheim, meinem geschätzten Lehrer und Leiter dieser Arbeit, der mir mit wertvollen Ratschlägen, Anregungen und Literaturhinweisen stets zur Seite stand, bin ich zu besonderem Dank verpflichtet. Dem Bundesamt für Forstwesen danke ich für einen Beitrag an die Druckkosten.

Zusammenfassung

Schneehühner sind härtesten Witterungs- und Ernährungsbedingungen ausgesetzt. Während sich zahlreiche Arbeiten an außeralpinen Populationen mit Teilaspekten der Ernährungstaktik, den Einflüssen von Witterung, Nahrungsqualität, Predation und anderen Faktoren auf die Bestandentwicklung befassen, fehlen entsprechende Untersuchungen aus dem Alpenraum weitgehend. In drei Wintern wurden daher anhand von Kotanalysen, Verbißzählung und Feldbeobachtung Nahrung und Ernährungstaktik der Alpenschneehühner *Lagopus mutus helveticus* im Aletschgebiet (Zentralalpen) untersucht. Die Frage nach der Anpassungsfähigkeit an außergewöhnlich strenge Winterbedingungen stand dabei im Vordergrund. Die Ergebnisse lassen jedoch so lange keine Verallgemeinerung zu, als nicht auch ericaceenärmere alpine Brutgebiete geprüft worden sind.

1. Bestand, Siedlungsdichte und Sozialstruktur: Seit 1973 haben sich Lage, Größe (10–12 ha) und Anzahl der Brutterritorien der untersuchten Schneehuhnpopulation, die den Bergrücken im SW des Bettmerhornes (1980–2335 m NN) besiedelt, kaum verändert. Mit 4,7 Hähnen bzw. 3,2 Paaren/km² ist die Siedlungsdichte im Vergleich zu den bisherigen spärlichen Angaben aus dem Alpenraum hoch. Spätsommer und Herbst verbringen die Schneehühner in Lagen oberhalb 2600 m NN. Bei Schneefallbeginn erscheinen sie im Brutgebiet. Es kommt bei optimaler Kondition der Hähne und noch problemloser Ernährung zu einer Neuordnung der Sozialstruktur und zur Grobeinteilung der Territorien, die von den Hähnen im Laufe des Winters mit minimalem Aufwand trotz der nun entstehenden lockeren Freß- und Schlafgemeinschaften behauptet wird. Eine winterliche Trennung der Geschlechter ist nur unter bestimmten Witterungs- und Schneebedingungen zu beobachten und geht weniger weit als beim Birkhuhn. Ab März sind die Hähne regelmäßig in den Territorien; die Paarbildung beginnt im April; führende Hennen sind gewöhnlich von der zweiten Juliwoche an anzutreffen.

2. *Nahrung, Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Wintersituationen:* Im Hochwinter stellen *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* und *Loiseleuria procumbens* die Hauptnahrung. Bei strengeren Witterungsverhältnissen kommen *Arctostaphylos uva-ursi* und *Thymus serpyllum* hinzu. Wesentlich erscheint einerseits eine rasche ausreichende Energieversorgung (mit Ausnahme von *Thymus* sind alle wichtigen Winternahrungspflanzen reich an Gesamtzucker und liefern viel umsetzbare Energie); andererseits werden proteinreiche Arten (*Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Salix helvetica*) bevorzugt. Letztere sind entsprechend ihrer Frostempfindlichkeit weniger gut zugänglich. Besondere Bedeutung haben im waldnahen Untersuchungsgebiet Triebe von *Vaccinium myrtillus*, die bei guter Verwertbarkeit eine ausgeglichene Nährstoffversorgung erlauben. Nach Möglichkeit halten sich die Schneehühner in Gratnähe auf, wo in kurzer Zeit ein abwechslungsreiches Angebot an Nord- und Südhängen beärsbar ist. Bei einer Verschärfung der Wintersituation suchen sie die Bestände von *Arctostaphylos* und *Vaccinium vitis-idaea* der tieferen Südlagen auf, so daß die Energieversorgung sichergestellt erscheint. Sie wechseln jedoch zeitweilig an die Nordhänge, um dort unter großem Zeitaufwand proteinreichere Nahrung zu fressen. Der kurzfristige Wechsel zwischen Nord- und Südhängen ermöglicht auch bei außergewöhnlich strengen Hochwinterverhältnissen das Überbrücken einer eventuellen Proteinverknappung und erhöht zugleich die Vielseitigkeit der Nahrung. Im Spätwinter und Frühling decken die Schneehühner ihren Proteinbedarf vorerst mit den früh austreibenden Knospen von *Vaccinium myrtillus* und ab Mitte Mai mit den besonders rohproteinreichen Knospen und Kätzchen von *Salix helvetica*, später auch *Salix retusa*.

3. *Das Aktivitätsmuster* ist der jeweiligen Wintersituation angepaßt. Die effektive Äsungszeit beträgt im Hochwinter in der Regel etwa 4, im Mai 6 Stunden. 1-2½stündige Äsungsphasen wechseln mit entsprechenden oder längeren Ruheperioden. Das Schwergewicht der Nahrungssuche fällt auf die Abendaktivität. Selbst bei ungünstigen Witterungsbedingungen verlassen die Hühner zumindest am Abend ihre Schneehöhlen, um vor der langen Winternacht etwas Nahrung aufzunehmen (die Depotfettreserven decken kaum mehr als den Energiebedarf eines Tages). Bei milden Hochwinterverhältnissen ist die Aktivität wie im März/April zweigipflig.

4. *Auswirkungen strenger Winterbedingungen:* Strenge Hochwinterverhältnisse wirken sich erst im Verband mit extrem später Schneeschmelze auf den Bestand aus. Ein qualitativ und quantitativ unterdurchschnittliches Nahrungsangebot zur Zeit des wegen der Wintermauser sowie des Territorial- und Sexualverhaltens gesteigerten Energiebedarfs (Anfang Mai) führt zu einer Abnahme des Brutbestandes. Folgt auf die Brutperiode ein günstiger Herbst mit überdurchschnittlich spätem Einsetzen

der Schneefälle, können die Verluste binnen Jahresfrist wettgemacht werden.

5. Zwischen *Schneehase*, *Schneehuhn* und *Birkhuhn* besteht trotz teilweiser Überlappung der Lebensräume keine nennenswerte Nahrungskonkurrenz. Schneehasen fressen, wie aus Kotanalysen und Verbißzählung hervorgeht, hauptsächlich *Juniperus nana* und Gramineen; im Bereich der Waldgrenze spielen *Betula*, *Sorbus*, *Pinus cembra* und *Alnus* eine wesentliche Rolle. Für die beiden bodenäsenden Tierarten ist der Nahrungserwerb viel aufwendiger als für das auf Baumäsung ausweichende Birkhuhn.

Summary

Winter nutrition of Alpine Rock Ptarmigan Lagopus mutus and the influence of snow-cover and the melting period

Rock Ptarmigan are exposed to extremely hard conditions as far as weather and nourishment are concerned. Many investigations have been carried out on populations outside the Alps, concentrating on certain aspects of the foraging strategy, the influence of weather conditions, quality of the diet, predation, and other factors influencing population dynamics. Almost no corresponding investigations from the alpine region exist. Using faecal analysis, counts of where fragments have been eaten from the plants by the birds, and direct observations in the field, the diet and the foraging strategy of the Rock Ptarmigan *Lagopus mutus helveticus* in the Aletsch region (Central Alps) were studied during three winters. Special attention was paid to the question of the ability to adapt to extraordinarily severe conditions during winter. The results obtained may not be generalised before other alpine breeding areas with fewer plants of the heath family have been examined.

1. *Population size, density, and social structure:* Position, size and number of breeding territories of the Rock Ptarmigan population living on the mountain ridge in the southeast of the Bettmerhorn (1980–2335 m NN) have changed very little since 1973. Compared with the few data available from the alpine region, the density of 4.7 cocks or 3.2 pairs/km² seems high. Rock Ptarmigan spend late summer and autumn in regions above 2600 m. They appear in the breeding area when the first snow falls. The cocks are in good condition at this time due to the ample supply of nourishing food plants. The social structure is now re-arranged and the territories are established approximately. Despite the loose feeding and sleeping groups that exist in late autumn and winter, the cocks defend their territories with a minimal effort. In winter, separation of sexes is observed only under certain weather and snow conditions and it is not as prominent as in the Black Grouse *Tetrao tetrix*. From March onwards, the cocks regularly remain in their territories; the

formation of pairs begins in April; hens with chicks are usually seen from the second week of July onwards.

2. *Diet, ability to adapt to different winter situations:* *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* and *Loiseleuria procumbens* are the main food plants in mid-winter. Under more severe weather conditions, *Arctostaphylos uva-ursi* and *Thymus serpyllum* become more important. Easily accessible plants providing sufficient energy (all the important plants eaten in winter have a high content of total sugars with a large amount of metabolisable energy except for *Thymus*) seem to be important. However, plant species with a high protein content (*Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Salix helvetica*) are preferred. The latter are less accessible due to their sensibility to frost. The stems of *Vaccinium myrtillus* are of great importance in the study area situated close to the timberline. They are heavily utilised and provide a well balanced supply of nutritious material. If possible the Rock Ptarmigan stay close to the ridge, where a rich spectrum of different plants growing either on the north or south facing slopes can be reached within a short time. When winter conditions become more severe, they feed on *Arctostaphylos uva-ursi* and *Vaccinium vitis-idaea*, which grow on the lower regions of the south facing slopes and seem to provide a sufficient energy supply. However, they change now and then to the slopes exposed to the north for the time-consuming search for plants with a high protein content. Changing from the slopes exposed to the south to those exposed to the north within a short time the Rock Ptarmigan can survive more easily even extraordinarily severe winter conditions and avoid a possible protein shortage, and it also raises the diversity of its diet. In late winter and in spring the Rock Ptarmigans satisfy their need for protein first with early growing buds of *Vaccinium myrtillus* and from mid-May onwards with buds and catkins of *Salix helvetica*, later also with those of *Salix retusa*. These plants are very rich in crude protein.

3. *The pattern of the activity* is adapted to the winter conditions: The total daily feeding time usually amounts to about 4 hrs in mid-winter and 6 hrs in May. The feeding periods (1–2½ hrs) are interrupted by breaks of the same duration or longer for resting. The main feeding-time is in the evening. Even under unfavourable weather conditions, the birds leave their snow burrows in the evening to feed for a while before the long nights in winter (the reserve of stored body-fat covers only little more than a day's energy-demand). Under mild conditions in mid-winter the activity shows two peaks every day as in March/April.

4. *Effects of severe winter conditions:* Severe conditions in mid-winter have an effect on the population size only if they are combined with extremely late melting of the snow-cover in the breeding area. At the beginning of May, the needs for energy are high due to pre-breeding moult and territorial and

sexual behaviour. If the availability of food and its quality are below average at this period, the breeding population will be reduced. If such a breeding period is followed by favourable conditions in autumn with extraordinarily late snowfall, population losses may be compensated within a year.

5. *Mountain Hare, Rock Ptarmigan, and Black Grouse* do not significantly compete for food even if their home ranges overlap partially. As indicated by faecal analysis and counts of where fragments have been eaten from the plants by the animals, Mountain Hares *Lepus timidus* feed mainly on *Juniperus nana* and grass. At the timberline *Betula*, *Sorbus*, *Pinus cembra*, and *Alnus* play an important role. Feeding in winter is much more time-consuming for the two species feeding on the ground than it is for the Black Grouse which changes to feeding on trees.

Literatur

- ANDREEW, A. W. (1974): Über die Adaptionenmöglichkeiten der Tetraoniden an die winterlichen Existenzbedingungen. Zool. issled. Sibiri i Dalnogo Wostoka. Wladiwostok: 108–112 (russ.). – (1975): Das Leben im Winter und die Nahrung von *Lagopus mutus* im äußersten NE der UdSSR. Zool. Shurn. 54, 5: 727–733 (russ.).
- BENDELL, J. F. (1972): Population dynamics and ecology of the Tetraonidae. Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970: 81–89.
- BLISS, L. C. (1962): Caloric and lipid content in the alpine tundra plants. Ecology 43: 753–757.
- BOSSERT, A. (1976): Nahrungsökologische Untersuchungen am Alpenschneehuhn (*Lagopus mutus* Montin) im Aletschgebiet. Rev. suisse Zool. 83: 880–883. – (1977): Bestandesaufnahmen am Alpenschneehuhn (*Lagopus mutus*) im Aletschgebiet. Orn. Beob. 74: 95–98.
- BRAUN, C. E. (1969): Population dynamics, habitat and movements of White-tailed Ptarmigan in Colorado. Ph. Thesis Univ. Colorado (summary).
- CATZEFLIS, F. (1976): Les oiseaux nicheurs du Col de Balme (Trient VS). Bull. Murith. 93: 81–92.
- CHOATE, T. S. (1963): Habitat and population dynamics of White-tailed Ptarmigan in Montana. J. Wildl. Mgmt 27: 684–699.
- COUTURIER, M. (1964): Le gibier des montagnes françaises. Paris-Grenoble (*Lagopus mutus* S. 331–373).
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart.
- ELLISON, L. (1966): Seasonal foods and chemical analysis of winter diet of Alaskan Spruce Grouse. J. Wildl. Mgmt 30: 729–735. – (1972): Role of winter food in regulating numbers of Alaskan Spruce Grouse. Ph. Thesis Univ. California, Berkeley. Mskr. 101 S. – (1976): Winter food selection by Alaskan Spruce Grouse. J. Wildl. Mgmt 40: 205–213.

- FENNA, L. & D. A. BOAG (1974): Filling and emptying of the galliform caecum. *Can. J. Zool.* 52: 537–540.
- GARDARSSON, A. & R. MOSS (1970): Selection of food by Icelandic Ptarmigan in relation to its availability and nutritive value. In WATSON, A. (ed.): *Animal population in relation to their food resources*. *Brit. Ecol. Soc. Symp.* 10: 47–71.
- GASAWAY, W. C., D. F. HOLLEMAN & R. G. WHITE (1975): Flow of digesta in the intestine and cecum of the Rock Ptarmigan. *Condor* 77: 467–474.
- GASAWAY, W. C. (1976a): Seasonal variation in diet, volatile fatty acid production and size of the cecum of Rock Ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* 53A: 109–114. – (1976b): Volatile fatty acids and metabolizable energy derived from cecal fermentation in the Willow Ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* 53A: 115–121.
- GASAWAY, W. C., R. G. WHITE & D. F. HOLLEMAN (1976): Digestion of dry matter and absorption of water in the intestine and cecum of Rock Ptarmigan. *Condor* 78: 77–84.
- GELTING, P. (1937): Studies on the food of the East Greenland Ptarmigan, especially in its relation to vegetation and snow-cover. *Medd. Grønland* 116: 1–196.
- GOLLEY, F. B. (1961): Energy values of ecological materials. *Ecology* 42: 581–584.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. Frankfurt a. M. (*Lagopus mutus* S. 76–103).
- GRAMMELTVEDT, R. & J. B. STEEN (1978): Fat deposition in Spitzbergen Ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*). *Arctic* 31: 496–498.
- HEWSON, R. (1973): Food selection by Mountain Hares (*Lepus timidus* L.) on heather moorland in NE-Scotland. *XIth Congr. game biologists, Stockholm*: 179–186. – 1976: A population study of Mountain Hares (*Lepus timidus*) in NE-Scotland from 1956–1969. *J. Anim. Ecol.* 45: 395–414.
- HILDEN, O. & J. KOSKIMES (1969): Effects of the severe winter of 1965/66 upon winter bird fauna in Finland. *Orn. fenn.* 46: 22–31.
- HILL, K. J. & P. J. STRACHAN (1975): Recent advances in digestive physiology of the fowl. In PEAKER, M.: *Avian Physiology*. London.
- HÖHN, O. E. (1969): *Die Schneehühner*. Neue Brehmbücherei, Wittenberg (*Lagopus mutus* S. 54–73).
- JENKINS, D. & A. WATSON (1970): Population control in Red Grouse and Rock Ptarmigan in Scotland. *Finn. Game Res.* 30: 121–141.
- IRVING, L., G. C. WEST & L. J. PEYTON (1967): Winter feeding program of the Alaskan Willow Ptarmigan shown by crop contents. *Condor* 69: 69–77.
- KELLER, H., H. R. PAULI & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1979): Zur Winternahrung des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) im subalpinen Fichtenwald der Nordalpenzone. *Orn. Beob.* 76: 9–32.
- KIRIKOW, S. W. & O. N. SCHUBNIKOWA (1968): Die Bestände der Rauhfußhühner in der Sowjetunion. Materialien der Konferenz vom 2.–4. April 1968. «Nauka», Moskau (russ.).
- LÜDI, W. (1950): Die Pflanzenwelt des Aletschreservates bei Brig. *Bull. Murith.* 67: 122–178.
- MARTI, CHR. (1979): Zur Nahrungsselektion von Hähnen und Hennen des Birkhuhns (*Tetrao tetrix* L.) in der Vorlegeperiode. *Gymnasiallehrerarbeit am Zool. Inst. Univ. Bern*. Mskr. 40 S.
- MAY, T. A. & C. E. BRAUN (1972): Seasonal foods of adult White-tailed Ptarmigan in Colorado. *J. Wildl. Mgmt* 36: 1180–1186.
- MC BEE, R. H. & G. C. WEST (1969): Cecal fermentation in the Willow Ptarmigan. *Condor* 71: 54–58.
- MC DONALD, S. D. (1970): The breeding behavior of the Rock Ptarmigan. *Living Bird* 9: 195–238.
- MERCANTON, P. L. (1941): La température de l'air en forêt d'Aletsch de 1936 à 1941. *Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst.* 77, Anhang 1–3.
- MILLER, G. R. (1968): Evidence for selective feeding on fertilized plots by Red Grouse, Hares and Rabbits. *J. Wildl. Mgmt* 32: 849–853.
- MOSS, R. (1967): Probable limiting nutrients in the main food of the Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus*. In PETRUSEWICZ, K. (ed.): *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, 1: 369–379. Warschau. – (1968): Food selection and nutrition in Ptarmigan. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 21: 207–216. – (1969): A comparison of Red Grouse stocks with the production and nutritive value of heather (*Calluna vulgaris*). *J. Anim. Ecol.* 38: 103–122. – (1972a): Food selection by Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus* Lath.) in relation to chemical composition. *J. Anim. Ecol.* 41: 411–428. – (1972b): Social organization of Willow Ptarmigan on their breeding grounds in interior Alaska. *Condor* 74: 144–151. – (1972c): Effects of captivity on the gut lengths in Red Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 36: 99–104. – (1973): The digestion and intake of winter foods by wild Ptarmigan in Alaska. *Condor* 75: 293–300. – (1974): Winter diets, gut lengths and interspecific competition in Alaskan Ptarmigan. *Auk* 91: 737–746.
- MOSS, R., A. WATSON, R. PARR & W. GLENNIE (1971): Effects of dietary supplements of newly growing heather on the breeding of captive Red Grouse. *Brit. J. Nutr.* 25: 135–143.
- MOSS, R. & J. A. PARKINSON (1972): The digestion of heather (*Calluna vulgaris*) by Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Brit. J. Nutr.* 27: 285–298.
- MOSS, R., G. R. MILLER & S. E. ALLEN (1972): Selection of heather by captive Red Grouse in relation to the age of the plant. *J. Appl. Ecol.* 9: 771–781.
- MOSS, R., A. GARDARSSON, G. OLAFSSON & D. BROWN (1974): The invitro digestibility of Ptarmigan foods in relation to their chemical composition. *Ornis scand.* 5: 5–11.
- MOSS, R., A. WATSON & R. PARR (1975): Matrial

- nutrition and breeding success in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). J. Anim. Ecol. 44: 233–244.
- MOSS, R. & G. R. MILLER (1976): Production, dieback and grazing of heather (*Calluna vulgaris*) in relation to numbers of Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) and Mountain Hares (*Lepus timidus*) in NE-Scotland. J. Appl. Ecol. 13: 369–377.
- MYRBERGET, S. (1970): Reproductive succes of young and old Willow Ptarmigan, *Lagopus lagopus lagopus*, in North Norway. Finn. Game Res. 30: 169–172. – (1972): Fluctuations in a North Norwegian population of Willow Grouse. Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970: 107–120. – (1975a): Age distribution, mortality and migration of Willow Grouse, *Lagopus lagopus*, on Senja, North Norway. Astarte 8: 29–35. – (1975b): The effect of a heavy fall of snow on the reproduction of the Willow Grouse. Sterna 14: 181–184.
- MYRBERGET, S. & H. J. SKAR (1976): Fat and caloric content of Willow Grouse in autumn and winter. Norw. J. Zool. 24: 41–45.
- MYRBERGET, S., R. BLUM & K. J. ERIKSTAD (1977): Effect of a bad production year for Willow Grouse on the size of the breeding population the following year. Fauna 30: 88–97.
- MYRBERGET, S., K. E. ERIKSTAD & T. K. SPIDSSØ (1977): Variations from year to year in the growth rates of Willow Grouse chicks. Astarte 10: 9–14.
- PAULI, H. R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) 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.
- PENDERGAST, B. A. & D. A. BOAG (1971): Nutritional aspects of the diet of Spruce Grouse in Central Alaska. Condor 73: 437–443. – (1973): Seasonal changes in the internal anatomy of the Spruce Grouse in Alberta. Auk 90: 307–317.
- PULLIAINEN, E. (1970): Winter nutrition of the Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus* Montin) in northern Finland. Ann. Zool. Fenn. 7: 295–302.
- PULLIAINEN, E., L. PALOHEIMO & L. SYRIÄLÄ (1968): Digestibility of blueberry stems (*Vaccinium myrtillus*) and cowberries (*Vaccinium vitis-idaea*) in the Willow Grouse (*Lagopus lagopus*). Ann. Acad. Sci. Fenn. (A IV) 126: 1–15.
- PULLIAINEN, E. & L. J. SALO (1973): Food selection by the Willow Grouse (*Lagopus lagopus*) in laboratory conditions. Ann. Zool. Fenn. 10: 445–448.
- RICHARD, J. L. (1968): Les groupements végétaux de la réserve d'Aletsch. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 51: 30 S.
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1972): Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 48: 197–504.
- SEMENOW-TJAN-SCHANSKI, O. I. (1959): Die Ökologie der Birkhuhnvögel. Trudy Laplandskogo gos. Sapovednika 5: 1–318. (Ins Deutsche übersetzt v. Statens Naturvet. Forsk.råd Översätt., Stockholm.)
- THEBERGE, J. B. & G. C. WEST (1973): Significance of brooding to the energy demands of Alaskan Rock Ptarmigan chicks. Arctic 26: 138–148.
- WATSON, A. (1963): A study of the Ptarmigan in the northern highlands with particular reference to the Cairngorms and Deeside. In BANNERMAN, D. A.: The birds of the British Isles 12: 321–331. – (1964): The food of Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. Scot. Nat. 71: 60–66. – (1965a): A population study of Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. J. Anim. Ecol. 34: 135–172. – (1965b): Research on Scottish Ptarmigan. Scot. Birds 3: 331–349. – (1970): Territorial and reproductive behavior of the Red Grouse. J. Reprod. Fert. Suppl. 11: 3–14. – (1972): The behavior of the Ptarmigan. Brit. Birds 65: 6–26.
- WATSON, A. & G. R. MILLER (1971): Territory size and aggression in a fluctuating Red Grouse population. J. Anim. Ecol. 40: 367–383.
- WATSON, A. & R. MOSS (1972): A current model of population dynamics in Red Grouse. Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970: 134–149.
- WEEDEN, R. B. (1964): Spatial separation of sexes in Rock and Willow Ptarmigan in winter. Auk 81: 534–541. – (1967): Seasonal and geographic variation in the foods of adult White-tailed Ptarmigan. Condor 69: 303–309. – (1969): Foods of Rock and Willow Ptarmigan in Central Alaska with comments on interspecific competition. Auk 86: 271–281.
- WEEDEN, R. B. & J. B. THEBERGE (1972): The dynamics of a fluctuating population of the Rock Ptarmigan in Alaska. Proc. XVth Int. Orn. Congr. The Hague 1970: 90–105.
- WEST, G. C. (1968): Bioenergetics of captive Willow Ptarmigan under natural conditions. Ecology 49: 1035–1045.
- WEST, G. C. & M. S. MENG (1966): Nutrition of Willow Ptarmigan in northern Alaska. Auk 83: 603–615.
- WEST, G. C., S. SAVAGE & B. FABER (1967): Seasonal changes in metabolism of Alaskan Willow Ptarmigan. Preliminary Report No. 36, Univ. Alaska, College Alaska.
- ZBINDEN, N. (1979): Zur Ökologie des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*) in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura. Orn. Beob. 76: 169–214. – (1980): Zur Verdaulichkeit und umsetzbaren Energie von Tetraoniden-Winter-Nahrung und zum Erhaltungsbedarf des Birkhuhnes (*Tetrao tetrix*) in Gefangenschaft mit Hinweisen auf Verdaulichkeitsversuche. Vogelwelt 101: 1–18.
- ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 186–246.

Anhang

Deutsche Pflanzennamen
(nach Heß, Landolt & Hirzel 1976)
und Winterverbiß (*)

<i>Alnus viridis</i>	Grün-Erle
<i>Antennaria dioeca</i>	Zweihäusiges Katzenpfötchen*
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	Immergrüne Bärentraube*
<i>Betula pendula</i>	Hänge-Birke*
Betulaceen	Birkengewächse
<i>Calamagrostis villosa</i>	Woll-Reitgras
<i>Calluna vulgaris</i>	Besenheide, Heidekraut*
<i>Carex sempervirens</i>	Immergrüne Segge*
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	Alpen-Margerite*
Coniferen	Nadelhölzer
<i>Crocus albiflorus</i>	Weißblütiger Safran
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Zwittrige Krähenbeere*
Ericaceen	Heidekrautgewächse
<i>Festuca varia</i>	Bunt-Schwingel
	Flechten und Moose*
<i>Geum montanum (Sieversia)</i>	Berg-Nelkenwurz*
Gramineen	Echte Gräser*
<i>Hieracium pilosella</i>	Gewöhnliches Habichtskraut*
<i>Homogyne alpina</i>	Gewöhnlicher Alpenlattich*
<i>Juncus sp.</i>	Simse, Binse*
<i>Juniperus nana</i>	Zwerg-Wacholder*
<i>Larix decidua</i>	Lärche
<i>Ligusticum mutellina</i>	Alpen-Mutterwurz, Muttern*
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Alpenazalee, Alpenheide*
<i>Lotus corniculatus</i>	Hornklee*
<i>Luzula lutea</i>	Gelbe Hainsimse*
<i>Lycopodium alpinum</i>	Alpen-Bärlapp*
<i>Nardus stricta</i>	Steifes Borstgras*
<i>Oxyria digyna</i>	Zweigrifflicher Säuerling
<i>Picea excelsa (albies)</i>	Fichte
<i>Pinus cembra</i>	Arve*
<i>Poa alpina</i>	Alpen-Rispengras*
<i>Potentilla aurea</i>	Gold-Fingerkraut*
<i>Primula hirsuta</i>	Behaarte Schlüsselblume*
<i>Pulsatilla vernalis</i>	Frühlings-Anemone*
<i>Ranunculus montanus</i>	Berg-Hahnenfuß*
<i>Ranunculus pyrenaicus</i>	Pyrenäen-Hahnenfuß
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	Rostrote Alpenrose*
<i>Salix helvetica</i>	Schweizer Weide*
<i>Salix herbacea</i>	Kraut-Weide*
<i>Salix retusa</i>	Gestutzte Weide*
<i>Saxifraga aizoon</i>	Immergrüner Steinbrech*
<i>Saxifraga bryoides</i>	Moosartiger Steinbrech*
<i>Sempervivum montanum</i>	Berg-Hauswurz*
<i>Silene rupestris</i>	Felsen Leimkraut*
<i>Soldanella alpina</i>	Alpen-Soldanelle*
<i>Sorbus aucuparia</i>	Vogelbeerbaum
<i>Thymus serpyllum</i>	Feldthymian*
<i>Trifolium alpinum</i>	Alpen-Klee*
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Heidelbeere*
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Echte Moorbeere*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Preiselbeere*
<i>Veronica bellidioides</i>	Rosetten-Ehrenpreis*
<i>Veronica fruticans</i>	Felsen-Ehrenpreis*
<i>Viola calcarata</i>	Langsporniges Stiefmütterchen*